



Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme.

Von

Dr. **J. Brock** in Göttingen.

Mit Tafel XXII—XXV.

I. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates.

Das Thema, welches ich in Folgendem zu behandeln gedenke, die Entwicklung des Genitalsystems der Mollusken, liegt gerade nicht auf der großen Heerstraße der zoologischen Forschung. Dass eine nicht bedeutungslose wissenschaftliche Frage anderthalb Decennien vollkommen ruht, ohne dass der Grund in der schwierigen Beschaffung des Untersuchungsmaterials gesucht werden könnte, dürfte in unserer produktiven Zeit nicht allzu häufig sein. Und doch hat sich seit dem Erscheinen der **Eisig'schen** Arbeit¹, der bis jetzt ersten und einzigen über unseren Gegenstand, erst in der jüngsten Vergangenheit wieder ein Forscher² bereit gefunden, seine Ausdauer und seinen Scharfsinn an dieser schwierigen Aufgabe zu erproben, dem ich mich selbst jetzt als dritter an die Seite stelle.

Diese geringe Neigung, eine weder uninteressante, noch unergiebig-e entwicklungs-geschichtliche Frage ihrer Lösung näher zu führen, ändert ihre natürliche Erklärung in der Art der sich hier darbietenden Entwicklungsvorgänge. So sehr sich auch die biologische Forschung der Gegenwart mit Vorliebe gerade entwicklungs-geschichtlichen Studien

¹ **H. Eisig**, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Diese Zeitschr. Bd. XIX. p. 297.

² **H. Rouzeaud**, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites. Thès. prés. à la faculté sc. Paris etc. Montpellier 1885. — Vorläufige Mittheilung darüber *Compt. rend.* t. 96. 1883. p. 273. *analyse: Rev. sc. nat. Montpellier* (3). t. 4. p. 517.

zuwendet, stehen doch die früheren embryologischen Stadien aus nahe-
liegenden Gründen noch immer so sehr im Vordergrund des allge-
meinen Interesses, dass die Erforschung embryologischer Vorgänge für
die meisten in dem Maße ihren Reiz einzubüßen pflegt, als jene in spä-
tere Perioden der Entwicklung oder gar des Larven- und postembryo-
nalen Daseins fallen. So kann es nicht Wunder nehmen, dass unsere
Kenntnisse über die Entwicklung der Geschlechtsorgane, dieses zeit-
lich letzten Gliedes in der Kette der Organsysteme, durchweg noch die
denkbar lückenhaftesten sind, wovon wohl nur die höheren Vertebraten
und ein Theil der Cölenteraten eine Ausnahme bilden.

Die Entwicklung des Genitalapparates gerade bei den Mollusken zu
untersuchen, erschien aus mehreren Gründen verlockend. Einmal
weil da, wo die älteren Untersucher sich am Präparirmikroskop abge-
müht hatten, wirklich gesicherte Resultate erst bei Anwendung der so
allgemein geübten und so hoch vervollkommneten Methoden, das Un-
tersuchungsobjekt in Schnittreihen von genügender Feinheit zu zer-
legen, erwartet werden konnten. Dann aber auch, weil die Ontogenie
hier vielleicht berufen war, Klärung in unsere Anschauungen über die
Morphologie des Geschlechtssystems der Mollusken zu bringen, wo die
vergleichende Anatomie — wenn auch vielleicht aus Mangel an umfas-
senderen Untersuchungen — bisher den Dienst versagt hat. Wenn sich
in Bezug auf den ersten Punkt meine Hoffnungen größtentheils erfüllt
haben, ist in Bezug auf den zweiten meine Arbeit bedeutend unergie-
biger geblieben. Fehlte es auch nicht an Gelegenheit, mehr oder min-
der wichtige Folgerungen allgemeineren Inhalts an die gewonnenen
Resultate zu knüpfen, so hat sich doch nichts aus meinen Untersuchen-
gen ergeben, was auf die im Sinne der modernen Biologie wichtigste
aller hier in Betracht kommenden Fragen, die Vorgeschichte der speci-
ell behandelten Molluskenklasse, der Pulmonaten, neues Licht zu
werfen geeignet wäre. Es ist möglich, dass später einmal bei einer
Erweiterung unserer ontogenetischen Kenntnisse auf den Geschlechts-
apparat noch anderer Abtheilungen der Mollusken die Resultate meiner
Untersuchungen eine neue Bedeutung gewinnen werden, vorläufig aber
können sie zur Ausfüllung der berührten Lücke in unseren Kenntnissen
in keiner Weise herangezogen werden.

Die an dieser Stelle gebräuchliche Besprechung der vorliegenden
Litteratur ist bald erledigt. Es sind nur zwei Arbeiten, die ältere von
EISIG und die erst im vorigen Jahre erschienene Dissertation von ROU-
ZEAUD, welche als die einzigen systematisch durchgeführten Untersu-
chungen über unser Thema hier genauer berücksichtigt werden müssen.
Die Kritik ihrer Resultate und die Vergleichung mit meinen eigenen

wird nicht unwesentlich durch den Umstand erleichtert, dass das spezielle Untersuchungsobjekt aller drei Arbeiten durchweg dem Kreise der Pulmonaten angehört, als den einzigen, deren Verbreitung und Lebensweise der Beschaffung des geeigneten Materials nicht allzu große Hindernisse in den Weg stellte.

Ich nehme keinen Anstand, der EISIG'schen Arbeit einen insbesondere für ihre Zeit hohen Werth zuzusprechen, und es ist durch nichts gerechtfertigt, wenn BALFOUR, vielleicht weil moderne embryologische Gesichtspunkte dieser Untersuchung noch fehlen, ihrer in seinem weit verbreiteten Handbuch der vergleichenden Embryologie weder im Texte, noch im Litteraturverzeichnis irgend wie Erwähnung thut. Musste auch der Verfasser bei seinen damaligen Hilfsmitteln darauf verzichten, bis zu den ersten Anlagen der Geschlechtsorgane vorzudringen und hat er sich aus demselben Grunde nicht ganz vor Irrthümern zu bewahren vermocht, wie z. B. die Angabe, dass der Penis isolirt von den übrigen ausführenden Organen auftritt, so verdient es andererseits die höchste Anerkennung, was für schwierige und verwickelte Vorgänge in dieser verdienstlichen Arbeit schon richtig erkannt und gedeutet worden sind. Dass sich Zwitterdrüse und ausführende Geschlechtsorgane getrennt von einander entwickeln, dass das Vas deferens aus einer Ausstülpung des Penis hervorgeht, dass die primäre einfache Anlage des Geschlechtsganges durch Längsspaltung in einen männlichen und weiblichen Gang zerfällt, alles Das — um nur das Wichtigste anzuführen — zum ersten Mal gesehen und richtig beschrieben zu haben, bleibt EISIG's unbestrittenes Verdienst. Wenn ich von einer näheren Inhaltsangabe der Arbeit an dieser Stelle absehe, so geschieht es nur, weil ihre einzelnen Angaben besser im Laufe meiner Darstellung und in Verknüpfung mit meinen eigenen Befunden zur Besprechung gelangen.

Die zweite Arbeit, welche hier ihrer allgemeinen Bedeutung nach gewürdigt werden muss, die von ROUZEAUD, trägt ebenfalls den Stempel einer anscheinend nicht geringen Sorgfalt und Genauigkeit, der von dem geringen wissenschaftlichen Werth, welchen wir einer Arbeit zuerkennen müssen, die in allen Hauptpunkten zu irrthümlichen Ergebnissen führt, in recht bedauerlicher Weise absticht. Die Hauptschuld an diesem ungünstigen Ausfall trägt meiner Meinung nach die Mangelhaftigkeit der angewandten Untersuchungsmethoden. Die Methode, die EISIG seiner Zeit allein zu Gebote stand, die Zergliederung unter dem Präparirmikroskop, ist merkwürdigerweise auch die einzige geblieben, welche ROUZEAUD kennt, und es berührt seltsam, ihn zur Entschuldigung der vermeintlichen Irrthümer EISIG's mit so beredten

Worten die Unvollkommenheiten einer Methode aus einander setzen zu hören, welchen er selbst in so viel höherem Grade zum Opfer gefallen ist¹.

Nach ROUZZEAUD geht der gesammte Geschlechtsapparat aus einer kontinuierlichen Anlage hervor, einer Anfangs soliden ektodermalen Einstülpung an Stelle der späteren (bei den Basommatophoren weiblichen) Geschlechtsöffnung. Während Zwitter- und Eiweißdrüse, Penis und Pfeilsack sich aus dieser ursprünglichen Anlage durch wiederholte Ausstülpung und Knospung hervorbilden, entwickelt sich die Duplicität der Ausführungsgänge aus einer eigenthümlichen Längsspaltung des distalen Theils der gemeinsamen Anlage. Derselbe wird nämlich durch zwei parallele Längsspalten in drei strangförmige Gebilde geschieden, aus welchen das Vas deferens, der Uterus und das Receptaculum seminis hervorgehen. Der Pfeilsack ist eine Knospenbildung der primären Anlage, das Flagellum ein Divertikel des Penis, beide erscheinen verhältnismäßig spät.

Da diese Angaben von meinen und den EISEN'Schen Funden zum größten Theil so sehr abweichen, dass eine weitere Berücksichtigung derselben im Laufe meiner Darstellung nicht thunlich erscheint, so ist hier der Ort, meinen Standpunkt zu meinem jüngsten Vorgänger näher darzulegen. Ich erkläre nun zunächst für unrichtig, dass die Anlage der Geschlechtsorgane ektodermal ist, und werde noch später (p. 344) den Nachweis zu führen versuchen, dass die von ROUZZEAUD für diese schwerwiegende Behauptung beigebrachten Gründe sammt und sonders nicht stichhaltig sind. Ich muss ferner leugnen, dass Keimdrüse und ausführende Gänge aus ein und derselben primären Anlage hervorgehen und ich kann endlich nicht finden, dass die die Bildung des Vas deferens, des Uterus und des Receptaculum sem., wie sie ROUZZEAUD schildert, irgend wie den thatsächlich zu beobachtenden Verhältnissen entspricht. Ist daher die Arbeit in ihren Hauptresultaten als verfehlt anzusehen, so werden die zahlreichen und weitgehenden allgemeineren Betrachtungen, in denen sich der Verfasser ergeht, natürlich von selbst

¹ »Nul n'ignore que cette méthode comporte des chances d'erreur considérables, et quelle montre souvent des dispositions artificielles qu'il faut savoir corriger d'interpréter au besoin par une attention continue et une grande multiplicité des observations. Puisque l'observateur n'est pas libre de choisir son procédé opératoire, il doit s'efforcer de tirer le meilleur parti possible d'une voie d'information défectueuse en elle-même. Nous verrons plus loin que H. EISEN a été victime de ce procédé de manipulation et que faute d'observations répétées, il a décrit chez *Lymnaeus* un processus qui n'est pas conforme à la réalité dans ses lignes essentielles.« ROUZZEAUD, l. c. p. 40. Ich muss gestehen, dass diese Äußerungen im Zeitalter der Mikrotome etwas merkwürdig klingen.

hinfällig; im Übrigen kann ich von vielen derselben nicht glauben, dass sie, auch unter Voraussetzung der Richtigkeit ihrer thatsächlichen Grundlage, sich allgemeinerer Zustimmung erfreuen würden. Wenigstens dürfte unser Autor mit seiner Ansicht, dass die complicirtesten Geschlechtsapparate der Urform der Pulmonaten am nächsten stehen, und alle einfacheren sekundär oder durch Reduktion aus ihnen hervorgegangen sind, dass Pfeilsack, Schleimdrüsen und Flagellum phylogenetisch alte Organe darstellen, deren Abwesenheit als nachträglich erworbener Verlust aufgefasst werden muss, dass die Stammformen der Mollusken einen complicirt gebauten hermaphroditischen Geschlechtsapparat besessen hätten — und was ähnlicher Behauptungen mehr sind, vorläufig noch ziemlich vereinzelt dastehen.

Ich möchte hier die Bemerkung nicht für überflüssig halten, dass mir eine Kritik der ROUZEAUD'schen Arbeit nur in Bezug auf ihren entwicklungsgeschichtlichen Theil zusteht. Seine anatomisch-histogenetischen Untersuchungen, insbesondere seine Darstellung der Entwicklung der Geschlechtsprodukte, haben bei den enger gesteckten Grenzen meines Themas mit vereinzelt Ausnahmen in Folgendem keine Berücksichtigung finden können.

Zwei andere Autoren, die wir an dieser Stelle wenigstens nennen wollen, haben gelegentlich ausgedehnter Untersuchungen über die Ontogenie der Mollusken auch über die Bildung des Geschlechtsapparates Beobachtungen gemacht. H. v. IHERING¹ äußert sich über die erste Anlage des Geschlechtsapparates, die er für mesodermal und kontinuierlich hält, sehr kurz und giebt auch keine Abbildungen, so dass, was er mit Sicherheit beobachtet zu haben scheint (Bildung des Pfeilsackes, Schleimdrüsen, Flagellum), einer relativ späten Entwicklungsperiode angehört. Ganz unsicher klingen die wenigen Angaben JOYEUX-LAFFUIE's², welche ebenfalls durch keine Abbildung belegt sind. Nach ihm gehen die ausführenden Geschlechtsorgane aus einer ektodermalen Einstülpung hervor, die Keimdrüse soll unabhängig davon, vielleicht aus einem zweiten ektodermalen Blastem, ihren Ursprung nehmen, doch klingen die Äußerungen des Autors über letzteren Punkt recht unsicher und reservirt. Auch die wenigen Notizen, welche JOURDAIN³ vor einigen Jahren über unser Thema veröffentlichte, verdienen, schon

¹ H. v. IHERING, Über die Entwicklungsgeschichte von *Helix*. Jen. Zeitschr. Med. Naturw. Bd. IX. 1875. p. 334 sqq.

² J. JOYEUX-LAFFUIE, Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. zool. expér. gén. t. X. 1882. p. 366.

³ M. S. JOURDAIN, Sur la conformation de l'appareil de génération de l'*Helix* *aspersa* dans le jeune âge. Rev. sc. nat. Montpellier (2). t. II. 1880. p. 293.

weil der Verfasser nur recht späte Stadien berücksichtigt hat, keineswegs den Namen einer systematisch durchgeführten Untersuchung. So belehrt uns diese kleine Arbeit nur über das Auftreten der zeitlich am spätesten erscheinenden Anhangsgebilde, des Flagellums, der Schleimdrüsen und des Pfeilsackes, und in so fern diese Organe dem von EISIG untersuchten *Lymnaeus* wie den von mir behandelten *Limaciden* zum Theil fehlen, mögen JOURDAIN'S Mittheilungen zusammen mit ROUZZEAUD'S und v. IHERING'S eine gewisse Ergänzung EISIG'S und meiner eigenen Ergebnisse bilden. Eben so scheinen auch die wenigen Bemerkungen, welche sich in der umfangreichen SIMROTH'SCHEN¹ Arbeit über die Entwicklung des Genitalsystems der Pulmonaten finden², nur auf beiläufig gemachten Wahrnehmungen an verhältnismäßig späten Stadien zu beruhen. SIMROTH giebt richtig an, dass das Atrium bis zum Schluss der Entwicklung unverhältnismäßig lang bleibt, an einem anderen Orte³ erwähnt er, dass er das frühe Auftreten des Penis nach eigenen Beobachtungen bestätigen könne.

Eine Anzahl in der embryologischen Litteratur zerstreuter Angaben über das Auftreten von Zellansammlungen im Larvenkörper gegen Ende des Embryonalstadiums, welche ihrer Lage wegen meist mit sehr zweifelhafter Berechtigung als Keimdrüsenanlagen gedeutet worden sind, werden an der geeigneten Stelle einer näheren Würdigung unterzogen werden müssen.

Über die bei meinen eigenen Untersuchungen befolgten Methoden will ich Folgendes bemerken. Da ich von vorn herein entschlossen war, möglichst ausschließlich die Schnittmethode zur Anwendung zu bringen, so war ich darauf bedacht, eine Nacktschnecke zum Untersuchungsobjekt zu bekommen, bei welcher die die Orientirung der Schnitte erschwerende Aufrollung des Hinterleibes in ein Gehäuse zum Wegfall kam. *Agriolimax agrestis* (L.) Mörch, den ich mir in genügender Menge verschaffen konnte, empfahl sich für die beabsichtigte Untersuchungsmethode auch durch seine Kleinheit. Das eben aus dem Ei geschlüpfte Thier misst je nach der Streckung 1,5—2,5 mm und schon, wenn das heranwachsende Thier eine Länge von 12—15 mm erreicht hat, sind die Geschlechtsorgane im Wesentlichen angelegt, wenn auch histologisch größtentheils noch nicht differenzirt. Dabei halte ich es aber nicht für überflüssig, schon hier zu bemerken, dass die Größe des Thieres nie-

¹ H. SIMROTH, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Diese Zeitschr. Bd. XLII. p. 203.

² Besonderes p. 227 (*Amalia*).

³ H. SIMROTH, Rein weibliche Exemplare von *Limax laevis*. Sitzungsberichte Leipzig. naturf. Gesellsch. X. 1883. p. 74.

mals einen auch nur annähernd genauen Maßstab für die Entwicklung seines Geschlechtsapparates giebt, wie das schon vor mir ROUZEAUD (l. c. p. 45) und EISIG (l. c. p. 309) ganz richtig bemerkt haben. An gehärteten Thieren, wo noch der verschiedene Kontraktionszustand im Tode, der selbst in verschiedenen Regionen des Körpers ein ganz verschiedener sein kann, störend eingreift, ist diese Unsicherheit natürlich noch viel größer.

Mit Bezug auf die Beschaffung des Materials fand ich es nicht unbequemer, meinen Bedarf an den verschiedenen Entwicklungsstadien mir durch Nachsuchen an dem natürlichen Standort der Thiere in den Monaten Mai und Juni zu verschaffen, als sie mir zu züchten. Selbst Eier konnte ich auf diese Weise erhalten, wenn ich es auch vorzog, meinen Bedarf an älteren Larven aus Eiern zu erziehen, welche in Gefangenschaft gehaltene Thiere ablegten. Die jungen Thiere sowohl wie Larven wurden in 0,4⁰/₀iger Chromsäurelösung, der etwas Osmiumsäure (4 Tropfen einer 1⁰/₀igen Lösung auf ein Uhrgläschen) zugesetzt war, abgetötet und nach kurzer Härtung successive mit Spiritus in zunehmender Stärke behandelt, in toto gefärbt, mit den üblichen Vorsichtsmaßregeln gegen Schrumpfung entwässert, in Paraffin eingebettet und mittels eines JUNG'Schen Mikrotoms in Schnittserien von durchschnittlich $\frac{1}{120}$ mm Dicke zerlegt. Unter diesen Feinheitegrad durfte ich bei der Kleinheit der zelligen Elemente der Mollusken nicht gehen, stellenweise waren sogar Schnittreihen von $\frac{1}{150}$ mm erforderlich. Die Färbung geschah mit Alaun- oder Boraxkarmin, gelegentliche Kombinationen beider ergaben hübsche Doppelfärbungen der zelligen Elemente der Fußdrüse und der einzelligen Schleimdrüsen¹.

Ich halte es für nicht unzweckmäßig, im Interesse meiner Leser eine kurze Beschreibung der Geschlechtsorgane des erwachsenen Thieres vorzuschicken, bevor ich zur Darstellung meiner entwicklungsgeschichtlichen Befunde übergehe. Ich betone ausdrücklich, dass ich damit nichts Neues bringen will, sondern mich nur aus Zweckmäßigkeitsgründen dazu bewegen fühle; die Beschreibung, welche wir neuerdings durch SIMROTH erhalten haben², ist durchaus korrekt und macht die älteren unvollkommenen Darstellungen überflüssig; weniger bin

¹ Alaunkarmin giebt bei Mollusken und Vertebraten die schönsten und präzisesten Kernfärbungen, die ich kenne. Dagegen versagt diese Tinktionsflüssigkeit bei Arthropoden, Krebsen sowohl wie Insekten vollständig. Die Färbung ist nicht minder intensiv und sicher; aber eine eigenthümliche Quellung der Gewebe macht das mikroskopische Bild schon bei schwächerer Vergrößerung trübe und verwaschen.

² l. c. p. 248.

ich mit seiner Abbildung¹ zufrieden, an der, wenn ihr auch Treue nicht abgesprochen werden soll, doch Penis und Zwitterdrüse für ein geschlechtsreifes Thier auffallend kleine Dimensionen besitzen.

Bekanntlich zeichnet sich der Geschlechtsapparat der Limaciden unter den Pulmonaten durch eine relative Einfachheit aus. Pfeilsack und Schleimdrüsen fehlen immer, und auch das Receptaculum sem. und das Flagellum bleiben ziemlich unentwickelt. So haben wir also nur eine Zwitterdrüse, einen bis auf den Abgang des Vas deferens einfachen Leitungsweg für beide Geschlechtsprodukte, der im distalen Theil (Ovispermoduct) drüsig entwickelt ist und mit einer einfachen Geschlechtsöffnung, als deren Anfang Penis und Receptaculum seminis erscheinen, nach außen mündet. Zwischen Zwittergang und Ovispermoduct schieben sich eine Eiweißdrüse und eine Vesicula seminalis ein.

Die Zwitterdrüse (Fig. 49 z) von *Agriolimax agrestis* bildet einen länglich runden, fast spindelförmigen, in dorsoventraler Richtung leicht abgeplatteten Körper von 8—10 mm Länge, der in gewöhnlicher Weise in der rechten Leber eingebettet ist. Quer verlaufende unregelmäßige Einschnitte theilen sie in etwa ein Dutzend gröbere Lappchen von unregelmäßiger Form, die sich wieder aus zahlreichen Acini von annähernd kugelig Gestalt und 0,2—0,5 mm Durchmesser zusammengesetzt erweisen. Die Farbe der Zwitterdrüse ist nicht dunkelbraun, wie SIMROTH² angiebt, sondern hell ockerfarben, aber die einzelnen Acini besitzen einen dunkelbraun pigmentirten Bindegewebsüberzug, der so fest anliegt, dass er nicht abpräparirt werden kann. Der geradlinig verlaufende nicht geschlängelte weiße Zwittergang (Fig. 49 zg) (Länge ca. 7—8 mm, Dicke 0,2 mm) schwillt gegen sein distales Ende etwas an und hat an seiner Mündung in den Uterus ein kleines flaschenförmiges, oft deutlich gestieltes Divertikel von nicht ganz 1 mm Länge ansitzen — die Vesicula seminalis (Fig. 49 vs). In den Ovispermoduct mündet, wie gewöhnlich, eine große Eiweißdrüse (Fig. 49 ed), die sich aus mehreren unregelmäßig geformten Lappen zusammensetzt; die Vesicula seminalis ist zwischen den zwei Hauptlappen verborgen, welches Verhältnis in der SIMROTH'schen Abbildung besser als in meiner eigenen hervortritt.

Der Ovispermoduct (Fig. 49 ovspd) lässt äußerlich zwei Theile erkennen, einen stark gewundenen Gang mit dicken, stark drüsig entwickelten Wänden von grauvioletter Farbe, den Uterus der älteren Autoren (Fig. 49 ut) und einen glatten bandförmigen weißlichen Drüsenstreif, der an der medianen Seite des Uterus entlang zieht (Prostata

¹ l. c. Taf. IX, Fig. 7.

² l. c. p. 248.

der älteren Autoren, Fig. 19 *pr*). Dieser Streifen besteht aus Gruppen follikulärer Drüsen, welche mehr oder minder deutlich in quergestellten Kämmchen oder Leisten angeordnet sind, oberhalb des Abganges des Vas deferens aber plötzlich, wie abgeschnitten, aufhören. Da dieses Gebilde sich in toto leicht vom Uterus abpräpariren lässt (vgl. z. B. die älteren Darstellungen von A. SCHMIDT¹, BAUDELLOT² etc.), so wurde es mehrfach als der selbständige, vom weiblichen vollkommen getrennte männliche Leitungsweg aufgefasst. In Wahrheit giebt es aber beim Limax, wie, so weit bekannt, bei allen Stylommatophoren bis zum Abgang des Vas deferens nur einen einzigen Leitungsweg für beiderlei Geschlechtsprodukte, und die einzige Einrichtung, welche auf eine gesonderte Leitung beider hinweist, ist die Bildung einer für das Sperma bestimmten Halbrinne (Fig. 24 *spd*), in welche auch die Prostataadrüsen (Fig. 24 *pst*) münden. Nur darauf hin ist man überhaupt berechtigt, die Prostata Drüsen als einen Theil des männlichen Geschlechtsapparates zu betrachten.

Das nur mäßig lange Vas deferens (Fig. 19 *vd*) ist an seiner Abgangsstelle vom Uterus etwas erweitert, zieht erst abwärts, biegt dann um und steigt an der medianen Wand des Penis in die Höhe, um sich etwas unterhalb des Flagellums zu inseriren, bildet also bei der natürlichen Lagerung der Theile einen mit der Konvexität nach vorn gerichteten Bogen. Das freie Endstück des Eileiters — der Oviduct (Fig. 19 *ov*) (Vagina der Autoren) zeigt eine flaschenförmige Anschwellung, der mächtig entwickelte Penis (Fig. 19 *p*) trägt an seinem blinden Ende einen kurzen Fortsatz, in den unter rechtem Winkel gewöhnlich 4 kurze handschuhfingerförmige Drüsenschläuche einmünden — das Flagellum (Fig. 19 *flg*), über dessen vielfach variirende Gestalt, eben so wie über Zahl, Ansatz und Lage der Penisretraktoren, als für unsere speciellen Zwecke ohne Interesse ich den Leser auf SIMROTH verweise. In der Innenwand des Penis entspringt ein mächtig entwickelter konischer Zapfen, der »Reizkörper« (SIMROTH), welcher bei der Begattung zunächst hervorstülpt wird. Ich habe von diesem noch wenig bekannten Organ in Fig. 20 die Abbildung eines Querschnittes gegeben, welcher den eigenthümlichen Bau, die hübsche regelmäßige Längsfaltung der Oberfläche und die zahlreichen großen Bindesubstanz (Plasma) zellen des Parenchyms zur Genüge zeigt. Das Receptaculum seminis endlich

¹ AD. SCHMIDT, Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren in taxonomischer Hinsicht gewürdigt. Abhandl. naturw. Verein Sachsen-Thüringen. Bd. I. 1855. Taf. XIII, Fig. 400, 404.

² BAUDELLOT, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes. Ann. sc. nat. zool. (4). XIX. 1863. Taf. III, Fig. 17.

ist eine länglich ovale Tasche, welche sich allmählich in den kurzen Stiel verschmälert, der allerdings im Allgemeinen gerade an der Vereinigungsstelle von Vagina und Penis in die Leitungswege mündet, aber doch, wie ich gegen SIMROTH finde, etwas mehr auf den Penis gerückt ist. Später wird klar werden, warum ich auf diesen unbedeutenden Umstand einiges Gewicht lege¹; für jetzt will ich mich bei der Anatomie des erwachsenen Thieres nicht weiter aufhalten und sofort zu meinem Hauptthema der Schilderung der Entwicklungsvorgänge übergehen.

Die erste Anlage der Geschlechtsorgane fand ich bei Larven, welche unmittelbar vor dem Ausschlüpfen standen. Das Centralnervensystem, Schlundkopf und Magen waren noch unverhältnismäßig groß, Ösophagus noch sehr kurz, der Darm zeigte schon die typischen Windungen, aber noch keinen Blindsack; in der noch wenig gelappten Leber waren die Eiweißzellen im Begriff, den typischen Leberzellen Platz zu machen, bleibende Niere und Fußdrüse waren schon gebildet. Der Kopfsinus persistirte noch, während der Fußsinus schon verschwunden war². Bei solchen Larven fand ich seitlich vom rechten Cerebralganglion, in einer leichten Einsenkung desselben eingelagert, unmittelbar unter der Cutis einen feinen Zellstrang mit deutlichem Lumen von etwa 0,17 mm Länge, der sich an seinem vorderen und hinteren Ende in die Mesodermzellen verlor, welche in der Umgebung des Centralnervensystems noch in reichem Maße vorhanden sind (Fig. 4 *pg*, Fig. 12, 13 *pg*). Nach hinten zu rückt der Gang etwas nach oben und liegt dann dem äußeren unteren Winkel der Cerebralganglien an; er wird un deutlich, d. h. löst sich in die Mesodermzellen seiner Umgebung auf, kurz bevor die obere Schlundkommissur auf den Schnitten erscheint. Die Wand dieses Ganges — des primären Geschlechtsganges, wie wir ihn nennen wollen — besteht aus einer Schicht radiär gestellter kubischer Zellen, deren Zellgrenzen gut sichtbar sind, mit länglichen oder runden Kernen; der größte Durchmesser der Zellen beträgt 4—6 μ , der ihrer Kerne 2—3 μ . Auf einem Querschnitt erscheinen vorn 10—15 Zellen, im hinteren Theil, wo das Lumen des

¹ Auch A. SCHMIDT (l. c. p. 48 und Taf. XIII, Fig. 402) zeichnet und beschreibt bei *Limax agrestis* das Receptaculum sem. als Anhang des Penis. Was SCHMIDT als Penissack bezeichnet ist, beiläufig bemerkt, wohl ohne Zweifel der Penis selbst, während ich in seinem »Penis« den Reizkörper wiederfinde.

² So finde ich es regelmäßig bei allen Larven von annähernd diesem Alter, während nach FOL Kopf- und Fußsinus bei den Pulmonaten gleichzeitig verschwinden sollen. (H. FOL, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. zool. expér. gén. 1880. p. 182.)

Ganges sich erweitert, 20—25. Das Lumen ist oval, mit dorsoventralem Längsdurchmesser, der den Querdurchmesser um nahezu das Doppelte übertreffen kann (Längsdurchmesser vorn 3 mm, weiter hinten 0,05—0,06 mm, Querdurchmesser vorn 0,02, hinten 0,03 mm). Dieses Gebilde ist leider von der nächst jüngsten unzweifelhaften Genitalanlage durch einen unerwünscht großen Zwischenraum getrennt geblieben. Wenn ich es dennoch als erste Anlage der ausführenden Geschlechtsorgane auffasse, so geschieht es auf folgende Gründe hin. Erstens nämlich sprechen seine Übereinstimmungen in Form und Lage (wozu auch sein asymmetrisches Vorkommen nur an der rechten Seite gehört) mit späteren unzweifelhaften Entwicklungsstadien in hohem Grade dafür. Zweitens aber wüsste ich nicht, wie ich dieses scharf markierte Gebilde deuten sollte, wenn es nicht die Genitalanlage wäre. Eine Verwechslung mit der Larvenniere — woran noch am ersten zu denken wäre — ist durch Bau und Lage gleichmäßig ausgeschlossen, abgesehen davon, dass die Larve dafür schon zu alt ist. Eben so eine Verwechslung mit den Otocysten, welche übrigens an einem meiner Präparate daneben nachzuweisen sind. Blutgefäße endlich, an welche man denken könnte, sind so dünnwandig, dass sie auf Schnitten überhaupt schwer zu erkennen sind, niemals aber ist ihre Wand aus prismatischen, radiär gestellten Zellen zusammengesetzt. Aus allen diesen Gründen glaube ich berechtigt zu sein, diesen Gang als die erste Anlage der ausführenden Geschlechtsorgane, den primären Geschlechtsgang, aufzufassen.

Was meiner Deutung dieses Gebildes noch größere Sicherheit verleiht, ist der Umstand, dass es zweifellos dasselbe ist, was ROUZEAUD l. c. p. 34 sqq.) unter dem Namen »bourgeon primitif« als erste Anlage der Geschlechtsorgane beschreibt. Auch der Bourgeon liegt in der Nackengegend der Cutis dicht an und zeigt hinten eine Erweiterung, und auch das histologische Verhalten und die Zeit seines Auftretens stimmen genügend überein. Warum ROUZEAUD kein Lumen fand, sondern seinen bourgeon primitif (»un peu antérieur à l'éclosion« l. c. p. 34) als solide ausgiebt, wird leicht begreiflich, wenn man sich erinnert, dass er keine Schnitte durch denselben gemacht hat, und so bleibt als einzige Differenz, freilich ein Punkt von fundamentaler Bedeutung, die vermeintliche Abstammung des Bourgeon primitif von einer Ektoderminstülpung an Stelle der späteren äußeren Geschlechtsöffnung. Der letzteren Behauptung liegt eine richtige Beobachtung zu Grunde, in so fern, als das vordere Ende des primären Geschlechtsganges nur noch wenig nach vorn wächst, und die Stelle, wo der primäre Geschlechtsgang mit seinem vorderen (distalen) Ende der Cutis anzuhaften scheint,

annähernd diejenige ist, wo später die äußere Geschlechtsöffnung durchbricht. Als einzigen Beweis aber für die folgenschwere Behauptung, dass der Bourgeon primitif eine Ektodermeinstülpung ist, finde ich bei ROUZEAUD die lakonische Bemerkung: »Linsertion à la peau me permet de penser que le bourgeon primitif est dû à une sorte de prolifération ou de bourgeonnement de l'ectoderme« (l. c. p. 35). Diese Art von Beweisführung wäre in einer embryologischen Arbeit der vierziger oder fünfziger Jahre dieses Jahrhunderts am Platze gewesen. Ist doch schon mehrfach und vollkommen mit Recht darauf hingewiesen worden, dass der Beweis für die Bildung eines Organs aus einer Einstülpung selbst nicht an optischen Durchschnitten, sondern nur an wirklichen Schnittpräparaten geführt werden kann¹. Da meine Schnittreihen aber zu keiner Zeit etwas einer ektodermalen Einstülpung Vergleichbares zeigen, im Gegenteil die äußere Geschlechtsöffnung erst in einem weit späteren Stadium und dann von innen nach außen durchbricht, so muss ich die Ableitung des primären Geschlechtsganges aus dem Ektoderm für vollständig irrig erklären.

Ich kann mir indessen erklären, wie ROUZEAUD auf diese Meinung kommen konnte. In seiner historischen Einleitung sind nämlich mit großem Fleiß eine Anzahl älterer Angaben zusammengestellt, wo bei Vertretern der verschiedensten Molluskenklassen in den späteren Embryonalperioden Zellansammlungen, die meist als ektodermale Einstülpungen aufgefasst wurden, neben dem After beobachtet und sogar abgebildet worden sind. Da schon einzelne der älteren Beobachter in diesen Zellansammlungen die Anlage der Geschlechtsorgane vermuthet hatten, nimmt ROUZEAUD erst recht keinen Anstand, diese Gebilde für Homologa seines Bourgeon primitif zu erklären². Ich habe die Mühe

¹ Vgl. z. B. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879. p. 632. Anm. 2.

² ROUZEAUD verschweigt dabei, dass die Anlage des primären Genitalganges bei den Pulmonaten in der Nackengegend erscheint, die in Rede stehenden Gebilde aber ausnahmslos neben dem After auftreten. Thut er das absichtlich, so kann ich ihm nur beistimmen, denn auch ich vermag in diesem Unterschied keinen Einwand gegen eine beabsichtigte Homologie zu erblicken. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, entsteht die primäre Geschlechtsanlage in der Nähe der späteren äußeren Geschlechtsöffnung, also auch in der Nähe des Afters, wenn dieselbe dort liegt (Pteropoden, Onchidium). Nur die Formen, wo die Geschlechtsöffnung sich entfernter vom After befindet, machen einige Schwierigkeit, wenn man nicht annehmen will, dass der primäre Geschlechtsgang in der Nachbarschaft des Afters, ohne Zweifel der ursprünglichen Mündungsstelle der Geschlechtsorgane bei den Mollusken, noch angelegt wird und sich erst durch sekundäre Wachstumsverschiebungen von ihm entfernt.

nicht gescheut, alle diese Angaben einer persönlichen Prüfung zu unterziehen und bin zu dem Resultat gekommen, dass auch nach Abzug aller unsicheren Fälle, so wie derjenigen, wo es sich offenbar nur um die Anlage der bleibenden Niere handelt, doch einige Autoren übrig bleiben, nämlich J. MÜLLER¹ (Creseis), SARS² (Nudibranchier-Larve), SCHNEIDER³ (Phyllirhoe), FOL⁴ (Heteropoden und Pteropoden) und JOYEUX-LAFFUIE (Onchidium)⁵, die wirklich die Anlage des primären Geschlechtsganges gesehen zu haben scheinen. Ganz sicher wird sich die Sache freilich ohne Nachuntersuchung des besonderen Objektes in keinem Falle entscheiden lassen, ich will mich daher bei diesem Punkte nicht weiter aufhalten und nur den bemerkenswerthen Angaben FOL's noch eine besondere Besprechung widmen. FOL fand bei Pteropoden, dass die erwähnte Anlage in der Nähe des Anus, deren ektodermale Abstammung er auch nur für wahrscheinlich erklärt, in den Hoden übergeht, während das Ovarium aus einer Abschnürung des »sac nourricier«, also aus Elementen entodermalen Ursprungs hervorgehen soll. Beide Angaben, die eine überraschende Bestätigung der bekannten von E. v. BENEDEN an Cölenteraten gefundenen und schnell verallgemeinerten Thatsachen zu bilden schienen, sind schon von RABL (l. c. p. 632 Anm. 2) und ROUZZEAUD (l. c. p. 28), und wie ich glaube mit Recht, bezweifelt worden. Will man einmal Beobachtungsfehler annehmen, so würde es mit den von mir bei den Pulmonaten beobachteten Fakta am besten stimmen, wenn man die angebliche Hodenanlage für die der ausführenden Geschlechtsorgane, die Ovarialanlage für die der Keimdrüse überhaupt hielte, für welche ich freilich auch einen mesoder-

¹ J. MÜLLER, Bemerkungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Monatsber. Berlin. Akad. 1857. p. 180.

² O. SARS, Zusätze zu der von mir gegebenen Entwicklung der Darstellung der Nudibranchien. Arch. f. Naturgesch. 1845. p. 7.

³ A. SCHNEIDER, Über die Entwicklung der Phyllirhoe bucephalum. MÜLLER'S Arch. 1858. p. 36.

⁴ FOL, Études sur le développement des Mollusques. I. Mémoire. Arch. zool. expér. gén. t. IV. 1875. p. 4. II. Mémoire. Ibid. t. V. 1875. p. 405. Die Monographie TRINCHESE'S über die Aeolidier des Golfes von Genua, die auch diesbezügliche Angaben enthalten soll, war mir nicht zugänglich. Die von RABL in seiner ersten embryologischen Publikation (Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschrift Med. Naturw. IX. 1875. p. 220. Taf. IX, Fig. 39) angegebene Einstülpung am Mantelrande von Lymnaeus übergehe ich als unsichere Beobachtung mit Still-schweigen, da bei einer Larve eine so weite äußere Geschlechtsöffnung, wie sie RABL zeichnet, wohl schwerlich schon gebildet sein kann. In der Planorbisentwicklung, dieser wirklich mustergültigen embryologischen Arbeit, weiß auch RABL nichts von ähnlichen Befunden zu berichten.

⁵ JOYEUX-LAFFUIE, l. c. p. 367.

malen Ursprung vertrete. Wirkliche Aufklärung können natürlich erst neue Beobachtungen bringen.

EISIG und v. IHERING haben, wie ich noch nachträglich bemerken möchte, die erste Anlage der Geschlechtsorgane überhaupt nicht gesehen.

Das nächst jüngste Entwicklungsstadium (Fig. 2) fand ich bei einem eben ausgeschlüpften Thier von (gehärtet) ca. 2 mm Länge. Hier ist der primäre Geschlechtsgang (Fig. 2 *pg*) so in die Länge gewachsen — er misst schon etwas über 0,5 mm —, dass über seine Natur gar kein Zweifel mehr geäußert werden kann. Dann aber fand ich bei diesem Stadium schon die erste Anlage der Zwitterdrüse (Fig. 2 *z*, Fig. 44 *z*).

Im Einzelnen ist Folgendes zu bemerken. Die Längenzunahme des Ganges erfolgt fast ganz nach hinten zu, wie seine Beziehungen zum Nervensystem lehren, doch wächst er auch distalwärts, und man kann von dem Punkte an, wo er vorn sein Lumen verliert, einen Strang dicht gedrängter Zellen vom Charakter der benachbarten Mesodermzellen noch einige Schnitte weiter nach vorn verfolgen, wo sie sich allmählich in die regellos vertheilten Mesodermzellen der Umgebung der Cerebralganglien verlieren. Anfangs ist das Lumen des Geschlechtsganges schmal, von ovaler Gestalt mit dorsoventralem größeren (16μ) und kleineren (10μ) Querdurchmesser, bald aber erweitert er sich allmählich, erst im dorsoventralen, dann aber auch im Querdurchmesser und bildet so eine spindelförmige, bauchige Anschwellung (Fig. 2 *p*) von 0,04 mm Dorsoventral-, resp. 0,02 Querdurchmesser Weite. Diese Anschwellung ist die erste Anlage des Penis¹. An der Stelle der

¹ EISIG lässt den Penis aus einer gesonderten selbständigen Anlage hervorgehen (l. c. p. 309), die erst später sekundär mit dem primären Geschlechtsgang vermittels des Vas deferens in Verbindung treten soll. Wie EISIG zu dieser irrthümlichen Auffassung kommen konnte, hat schon ROUZEAUD (l. c. p. 48) ganz richtig vermuthet. Nach dem übereinstimmenden Zeugnis von EISIG (l. c. p. 347) und ROUZEAUD (l. c. p. 47) wird die Stelle, wo der primäre Geschlechtsgang nach außen durchbricht, bei den Basommatophoren zur späteren weiblichen Geschlechtsöffnung. Die Bildung der männlichen Geschlechtsöffnung geht nun, wie sich mit Sicherheit voraussehen ließ, wenn es ROUZEAUD nicht zum Überfluss direkt beobachtet hätte, in der Weise vor sich, dass die Abschnürung des Penis, wie wir sie auch bei den Stylommatophoren beschreiben werden (vgl. Fig. 3—7), hier distalwärts viel weiter, nämlich bis auf die weibliche Geschlechtsöffnung, durchgreift und der Penis dann mit einer selbständigen Öffnung (der späteren männlichen Geschlechtsöffnung) nach außen mündet. Wer, ohne frühere Stadien zu kennen, an ein solches späteres herantritt, muss nun freilich glauben, dass der Penis aus einer selbständigen Anlage hervorgeht; dass EISIG die ersten Stadien der Genitalanlage

größten Erweiterung ist die mediane Wand etwas verdickt und besteht schon aus 2—3 Lagen sehr kleiner dicht gedrängter rundlicher Zellen mit kleinen runden Kernen. Diese Verdickung ist die erste Anlage des Reizkörpers.

Hinter der Pisanlage verengert sich der Geschlechtsgang plötzlich sehr stark (bis auf 42μ und weniger im Dorsoventraldurchmesser), ja stellenweise wird sein Lumen ganz undeutlich. Er zieht dabei an der Seite des rechten Cerebralganglions allmählich nach oben und kommt am hinteren Rande des Centralnervensystems unmittelbar unter dem Boden der Athemhöhle etwas rechts von der Mittellinie zu liegen, wobei er allmählich eine solche Drehung ausführt, dass sein größter Durchmesser jetzt der Querdurchmesser ist. Im Bereiche der Niere, an deren Boden er liegt, kommt er allmählich ganz in die Mittellinie zu liegen und endet mit einer kleinen Anschwellung, die aber die Dimensionen der ersten nicht erreicht. Über diese Anschwellung hinaus lässt sich an den meisten meiner Präparate noch ein schmaler Zellstrang mit undeutlichem, oft fehlendem Lumen noch eine kleine Strecke weit gegen die Zwitterdrüse zu verfolgen — der in Bildung begriffene Zwittergang; doch ist gerade auf den Präparaten, welche die jüngste Anlage der Geschlechtsdrüse zeigen, eine kontinuierliche Verbindung des Geschlechtsganges mit der Geschlechtsdrüsenanlage bestimmt nicht vorhanden.

Mit Bezug auf die letztere bin ich in der angenehmen Lage, sie mit großer Sicherheit bis auf die erste Anlage zurück verfolgen zu können. Diese Möglichkeit ist gegeben durch die pigmentirte Bindegewebshülle, welche zugleich mit der Drüse sich differenzirt und selbst die jüngsten Anlagen schon bei mäßiger Vergrößerung scharf aus den umgebenden Geweben heraushebt. Die Zwitterdrüse entsteht um die Zeit des Auschlüpfens und zwar tritt ihre erste Anlage an einer Stelle auf, welche im Allgemeinen durch den Kreuzungspunkt der Schenkel der hintersten Darmwindung gegeben ist, sonst aber nicht genau fixirt scheint, indem sie bald mehr einer Darmwindung genähert, bald ganz von der Leber umschlossen ist¹. Die mir zu Gesicht gekommene jüngste Anlage der Zwitterdrüse (Fig. 14 Z) war ein spindelförmiges Körperchen, das nur 0,04 mm im längsten Durchmesser maß. Es war ganz aus dicht gedrängten rundlichen Zellen (so weit Zellgrenzen zu erkennen waren)

aber überhaupt nie zu Gesicht bekommen hat, darüber kann nach seiner ganzen Darstellung auch nicht der geringste Zweifel herrschen.

¹ Vgl. darüber auch PLATNER (Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. mikr. Anat. XXVI. 1886. p. 609), dessen übrige Angaben über die erste Bildung der Zwitterdrüse bei Arion aber wenig zu den meinigen stimmen.

mit runden Kernen zusammengesetzt — Zellen, welche im Habitus völlig mit den reichlich vorhandenen mesodermatischen Elementen der Umgebung übereinstimmen. Ein Lumen fehlte noch vollkommen. Da die Zwitterdrüse von ihrer ersten Anlage an sich gegen ihre Umgebung durch die pigmentirte Bindegewebshülle fest abschließt und nur durch Vermehrung ihrer eigenen zelligen Bestandtheile zu wachsen scheint, so möchte Zweifel darüber entstehen, auf welchem Boden sie in letzter Instanz erwachsen ist. Doch meine ich, können wir mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit wohl annehmen, dass sie mesodermalen Ursprungs ist. Ihre jüngste Anlage findet sich zwischen mesodermalen Elementen eingebettet, denen ihre zelligen Bestandtheile völlig gleichen; eine Einstülpung der Epidermis oder des Darm- und Leberepithels, die einzige Möglichkeit, durch die ektodermale oder entodermale Bildungselemente geliefert werden könnten, hätte mir schwerlich entgehen können, eben so wenig wie die zahlreichen Untersucher der eigentlichen Embryonalentwicklung davon etwas zu melden wissen. Über die Abstammung des primären Geschlechtsganges vom Mesoderm kann schon deshalb kein Zweifel herrschen, weil wir den Gang noch lange an seinem vorderen und hinteren Ende direkt sich aus Mesodermzellen aufbauen sehen. Da nun auch, wie ich vorausnehmend bemerken will, das Atrium und die äußere Geschlechtsöffnung sich ohne jede Mitbetheiligung des Ektoderms bildet, so können wir als sicher annehmen, dass bei den Pulmonaten wenigstens der gesammte Genitalapparat aus dem mittleren Keimblatt hervorgeht.

Zu gleichen Resultaten ist von allen meinen Vorgängern eigentlich nur v. IHERING (l. c. p. 332) gekommen, doch wird man einen strikten Beweis dafür bei ihm noch vermissen. EISIG geht auf solche Fragen noch gar nicht ein. Die abweichenden Angaben ROUZEAUD's sind schon früher (p. 344) näher gewürdigt worden.

Über die Anlage und Abstammung der Keimdrüse finden sich außerdem noch in der Litteratur eine Anzahl zerstreuter Angaben von freilich sehr verschiedenem Werthe. Meist wird, so weit überhaupt Äußerungen darüber vorliegen, die Keimdrüse vom Mesoderm abgeleitet, aber wirklich gesehen haben ihre Anlage wohl nur BOBRETZKY¹ bei Cephalopoden und H. ZIEGLER² bei Lamellibranchiaten. Dass RAY

¹ N. W. BOBRETZKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachr. der kais. Gesellsch. der Freunde der Naturerkenntn. etc. zu Moskau 1877. Ich citire aus dem Gedächtnis, da mir das Werk augenblicklich nicht zugänglich ist.

² H. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. Diese Zeitschr. Bd. XLI. p. 552.

LANKESTER's¹ »problematic mass of cells lying close to the kidney« eine solche nicht ist, muss ich FOL beistimmen, übrigens ist von dem Autor eine Deutung dieses Zellhaufens gar nicht versucht worden.

Bei wenig älteren Thieren (3—4 mm Länge, Fig. 3) stellt sich die Verbindung zwischen Geschlechtsgang und Zwitterdrüse durch Auftreten des Zwitterganges her. Wenn ich in Bezug auf diesen Punkt jetzt zu einer anderen Ansicht gekommen bin, als ich in einer vorläufigen Mittheilung² allerdings mit einiger Reserve geäußert habe, so will ich zu meiner Entschuldigung nur anführen, dass es sich hier um eins der schwierigsten und verwickeltesten Probleme der ganzen Untersuchung handelt. Lange habe ich mich vergebens bemüht Präparate zu gewinnen, an welchen die Frage nach der selbständigen oder nicht selbständigen Entstehung der Zwitterdrüse mit Sicherheit entschieden werden konnte. Als ich meine vorläufige Mittheilung niederschrieb, zeigten alle Präparate jüngerer Stadien, die ich besaß, schon streckenweise die Anlage des Zwitterganges und dieser Umstand veranlasste mich, mich mit der nöthigen Vorsicht, wie geschehen, zu äußern. Freilich verwirrte es mich etwas, dass auch an meinen vorzüglichsten Präparaten aus diesem Entwicklungsstadium die Zwitterdrüse zwar schon immer mit dem Zwittergang in Verbindung stand, letzterer aber niemals kontinuierlich zu verfolgen war, sondern streckenweise, besonders in der Mitte seines Verlaufes ganz undeutlich wurde und sich in die Mesodermzellen seiner Umgebung aufzulösen schien. Dieser Thatbestand, ein nie ganz fehlender, aber auch nie kontinuierlich nachweisbarer Zwittergang, schien zu beiden Möglichkeiten der Bildung der Keimdrüse gleich schlecht zu passen, wenigstens so lange ich durch den bisher beobachteten Wachstumsmodus des primären Geschlechtsganges verleitet, unwillkürlich annahm, derselbe müsste im Falle einer unabhängigen Entstehung der Keimdrüse die Verbindung mit ihr einfach durch fortgesetztes Wachstum in proximaler Richtung herstellen. Die Lösung des Räthsels ist einfach die: Der Zwittergang bildet sich auf der ganzen Strecke seines Verlaufes ungefähr gleichzeitig, jedenfalls aber zugleich von seinem proximalen und distalen Ende aus; die Mitte scheint am spätesten zu entstehen, da er hier selbst bei viel vorgertückteren Stadien streckenweise

¹ E. RAY LANKESTER, On the development of the pondsnail. Quart. Journ. micr. sc. vol. 14. 1874. Pl. XVII, Fig. 18 g.

² J. BROCK, Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Pulmonaten. Nachr. kgl. Gesellsch. Wiss. Göttingen. 1884. p. 499.

sich noch nicht von den umgebenden Mesodermzellen differenzirt hat. Dass es aber ein frühestes, wenn auch schnell vorübergehendes Stadium giebt, wo die Anlage der Zwitterdrüse noch nicht mit dem primären Geschlechtsgang verbunden ist, erlauben mir noch nachträglich gewonnene Präparate mit der größten Sicherheit festzustellen. Keimdrüse und ausführende Geschlechtsorgane werden daher bei den Pulmonaten ursprünglich getrennt angelegt und treten erst sekundär durch den Zwittergang mit einander in Verbindung.

Wer den obigen Erörterungen aufmerksam gefolgt ist, wird ohne Weiteres zugeben, dass an eine Lösung dieser Frage durch Präparation auch bei der größtmöglichen Sorgfalt und Geschicklichkeit einfach nicht zu denken ist. Ich glaube daher, dass EISIG, der hierin auf meiner Seite steht, vielleicht mehr zufällig auf das Richtige gekommen ist; v. IHERING und ROUZEAUD, welche die entgegengesetzte Ansicht vertreten, erklären die abweichende Meinung EISIG's natürlich aus einem ihm bei der Präparation zugestoßenen Unfall (Ruptur des Zwitterganges).

Das Blastem, aus dem der Zwittergang sich aufbaut, ist ebenfalls zweifellos das Mesoderm. Nirgends kann man so direkt die Bildung selbst beobachten wie hier, wenn auch gerade dieser Umstand die Verfolgung des in Bildung begriffenen Organs über eine längere Strecke in so hohem Maße erschwert. Denn durchaus nicht immer hat der Zwittergang in dieser frühesten Periode seiner Existenz eine wohl abgegrenzte Wand oder ein deutlich ausgebildetes Lumen. Letzteres verschwindet oft ganz, die Zellen, welche die Wand bilden, werden kleiner, regelloser angeordnet, ragen wohl einerseits in das Lumen hinein, das sie so theilweise oder ganz ausfüllen, gehen andererseits an der Außenseite ohne scharfe Grenze in die Mesodermzellen der nächsten Umgebung über, so dass vollkommen lückenlose und auch in Bezug auf Färbung und Feinheit der Schnitte untadelige Querschnittreihen dazu gehören, um den Zwittergang mit Sicherheit verfolgen und Verwechselungen mit Blutgefäßen und ähnlichen Gebilden ausschließen zu können. Eine Idee von den Bildern, welche der in Bildung begriffene Zwittergang bietet, mag die Fig. 23 geben. Einen Anhalt bei der Verfolgung des Ganges, auch wo das Lumen undeutlich wird, hat man übrigens daran, dass die Zellen, welche zu seiner Bildung zusammenzutreten, meist dichter gedrängt sind, als die indifferenten Zellen der Umgebung, auch oft schon radiär gestellt, und dass an gut gefärbten Präparaten ihre Kerne eine weit intensivere Färbung zeigen, als die der Umgebung. Das Letztere gilt übrigens für die Anlage des gesammten ausführenden Geschlechtsapparates.

Die Veränderungen des primären Geschlechtsganges beschränken sich in diesem Stadium abgesehen vom Längenwachstum auf stärkeres Hervortreten der Penisanlage. Der Geschlechtsgang beginnt — nebenbei bemerkt mit noch immer geschlossenem vorderen (distalen) Ende — etwas vor dem vorderen Rande des oberen Schlundganglion. Anfangs ein schmaler Gang mit deutlichem, aber engen längsovalen Lumen (Durchmesser 30, resp. 15 μ), dessen Wand aus niedrigen kubischen radiär gestellten Zellen (von 8 μ Durchmesser [Kerne bis 4 μ]) besteht (ich zähle etwa 10 Zellen auf dem Querschnitt), erweitert er sich bald zu der Penisanschwellung (Fig. 3 p), welche, etwa von der Gestalt einer bauchigen Flasche, schon eine Länge von 0,25 mm erreicht. Durch dieses deutlichere Hervortreten des Penis wird eine distalwärts vor ihm liegende Strecke des Geschlechtsganges abgegrenzt: es ist dies die Anlage des Geschlechtsatriums (Fig. 3 ag). Das Lumen des Penis ist ein ovales mit dorsoventralem Längs- und kleinerem Querdurchmesser (Maße 0,1 mm und 0,03 mm, Lumen 0,08 resp. 0,025 mm). An den Zellen, welche seine Wand zusammensetzen, hat sich schon deutlich eine innere epithelartige Schicht niedrig cylindrischer Zellen mit runden oder ovalen Kernen von einer Wandschicht kleinerer dicht gedrängter Zellen mit spindelförmigen tangential gestellten Kernen differenziert. EISIG (l. c. p. 342 sqq.) lässt aus letzteren die muskulösen Elemente der Peniswand hervorgehen. Das Epithel, wenn es auch nicht mehr streng einschichtig war, zeigte doch nirgends eine deutlich hervortretende Verdickung, wie wir sie schon im vorhergehenden Stadium als Anlage des Reizkörpers kennen lernten; doch ist die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsphasen keine so bestimmte; Abweichungen, wie diese, werden wir vielmehr im Laufe der Darstellung noch öfter zu erwähnen Gelegenheit haben.

An ihrem Grunde verschmälert sich die Penisanschwellung sehr rasch in den Geschlechtsgang (Fig. 3 pg), der zuerst noch Bau und Dimensionen des Atriums zeigt, aber schon, während er längs des Gehirnganglion in die Höhe steigt, sich allmählich etwas erweitert, wobei, wie schon beim vorigen Stadium beschrieben wurde, jetzt der Querdurchmesser der weitere wird (Maße 0,03 und 0,016 mm, Lumen 0,016 und 0,01 mm). Die Wand bleibt im Ganzen einzellig, doch sind ihre Zellen zahlreicher, kleiner, regelloser gestellt und ragen oft in das Lumen des Ganges hinein, während hier und da Mesodermzellen eine Art Wandschicht bilden. So zieht der Gang unter der Decke der Athemhöhle rechts von der Mittellinie hin, bis er sich gegen sein Ende nach der Mittellinie zu wendet und hier mit einer kleinen Anschwellung, deren Wand wieder mehrzellig wird, endet. Aus dem hintersten

Ende dieser Anschwellung, also ohne jede Blindsackbildung, entspringt der Zwittergang, ein — so weit er gut ausgebildet ist, — annähernd drehrunder Gang von 0,044 mm Durchmesser mit engem Lumen (0,006 mm). Die Wand besteht aus einer Schicht radiär gestellter niedrig cylindrischer Zellen mit runden oder ovalen Kernen.

Die Zwitterdrüse (Fig. 3, 15, 16 z) ist stark gewachsen und bildet jetzt einen spindelförmigen Körper von 0,4 mm im Längsdurchmesser. Ihre zelligen Elemente haben sich ebenfalls stark vermehrt, so dass die ganze Drüse ein Aggregat dicht gedrängter runder Zellen mit großen runden Kernen bildet. Spuren geweblicher Differenzirung sind noch nicht wahrzunehmen, eben so wie auch die Drüse noch nichts von Zerfall in einzelnen Läppchen wahrnehmen lässt.

Die nächste Veränderung, die ich bei kaum älteren Thieren fand (Fig. 4), besteht nun darin, dass die schlauchförmige Penisanschwellung sich als Blindsack vom primären Geschlechtsgange abschnürt. Den ersten Schritt dazu sehen wir in dem Stadium Fig. 4. Der Penis (Fig. 4 p) bildet einen mit dem Fundus nach hinten gerichteten Blindsack, der distalwärts noch ohne scharfe Grenze in das Geschlechtsatrium übergeht. Sonst bezeichnet dieses Stadium gegen das vorhergehende kaum einen Fortschritt. Das Atrium (Fig. 4 ag) liegt mit seinem vorderen blinden Ende schon der Cutis an, ist aber noch nicht durchgebrochen. Bau desselben, eben so wie Gestalt, Größe und histologische Zusammensetzung des Penis (0,45 mm dorsoventraler Durchmesser, Lumen 0,4, Querdurchmesser 0,05 mm) zeigen keine nennenswerthe Veränderung, doch war die Verdickung der medialen Wand, die Reizkörperanlage, hier gut ausgeprägt. Die Zwitterdrüse ist gewachsen und misst jetzt ca. 0,3 mm im Längsdurchmesser und der Zwittergang lässt sich noch eine kleine Strecke weit an der Drüse nach abwärts verfolgen.

An einem etwas älteren Exemplare, von dem ich aber keine Abbildung gegeben habe, hatte sich der Penis noch mehr vergrößert; sein Lumen war im größten Querschnitt eine lange schmale Spalte von 0,2 mm Durchmesser. Das vordere blinde Ende des Geschlechtsatriums hatte sich schon in die Cutis hinein verlängert und war, wie die Ansammlungen von Mesodermzellen an seinem Vorderende lehrten, im Vorwärtsdringen gegen die Epidermis zu begriffen. Am hinteren Ende des primären Geschlechtsganges an der Einmündungsstelle des Zwitterganges hat sich ein kleiner Blindsack von 0,05 mm größtem Durchmesser ausgebuchtet. An seiner inneren Oberfläche setzt sich ein schönes regelmäßiges einschichtiges niedriges Cylinderepithel deutlich

von den mehr regellos gestellten Zellen der Wandung ab. Diese Endanschwellung des primären Geschlechtsganges, welche, wenn auch inkonstant, sich als Blindsack ausbuchtet, ist nach der übereinstimmenden Versicherung von EISIG (l. c. p. 346) und ROUZZAUD (l. c. p. 43) die Anlage der Eiweißdrüse, der Vesicula seminalis und vielleicht auch des proximalen Abschnittes des Ovispermatoductes; ich selbst habe über die Entwicklung dieser spät auftretenden, übrigens am wenigsten interessanten Anhangsgebilde des Genitalapparates keine Beobachtungen aufzuweisen, zweifle indessen nicht, dass es sich in der That so verhalten wird. An der Zwitterdrüse ließ sich hier zum ersten Male der Zerfall in einzelne Läppchen erkennen.

Ein etwas älteres Stadium endlich (Thier ca. 3,5 mm lang), von dem ich in Fig. 5 eine Abbildung gegeben habe, zeigt die Abschnürung des Penis bedeutend weiter vorgeschritten. Der Penis ist zugleich in allen Dimensionen, besonders aber im Querdurchmesser (0,06 mm) gewachsen und die Falte, welche die Anlage des Reizkörpers bildet, beträchtlich stärker entwickelt. Ihr Ursprung ist jetzt mehr auf den Fundus verlegt; ich sehe hier zum ersten Mal, dass sie sich nicht mehr auf eine Epithelialverdickung beschränkt, sondern dass auch die Wand des Penis daran betheiligt ist. Der Zwittergang ist stellenweise noch sehr undeutlich, die Zwitterdrüse schon bis auf 0,5 mm im längsten Durchmesser herangewachsen.

Bei Thieren, welche eine Länge von 4—5 mm erreicht haben, gehen nun zunächst drei wichtige Veränderungen vor sich, deren zeitliche Reihenfolge unter einander an keine feste Regel gebunden zu sein scheint. Es sind dies, die Entwicklung des Vas deferens als Ausstülpung des Penisblindsackes, die Spaltung des primären Geschlechtsganges in einen männlichen und weiblichen Gang, und endlich der Durchbruch der äußeren Geschlechtsöffnung.

Über die zeitliche Aufeinanderfolge geben die Fig. 6 und 7 Auskunft. In Fig. 6 sehen wir zum ersten Mal die Anlage des Vas deferens, wogegen die Spaltung des primären Geschlechtsganges noch nicht eingeleitet ist. In Fig. 7 dagegen, welche nach einem ungefähr gleichaltrigen Thiere gezeichnet ist, sehen wir die Spaltung des primären Geschlechtsganges schon ziemlich weit vorgeschritten, während vom Vas deferens noch nichts zu sehen ist. Das allein lehrt schon, dass das

zeitliche Auftreten beider Entwicklungsvorgänge sich an keine bestimmte Reihenfolge bindet.

Im Einzelnen ist das Stadium der Fig. 6 den vorhergehenden noch so ähnlich, dass wir von einer ausführlichen Beschreibung wohl absehen können. Die einzige Veränderung findet sich, wie gesagt am Penis; hier hat sich vom Fundus ein kleines trichterförmig verschmälertes nach vorn gerichtetes Divertikel erhoben, das nach kurzem Verlaufe blind endet. Dieses Divertikel ist die Anlage des Vas deferens.

Ein etwas näheres Eingehen erfordert das Schwesterstadium Fig. 7. Es ist dieses Stadium zunächst das jüngste, bei dem ich den Durchbruch der äußeren Geschlechtsöffnung beobachtet habe. Das vordere blinde Ende des Atriums war schon bei jüngeren Stadien ganz in die Cutis hineingewachsen und lag zuletzt (Fig. 17) unmittelbar unter der Epidermis. Hier öffnet sich nun das Geschlechtsatrium mit einer retortenförmig umgebogenen fein zugespitzten Verlängerung nach außen (Fig. 18). Die äußere Geschlechtsöffnung ist im Anfang sehr fein, nicht mehr als 0,02 mm im Durchmesser und bleibt es noch sehr lange. Von der Beteiligung irgend einer ektodermalen Einstülpung ist bei dem ganzen Vorgange nicht das Geringste zu sehen.

Dann fällt ferner auf den ersten Blick in die Augen, dass die Abschnürung des Penis (Fig. 7 p) vom primären Genitalstrange jetzt als vollendet gelten kann. Der Penis hängt jetzt als Blindsack am Genitalstrange. Dadurch ist auch das äußerst langgezogene Atrium genitale (Fig. 7 ag), das für die späteren Entwicklungsstadien der Geschlechtsorgane so charakteristisch ist, vom Geschlechtsgange abgegrenzt. Die Spaltung des primären Genitalganges in ihren ersten Anfängen zu sehen, ist mir nicht geglückt; hier an dem jüngsten Stadium dieses Entwicklungsvorganges Fig. 7 ist die Spaltung schon auf eine ziemliche Strecke vollzogen und erstreckt sich vorn nicht ganz bis zur Mündung des Penis, hinten bereits bis zur hinteren Grenze des Schlundringes ungefähr bis zu der Stelle, wo der Geschlechtsgang anfängt, sich nach oben umzubiegen. Da indessen die Spaltung sich noch lange Zeit in der Richtung nach hinten fortsetzt, so hat man genug Gelegenheit, das Zustandekommen derselben zu beobachten. Es erhebt sich einfach von der Wand eine Falte, welche der gegenüber liegenden Wand entgegenwächst, am Berührungspunkte mit ihr verschmilzt und so von dem primären Gange einen sekundären abspaltet. Dieser sekundäre Gang liegt dorsalwärts vom primären und ist in allen Dimensionen kleiner, als der vorige. Den dorsalen schmäleren der beiden Gänge will ich aus Gründen, über die erst später Rechenschaft gegeben werden kann, als männlichen, den ventralen weiteren als weiblichen Ge-

schlechtsgang bezeichnen¹. Der noch ungespaltene Geschlechtsgang verschmälert sich schnell und steigt allmählich aufwärts, wo er wie gewöhnlich unter der Athemhöhle erst rechts von der Mittellinie, später in der Mittellinie selbst hinzieht. Gegen Ende zu hat er die gewöhnliche Anschwellung, deren Lumen hier durch starke Entwicklung des Querdurchmessers (0,075 mm) einem langgezogenen Querspalt gleicht. Diese Endanschwellung zeigt schon Andeutungen von Windungen und ist hinter der Einmündung des Zwitterganges in einen kleinen Blindsack ausgezogen. Im histologischen Charakter der ausführenden Geschlechtsorgane ist in so fern eine bemerkenswerthe Änderung eingetreten, als sich jetzt nicht nur im Penis und in der Endanschwellung, sondern im ganzen Verlauf eine Wandschicht und eine innere Epithelialschicht unterscheiden lässt. Nur die beiden sekundären Geschlechtsgänge sind noch durch eine gemeinsame Wandschicht mit einander verbunden. Das Epithel ist ein schönes einschichtiges regelmäßiges niedriges Cylinderepithel mit runden oder ovalen Kernen; die Wand besteht aus dicht gedrängten kleineren regellos gestellten Zellen mit runden oder spindelförmigen Kernen, die noch keinen bestimmten geweblichen Charakter angenommen haben, sondern sich nur durch dichtere Anhäufung von den Mesodermzellen ihrer Umgebung, die wir jetzt wohl als Bindesubstanzzellen ansprechen können, unterscheiden. Das Lumen des Geschlechtsatriums ist elliptisch mit dorsoventralem größten Durchmesser. Das Lumen des Penis wird gegen den Fundus zu durch das Hereinragen der Reizkörperfalte unregelmäßig spaltenförmig, ebenfalls mit größtem dorsoventralen Durchmesser. Der größte Durchmesser des Penis ist 0,24 mm, seines Lumens 0,15 mm, des Geschlechtsganges vor der Spaltung 0,036 mm, des weiblichen 0,04 mm und des männlichen Ganges 0,02 mm.

Die Zwitterdrüse (Fig. 7, 20 z, Fig. 24) ist unterdessen so gewachsen, dass ihr größter Durchmesser 0,75—1 mm beträgt. Sie ist in zahlreiche Läppchen (Fig. 20, 24) zerfallen, in denen ich ein Lumen noch nicht entdecken kann. Dagegen sind in ihr jetzt Gebilde aufgetreten, welche, obgleich ich ihr definitives Schicksal nicht verfolgt habe, ich nach ihrer äußeren Ähnlichkeit mit den Ureieren oder Geschlechtszellen bei anderen Thierklassen Ureier nennen will. Es sind große

¹ Obgleich diese beiden sekundären Geschlechtsgänge, deren Bildung EISIG (l. c. p. 316) schon ganz richtig erkannt hat, nach dessen unverdächtigem Zeugnis bei den Basommatophoren in den männlichen und weiblichen Geschlechtsgang des erwachsenen Thieres, also Uterus und Prostata nach der gewöhnlichen Bezeichnung, übergehen, sind diese Bezeichnungen hier vermieden worden, weil der männliche Geschlechtsgang der Stylommatophoren ein vorübergehendes embryonales Gebilde ist und mit der Prostata des erwachsenen Thieres nichts zu thun hat.

rundliche Zellen (Fig. 24 *ue*) von 15 μ Durchmesser mit einem großen runden hellen, häufiger centalem als excentrischem Kern (Durchmesser 9 μ), und einem großen Kernkörperchen (von 3 μ Durchmesser). Die angewandten Tinktionen färbten das Kernkörperchen intensiv, das Protoplasma auch noch ziemlich stark, der Kern aber blieb hell und es kam keine einem Kerngerüst vergleichbare Bildung zum Vorschein. Ich habe übrigens dieses Verhalten gegen Farbstoffe bei jungen Eiern in den verschiedensten Thierklassen angetroffen. Die Ureier sitzen ausnahmslos der Wand der Alveolen an; was ihre Anzahl betrifft, so will ich nur bemerken, dass ein Schnitt in jedem Alveolus durchschnittlich 2—5 Stück zeigt. Ich nehme an, dass diese Gebilde die Mutterzellen der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte sind, doch habe ich die Histogenese der Zwitterdrüse keineswegs bis zur Geschlechtsreife verfolgen können¹.

EISIG hat die Bildung des Vas deferens aus einem Divertikel des Penis schon ganz richtig gesehen und seine Darstellung weicht von der meinigen eigentlich nur in dem Punkte ab, dass er die Bildung des proximalen Theiles des Vas deferens von der Prostata aus erfolgen lässt (l. c. p. 347), was bei den Basommatophoren entschieden nicht der Fall ist. Wem gegenüber der völlig abweichenden Darstellung ROUZEAUD's diese erfreuliche Übereinstimmung noch keine Bürgschaft für die Richtigkeit sein sollte, den möchte ich an dieser Stelle mit einer jüngst veröffentlichten Missbildung bekannt machen, welche meinen Befunden in sehr erwünschter Weise zu Hilfe kommt. Es handelt sich nämlich² um die Genitalien einer *Helix pomatia*, wo außer anderen uns hier nicht weiter interessirenden Bildungsanomalien die äußere Geschlechtsöffnung verschlossen war, dann aber auch das Vas deferens die Prostata nicht erreichte, sondern sich auf einen kurzen dem Penis aufsitzenen Blindsack beschränkte. Mit ROUZEAUD's Darstellung diesen Befund in Einklang zu bringen, besonders die Atresia orificii externi, ist einfach ein Ding der Unmöglichkeit, während es mit Hinblick auf meine und EISIG's Resultate sofort klar ist, dass wir hier ganz einfach

¹ Die ersten histologischen Veränderungen der Zwitterdrüse werden von ROUZEAUD im Ganzen übereinstimmend mit mir beschrieben. Auch das eigenthümliche Verhalten der jungen Eier gegen Farbstoffe wird von ihm erwähnt (l. c. p. 409): »Un fait intéressant à noter ici, par ce qu'il a été mentionné chez d'autres oeufs par mon excellent maître A. SABATIER, est la grande avidité que présente le protoplasma de l'oeuf très-jeune pour les réactifs colorants; dans certains cas le protoplasme se colore réellement plus que le noyau.«

² CH. MANGENOT, Un cas d'atrésie de l'orifice génital externe chez un *Hélix pomatia*. Bull. soc. zool. France. 1883. p. 430.

das vor uns haben, was man in der Teratologie eine Hemmungsbildung nennt.

Die nächsten Veränderungen, welche die Anlage der Geschlechtsorgane ihrer definitiven Gestaltung entgegenführen, findet man bei jungen Thieren von 7—9 mm Länge, ohne dass innerhalb dieser Grenzen eine bestimmte Reihenfolge der einzelnen Entwicklungsphasen innegehalten würde. Die hier in Betracht kommenden Veränderungen sind folgende. Die Spaltung des primären Genitalganges ist in beiden Richtungen weiter vorgeschritten und hat sich distalwärts bis auf den Penis fortgesetzt, so dass jetzt männlicher und weiblicher Gang direkt aus dem Hohlraum des Penis entspringen. Die kleine Ausstülpung am Fundus des Penis, in der wir die Anlage des Vas deferens erkannten, wächst an der Wand des Penis in die Höhe, dem weiblichen Geschlechtsgange entgegen, in den er unter Resorption der Berührungsstelle der beiderseitigen Wände sich öffnet. Der Durchbruch der äußeren Geschlechtsöffnung endlich, den wir schon beim vorhergehenden Stadium eintreten sahen, verzögert sich sehr häufig so weit, dass er erst als Begleiter dieser neuen Entwicklungserscheinungen auftritt.

Für die eingehendere Schilderung wählen wir zunächst das Specimen, welches der Fig. 8 zu Grunde gelegen hat, ein Thier von circa 7 mm Länge. Das Geschlechtsatrium (Fig. 8 *ag*) ist noch sehr lang (etwa 0,3 mm); zuerst von engem Kaliber, erweitert es sich allmählich bis auf 0,075 mm Durchmesser, um dann mit plötzlicher Erweiterung in den Penis zu münden. Der Penis (Fig. 8 *p*), jetzt schon ein sehr voluminöses Organ, erweitert sich bedeutend und erreicht bei einer Länge von 0,3 mm einen Durchmesser von 0,22 mm, bei einer Weite des Lumens von 0,48 mm. Die beiden sekundären Geschlechtsgänge entspringen unmittelbar hinter einander aus dem Penis, an dessen ventraler Kante (wie man sagen kann, da der Penis seitlich stark komprimirt ist), und ziehen von demselben mesodermalen Blastem, das ihnen auch die gemeinsame Wandschicht liefert, eingehüllt dicht neben einander ventralwärts vom Penis in dessen unmittelbarer Nachbarschaft weiter. Der weibliche Gang (Fig. 8 ♀ *g*), welcher zuerst vom Penis sich losmacht, und deshalb auch ventralwärts vom anderen liegt, ist weiter als der dorsale männliche (Fig. 8 ♂ *g*); seine größten Durchmesser betragen 0,06 mm (Lumen 0,02 mm), die des kleineren nur 0,036 mm (Lumen 0,04 mm). Das Vas deferens (Fig. 8 *vd*) entspringt etwas über dem Grunde des Penis, rückt, aufwärts ziehend,

von der lateralen Seite des Penis an seine ventrale, biegt zuletzt erst ventralwärts und dann wieder etwas nach vorn um, und mündet in den weiteren der beiden sekundären Geschlechtsgänge, welcher sich zuerst vom Penis losgelöst hat, also den weiblichen, nur etwa 0,03 mm hinter der Abgangsstelle. Das Vas deferens beschreibt also in seinem Verlauf einen nach vorn konvexen Bogen, ein Verhältnis, das beim Erwachsenen immer sehr deutlich, im Verlauf der Entwicklung — vielleicht durch zufällige Verschiebung der Theile während der Härtung — nicht immer gut ausgeprägt ist. Das Präparat, dem die Fig. 8 zu Grunde liegt, war darum für die Bildungsweise des Vas deferens besonders instruktiv, weil hier das Vas deferens mit seinem blinden Ende sich an die Wand des weiblichen Geschlechtsganges schon angelegt hatte, eine Durchbrechung aber noch nicht erfolgt war. Auf der größten Strecke seines Verlaufes ist das Vas deferens in das mesodermale Blastem der Penis-Umgebung mit eingeschlossen und entbehrt auch aus diesem Grunde einer eigenen Wandschicht; seine Dimensionen (0,03 mm, Lumen 0,04 mm) sind im Anfange kaum geringer als die der beiden sekundären Geschlechtsgänge, hinter denen es erst in weit späteren Entwicklungsstadien entsprechend an Wachstum zurückbleibt.

Es wird meine Leser nicht wenig überrascht haben, dass das Vas deferens mit dem von beiden sekundären Gängen, welche ich als den weiblichen bezeichnet habe, sich in Verbindung setzt. Um diese Benennung zu rechtfertigen, werde ich nicht umhin können, schon jetzt das Hauptsächlichste über das definitive Schicksal beider Gänge mitzutheilen.

Dasselbe ist nun in der That merkwürdig genug. Der von mir als männlicher bezeichnete Gang verschwindet nämlich spurlos wieder, während der weibliche sich zum Ovispermatoduct, zu dem bis zum Abgange das Vas deferens für beiderlei Geschlechtsprodukte gemeinsamen Abschnitt der Leitungswege, und zum Oviduct, wie das distal vom Abgang des Vas deferens liegende Stück heißen muss, umbildet. Der männliche Geschlechtsgang ist daher nur ein in der Entwicklung vorübergehend auftretendes Gebilde, das nur noch eine phylogenetische Bedeutung besitzt, und zwar halte ich es für das Homologon des männlichen Leitungsweges der Opisthobranchier, nicht aber der Basommatophoren. Was für Gründe mich zu dieser Auffassung bestimmt haben, soll weiterhin ausführlich dargelegt werden.

Kehren wir nun wieder zur Fig. 8 zurück. Die Spaltung des primären Geschlechtsganges erstreckt sich etwa 0,25 mm nach hinten

vom Penisursprung an gerechnet. Ist der Gang wieder einfach geworden, so steigt er langsam an der rechten Magenwand in die Höhe, wobei er sich allmählich zu einer Querspalte von höchstens 0,03 mm Querdurchmesser und nur 0,042 mm Höhe verschmälert. Selbst sein Lumen und seine Epithelialschicht werden stellenweise noch ganz undeutlich. Hat er den Boden der Athemhöhle, späterhin der Niere erreicht, so erweitert er sich wieder, rückt bis nahe an die Mittellinie, seine Wand wird dicker, auch das Epithel wie beim Penis höher und mehrschichtig. Dabei ist sein Verlauf nicht mehr geradlinig, sondern er fängt an sich in Windungen zu legen, die, meist auch in den späteren Stadien, nie mehr als höchstens 2—3 an der Zahl, von unregelmäßigen Ausbuchtungen vertreten oder mit ihnen kombinirt sein können. Das Lumen des primären Geschlechtsganges kann an dieser terminalen Erweiterung bis auf 0,12 mm anwachsen (vgl. hierfür Fig. 29, allerdings von einem etwas späteren Stadium). Hinter der Mündung des Zwitterganges befindet sich ein kleiner Blindsack.

Von den histologischen Verhältnissen, die sich jetzt sehr langsam ändern, giebt Fig. 28, obgleich einem etwas vorgertückteren Stadium entnommen, ein gutes Bild. Im Allgemeinen sind die leitenden Wege mit einem streng einschichtigen, mäßig hohem Cylinderepithel ausgekleidet, auf das nach außen eine verschieden dicke Wandschicht von unregelmäßigen, aber überwiegend cirkulär gestellten, dicht gedrängten Zellen mit kleinen runden oder spindelförmigen Kernen folgt, die ohne scharfe Grenze in das mesodermale Blastem der Umgebung übergehen. Diese Regel erleidet nur an zwei Stellen eine Ausnahme, nämlich im Penis, wo das Epithel auf der Reizkörperfalte mehrschichtig geworden ist und hier, wie schwächer auch an der gegenüber liegenden Peniswand, sich in die regelmäßigen Längsfalten zu legen beginnt, welche das Organ beim Erwachsenen charakterisiren¹; zweitens an den Windungen der Enderweiterung, wo wir ebenfalls ein mehrschichtiges

¹ In dem Präparat, welches der Fig. 28 zu Grunde liegt, ist diese Faltung des Epithels noch nicht aufgetreten. Dieselbe vollzieht sich übrigens in einer histologisch bemerkenswerthen Weise, von der Fig. 34 (Taf. XXV, von der Peniswand) eine Vorstellung geben mag. Die Falten treten zunächst allein im Epithel selbst auf, indem sich in regelmäßigen Intervallen Gruppen von drei bis vier Zellen enorm strecken, und zu langen schmalen Cylinderzellen mit langgestreckten stäbchenförmigen Kernen werden, während die Zellen dazwischen unverändert bleiben. Erst nachträglich wachsen in die so gebildeten rein epithelialen Falten Fortsätze der darunter liegenden Cutis hinein und dann gleichen sich auch allmählich die Formunterschiede der Zellen wieder aus, so dass man am fertigen Organ die Peniswand mit einem einschichtigen mäßig hohen Cylinderepithel überzogen findet.

Epithel schöner hoher Cylinderzellen von 6—7 μ mit stäbchenförmigen Kernen von 3—4 μ Länge antreffen (vgl. Fig. 29 *ep*).

Die Zwitterdrüse hat bei diesen und ähnlichen Stadien an Größe zugenommen und zerfällt schon in zahlreiche Läppchen, von denen viele ein deutliches Lumen erkennen lassen. Die Ureier haben ebenfalls an Volumen zugenommen, denn ich finde ihre Dimensionen jetzt zu durchschnittlich 30 μ mit einem Nucleus, der bis 45 μ und einem Nucleolus, der bis zu 6 μ misst. Der Zwittergang lässt sich an der Zwitterdrüse schon weit herab verfolgen, seine Ausbildung ist noch immer sehr zurück, und bei einem Durchmesser von nur 42—48 μ lässt sich noch keine besondere Wand- von einer Epithelialschicht an ihm unterscheiden.

Das der Fig. 9 zu Grunde liegende Präparat habe ich nur deshalb wiedergegeben, weil in der vorgeführten Entwicklungsreihe (Fig. 4—14) ein Beispiel für die vollzogene Verbindung zwischen Vas deferens und Ovispermatoduct nicht fehlen durfte, in allem Übrigen ist gegen das vorhergehende Stadium kein Fortschritt zu verzeichnen. Überhaupt scheinen die Geschlechtsorgane auf dem eben geschilderten Entwicklungsstadium verhältnismäßig lange zu verharren. Ich habe Thiere von nicht mehr als 6—7 mm Länge gefunden, die schon so weit vorgeschritten waren, wie die Fig. 9 es zeigt, ich habe oft aber auch Thiere von 10—12 mm Länge noch nicht weiter entwickelt gefunden, und ich glaube nicht, dass diese Differenzen einzig und allein auf den verschiedenen Kontraktionsgrad der Thiere im Tode zurückgeführt werden können. Nur die relative Größe der Geschlechtsorgane scheint entsprechend dem Wachstum des Thieres langsam, aber stetig zuzunehmen und zu einer Zeit, wo die der Zeit nach nächsten neuen Glieder, die Prostata und das Flagellum dem Geschlechtsapparat zugefügt werden, hat das Atrium doch schon eine Länge von 0,3—0,5 mm, der Penis eine Länge von 0,5—0,75 mm erreicht, während die Spaltung des primären Geschlechtsganges proximalwärts vom Penis sich auf eine Strecke von 0,5 mm verfolgen lässt. Nur die histologische Differenzierung steht auf lange Zeit fast still.

Ich bringe in der Fig. 40 die Entwicklung zweier Anhangsgebilde des Geschlechtsapparates, des Flagellums und der Prostata-drüsen, welche keineswegs immer ganz gleichzeitig auftreten, der Einfachheit halber an einem Präparate zur Anschauung; besonders die ersten Anfänge der Prostata sind oft schon an etwas jüngeren Stadien zu beobachten. Das Flagellum erscheint als ein vom Fundus des Penis sich erhebendes blindes Divertikel, das von Anfang an

schon die für das erwachsene Organ charakteristische Lage hat, genau so wie jenes nach vorn gerichtet und der lateralen Peniswand eng anliegend¹. An seinem blinden Ende sind schon durch eine kleine Einbuchtung der Wand zwei sekundäre Blindsäckchen markiert, die ersten Andeutungen jener kurzen dicken Drüsenschläuche, welche wir dem erwachsenen Organ aufsitzen finden². Das Flagellum kommunicirt noch durch eine weite Öffnung mit der Höhlung des Penis, dem es im feineren Bau übrigens völlig gleicht.

Ungleich interessanter ist die Entwicklung der Prostatadrüsen. Der weibliche Geschlechtsgang beginnt nämlich proximalwärts von der Vereinigung mit dem Vas deferens an seiner unteren (ventralen) Seite kleine Ausstülpungen zu treiben, erst sehr sparsam, so dass höchstens 1—2, oft keine auf einem einzelnen Schnitt zu sehen sind, später zahlreicher, so dass sie die untere Hälfte der Peripherie des weiblichen Geschlechtsganges wie mit einem Kranz umstellen, und auf jedem Schnitte die Querschnitte zahlreicher Drüsenblindsäckchen, in allen möglichen Schnittrichtungen getroffen erscheinen (Fig. 30). Über Gestalt, Anordnungen und Dimensionen dieser Drüsen etwas Bestimmtes auszusagen, dürfte auch bei den tadellosesten Querschnittreihen ein höchst schwieriges, wenn nicht unmögliches Beginnen sein; wir können uns, glaube ich, um so eher darüber hinwegsetzen, als sich nicht das geringste allgemeine Interesse an diese Frage knüpft. Zugleich mit dem Auftreten des Drüsenbesatzes hat sich das Lumen des weiblichen Geschlechtsganges, welches an dieser Stelle eine dorsoventrale Längsspalte bildet, durch eine quere, Anfangs wenig ausgeprägte Einschnürung in zwei Abschnitte (Fig. 30 *ovd*, *spd*) gesondert, in deren unteren (centralen) (Fig. 30 *spd*) die Drüsenschläuche münden. Der männliche Geschlechtsgang (Fig. 30 ♂ *g*), dessen Lage dicht am weiblichen dorsal von ihm ist, verkleinert sich in allen Dimensionen sehr stark, sein Lumen wird zuletzt ganz undeutlich und ich habe bei meinen vorgerücktesten Stadien mit Sicherheit konstatiren können, dass sein proximales Ende sich nicht mehr mit dem weiblichen Gange vereinigt, sondern sich in die Mesodermzellen seiner Umgebung auflöst, was ich

¹ Wer daran Anstoß nehmen sollte, dass das Flagellum in Fig. 40 an der medianen Peniswand erscheint, den bitte ich zu beachten, was in der Tafelerklärung über die Herstellung der schematischen Fig. 4—44 bemerkt worden ist. Da die in der Projektion über einander fallenden Theile des Geschlechtsapparates der Deutlichkeit wegen neben einander gezeichnet werden mussten, war schon aus diesem Grunde Naturtreue in topographischer Hinsicht bei diesen Figuren unausführbar.

² Bei *Limax brasiliensis* Semp. bleibt das Flagellum zeitlebens ein einfacher ungetheilter Sack (v. IHERING, Zur Kenntnis der amerikanischen *Limax*arten. Jahrb. d. deutsch. malakol. Gesellsch. XII. 1885. Taf. V, Fig. 4).

als den ersten Schritt zu der proximalwärts fortschreitenden Rückbildung des Ganges auffasse. Jedenfalls aber erstreckt sich der Drüsenbesatz schon bei seinem ersten Auftreten proximalwärts über das proximale Ende des männlichen Geschlechtsganges hinaus und ist, so weit meine Beobachtungen reichen, in derselben Richtung in kontinuierlicher Weiterentwicklung begriffen¹.

Eine Deutung dieses Drüsenbesatzes ist nicht schwer. Der flüchtigste Vergleich schon mit dem erwachsenen Thiere (vgl. Fig. 24 Taf. XXIII) lehrt, dass der vom weiblichen Geschlechtsgang abgeschnürte Halbkanal nebst seinem Drüsenbesatz die Prostata oder der Spermato-duct der Autoren ist, also jener Theil der gemeinsamen Leitungswege der Stylommatophoren, welcher nach den herrschenden Anschauungen dem freien männlichen Geschlechtsgang der Basommatophoren homolog sein sollte. Dass jenes vorübergehende Gebilde, welches wir als den männlichen Geschlechtsgang bezeichneten, noch vorhanden ist, wenn der bleibende Spermato-duct auftritt, möchte ich schon jetzt der Beachtung empfehlen; was für Folgerungen sich daran knüpfen lassen, werden wir später sehen.

Das letzte der noch fehlenden Glieder des Geschlechtsapparates, dessen Auftreten ich noch selbst beobachtet habe, ist das Receptaculum seminis. Ich fand die Anlage desselben (Fig. 44 *rs*) zum ersten Male bei einem Thiere von ca. 42 mm Länge, wo es eine kurze weithalsige, mit dem blinden Ende nach oben umgebogene Ausstülpung des Penis bildete. Dieselbe entsprang aus dem Penis allerdings unmittelbar unter der Einmündung des Atriums, aber doch mehr schon im Bezirke des Penis, was in einem späteren, der Reife näheren Stadium noch deutlicher hervortrat. Das Receptaculum seminis ist also genetisch ein Derivat des Penis, wobei ich daran erinnern möchte, dass auch bei erwachsenen Thieren das Receptaculum auf den ersten Blick zwar der Vereinigungsstelle vom Penis und Atrium aufzusitzen scheint, bei näherem Hinsehen sich aber etwas mehr auf den Penis gerückt erweist. Außerdem giebt es auch Limaces, wo das Receptaculum vollkommen als Penisdivertikel auftritt². Eine Scheidung von Körper und Stiel war bei dieser ersten Anlage des Receptaculum, welche sich

¹ In den Fig. 40 und 44 konnte der Drüsenbesatz — die Prostata — natürlich nur ganz schematisch angedeutet werden.

² *Limax laevis* Müll. (SIMROTH, l. c. Taf. IX, Fig. 24, im Text nicht erwähnt), ferner *Limax brasiliensis* Semp. (v. IHERING, l. c. p. 207). Bei *Vitrina brevis* (Fér.) muss das Verhältnis sogar sehr auffallend sein. Vgl. A. SCHMIDT, l. c. p. 49. Taf. XIV, Fig. 405.

zwischen Penis und den beiden sekundären Geschlechtsgängen einschob, noch nicht erfolgt; in seinem feineren Bau glich es dem Penis, doch war seine Wand von vorn herein auffallend dünn.

Sonst zeigte dieses Exemplar noch zwei weitere Veränderungen, welche als Annäherungen an die bleibenden Verhältnisse aufzufassen sind: das Atrium war auffallend verkürzt und die Verbindung zwischen Flagellum und Penis schon stark verengt.

Hier brechen leider meine Beobachtungen ab. Alle Exemplare von 15—20 mm zeigten, wie schon in fast allen Punkten, so auch in dem histologischen Bau die bleibenden Verhältnisse, und meine Bemühungen, Mittelglieder aufzufinden, blieben erfolglos. Ich kann daher über die Entwicklung der beiden noch fehlenden Glieder des Geschlechtesystems, der Eiweißdrüse und der Vesicula seminalis nichts berichten und muss es dahin gestellt sein lassen, in wie weit die Erweiterung des proximalen Abschnittes des primären Genitalganges und die inkonstant dort auftretenden Blindsackbildungen zu diesen noch fehlenden Gebilden in genetischer Beziehung stehen. Eine Lücke in meiner Darstellung, die mir unendlich bedauerlicher ist, als Mangel an Beobachtungen über zwei spät auftretende und relativ unwichtige Anhangsorgane, deren Entwicklung aus jener proximalen Anschwellung übrigens auch durch das übereinstimmende Zeugnis von ROUZEAUD und EISIG sichergestellt ist, ist die Ungewissheit, in der ich den Leser über das Schicksal der sekundären Genitalgänge lassen muss. Auf dem, durch die Anlage des Receptaculum seminis wohl gekennzeichneten Stadium Fig. 44 bestanden bezüglich ihrer noch die alten Verhältnisse zu Recht: ein weiblicher Gang mit in Bildung begriffenen Prostata-drüsen, in den das Vas deferens mündet, und ein männlicher Gang, etwa auf einer Strecke von 0,5 mm von dem weiblichen abgespalten. Alle späteren Stadien dagegen, die ich untersuchte, zeigten schon die für das erwachsene Thier charakteristischen Verhältnisse, d. h. es war von dem männlichen Gange keine Spur mehr vorhanden. Aus der einfachen Gegenüberstellung dieser beiden Thatsachen geht aber wenigstens das mit unumstößlicher Gewissheit hervor, dass der männliche Gang sich zu keinem bleibenden Gebilde umwandelt, sondern in der späteren Entwicklungsperiode einfach verschwindet. Ungewiss bleibt aber nur, auf welche Weise diese Rückbildung vor sich geht, denn wenn vielleicht auch die Vorgänge, die wir am proximalen Ende des Ganges an späteren Stadien (vgl. p. 362) beschrieben haben, als der erste Schritt dazu aufzufassen ist, so muss das doch zunächst reine Vermuthung bleiben. Der Ovispermatoduct (d. h. Oviduct sammt Prostata der Autoren) des er-

wachsenen Thieres geht jedenfalls aus dem ganzen proximalwärts vom Abgang des Vas deferens liegenden Theil der ursprünglichen Leitungswege hervor, also dem weiblichen Geschlechtsgang proximalwärts vom Vas deferens und dem primären Geschlechtsgang, so weit er ungespalten bleibt, wenn nicht vielleicht der terminale (proximale) Abschnitt des letzteren in größerer oder geringerer Ausdehnung zur Bildung der Eiweißdrüse und der Vesicula seminalis verwendet wird. Der distale Abschnitt des weiblichen Geschlechtsganges wird zum Oviduct des erwachsenen Thieres, welcher noch an Stadien, die der Fig. 44 entsprechen, in Wahrheit nicht nach außen, sondern in den Penis mündet. Um diese Verhältnisse in die bleibenden überzuführen (die bei 15—17 mm großen Thieren erreicht sind) bedarf es nur einer Fortsetzung der in Fig. 44 schon angebahnten Wachstumsänderungen und dadurch bedingter Verschiebung der einzelnen Theile an einander; die in Fig. 44 schon stark bemerkliche Verkürzung des Atriums braucht nur noch weiter fortzuschreiten, um auch die Mündung des Oviducts distalwärts zu leiten und sie der äußeren Geschlechtsöffnung zu nähern. Unterstützt wird dieser Wachsthumsvorgang noch durch eine gleichzeitig vor sich gehende Abschnürung des Penis; denn bei Thieren von 15—20 mm Länge fand ich die Mündung des Penis in das Geschlechtsatrium ganz auffallend eng; wie ich nebenbei erwähnen möchte, ist auch die äußere Geschlechtsöffnung für so vorgerückte Stadien noch sehr fein; sie misst nämlich nicht mehr, als ca. 0,2 mm.

An die Darstellung neuer Thatsachen theoretische Betrachtungen zu knüpfen, ist heut zu Tage — in Deutschland und England wenigstens — so allgemein üblich, dass sich kein Autor deswegen besonders zu entschuldigen braucht. In diesem Falle erscheint ein gewisses Maß von Spekulation aber sogar geboten, wenn anders wir auf die Erklärung gewisser noch unverstandener und zusammenhangloser Thatsachen, welche die obigen Untersuchungen aufgedeckt haben, lieber von vorn herein verzichten wollen. Ich meine damit natürlich in erster Linie jenes eigenthümliche Gebilde, dem wir den Namen »männlicher Geschlechtsgang« beigelegt haben, und es wird daher jetzt in erster Linie unsere Aufgabe sein, diese Bezeichnung auch zu rechtfertigen.

Wenn wir zunächst einmal unerörtert lassen, ob die Stylommato-phoren in den Süßwasserpulmonaten ihre nächsten Verwandten haben oder direkt auf opisthobranchiate Formen (v. IHERING) zurückgeführt werden müssen, in beiden Fällen — und das kommt für uns vorläufig allein in Betracht — gelangen wir zu hermaphroditischen Formen, wo

männliche und weibliche Leitungswege wenigstens in ihrem distalen Abschnitt getrennt verlaufen und oft sogar weit von einander getrennte Mündungen besitzen. Wir fanden nun bei *Limax*, dass sich eine gemeinsame Anlage, der primäre Geschlechtsgang, in zwei sekundäre Gänge spaltet, von denen der eine zum Ovispermatoduct wird, der andere nach zeitweiligem Bestehen spurlos verschwindet. Zahlreiche Analogien berechtigten dazu, solchen nur vorübergehend in der Entwicklung auftretenden Organen eine phylogenetische Bedeutung beizumessen, d. h. sie als Organe älterer und niedrigerer Formen zu deuten, welche dem erwachsenen Organismus der jüngeren Form verloren gegangen sind und nur noch vorübergehend in der Entwicklung auftreten. Dieses Princip auf unseren Fall angewendet, sehe ich einfach gar nicht die Möglichkeit einer anderen Deutung, als dass jener vorübergehend abgespaltene Gang nur das Homologon der männlichen ausführenden Geschlechtswege der nächst verwandten hermaphroditischen Formen mit getrennten Leitungswegen sein kann. Damit ist die Bezeichnung »männlicher Geschlechtsgang« aber zur Genüge gerechtfertigt¹.

Unter diesen nächst verwandten hermaphroditischen Formen werden aber wahrscheinlich nur die Opisthobranchier und nicht die Basommatophoren zu verstehen sein. Gewisse entwicklungsgeschichtliche Thatsachen machen es fast zur Gewissheit, dass der Geschlechtsapparat der Basommatophoren gegen die Stylommatophoren eine höhere Differenzierungsstufe zeigt, also, wenn einmal verwandtschaftliche Beziehungen angenommen werden sollen, nur von jenem abgeleitet werden kann, aber nicht umgekehrt. Dieses Resultat ist um so überraschender, als es möglich schien, aus der vergleichenden Anatomie den wohlbegründeten Nachweis des Gegentheils zu führen. Nichts schien einfacher und naturgemäßer als in der Samenhalbrinne der Landpulmonaten den mit dem weiblichen verschmolzenen männlichen Leitungsweg der Süßwasserpulmonaten zu erblicken, nichts näher liegend als die einfache Geschlechtsmündung jener aus einer Verschmelzung der doppelten Geschlechtsmündungen dieser hervorgehen zu lassen, wo noch dazu die Opisthobranchier lehrten, dass Trennung der Leitungswege

¹ Man könnte gegen diese Deutung erinnern, dass die Spaltung des primären Geschlechtsganges nur auf eine verhältnismäßig kurze Strecke erfolgt und vor Allem distalwärts nie mehr bis zur äußeren Geschlechtsöffnung fortschreitet. Dem ist entgegenzuhalten, dass wir erstens ein rudimentäres Organ vor uns haben, welches nicht mehr seine volle Ausbildung erreicht, zweitens aber das frühe Auftreten und die mächtige Entwicklung des Penis und die vorübergehend so merkwürdig starke Entwicklung des Atrium genitale dafür eine genügende Erklärung abgeben.

wirklich als der primäre Zustand aufzufassen ist und zahlreiche Übergangsstufen auf die angebliche Verschmelzung der getrennten Genitalmündungen hinzuweisen schienen.

Und doch ist dem nicht so. Wie die übereinstimmenden Beobachtungen von EISIG und ROUZEAUD lehren, ist die einzige Genitalöffnung der Stylommatophoren allein der weiblichen Öffnung der Basommatophoren homolog, während die männliche Öffnung nur ein sekundäres Produkt des Penis ist, der durch spätere Wachstumsvorgänge vom primären Geschlechtsgange, aus dem er sich bildet, abrückt und selbständig nach außen durchbricht. Es ist daraus ohne Weiteres klar, dass mit Bezug auf die Orificia genitalia die Basommatophoren die höhere Differenzierungsstufe bilden und nur an eine Ableitung der Basommatophoren von den Stylommatophoren, aber nicht umgekehrt gedacht werden kann.

Mit den männlichen Geschlechtsgängen steht es nicht besser, wie folgende Auseinandersetzung zeigen wird. Wer der oben gegebenen Deutung jenes vorübergehend auftretenden Gebildes als Homologon des männlichen Leitungsweges der Opisthobranchier beitrifft, muss in dem zweiten sekundären Geschlechtsgang, meinem weiblichen, das Homologon der weiblichen Leitungswege erblicken. Das ist ohne Weiteres klar. Nun lehrt aber die Entwicklungsgeschichte, dass dieser weibliche Leitungsweg bei den Stylommatophoren zum Ovispermoduct wird, indem er durch spät auftretende und ontogenetisch bedeutungslose Abschnürungsvorgänge die Samenrinne und Prostatastrüsen aus sich heraus entwickelt. Und noch mehr: Samenrinne und Prostatastrüsen treten auf, während jenes vorübergehende Gebilde, das wir aus guten Gründen als das Homologon des männlichen Ganges bezeichnet haben, noch vorhanden ist, beide bestehen eine Zeit lang neben einander. Hieraus folgt aber mit unumstößlicher Sicherheit, dass, mag man nun den männlichen Gang der Basommatophoren mit dem vorübergehend auftretenden der Stylommatophoren für homolog halten oder nicht, die Samenrinne nebst Prostatastrüsen der Stylommatophoren ein Produkt des weiblichen Leitungsweges ist und dass das anatomische Verhalten der Leitungswege der Stylommatophoren nicht aus dem der Basommatophoren durch Annahme einer sekundären Verschmelzung beider Leitungswege hergeleitet werden kann.

Ungewiss bleibt vorläufig nur die Homologie der männlichen Leitungswege in beiden Pulmonatenabtheilungen. ROUZEAUD's Beobachtungen sind mit Bezug auf diesen Punkt leider ganz unbrauchbar und auch EISIG's Angaben ohne eine Nachprüfung nicht annehmbar. EISIG

lässt bei den Basommatophoren den embryonalen männlichen Geschlechtsgang direkt in den Geschlechtsgang des erwachsenen Thieres übergehen. Dazu wäre aber nöthig, dass er kein vorübergehendes, sondern ein bleibendes Gebilde repräsentirte und dass das Vas deferens sich mit ihm und nicht mit dem weiblichen Geschlechtsgang in Verbindung setzte. Das wären indessen gegen die Stylommatophoren so durchgreifende Unterschiede, dass ich vorläufig noch nicht recht daran glauben kann. Nach meiner Meinung ist der männliche Geschlechtsgang bei den Basommatophoren ebenfalls ein vorübergehendes und kein definitives Gebilde, und der Spermatoduct des erwachsenen Thieres, so weit er vom Oviduct getrennt ist, ein Produkt des Vas deferens. Die Richtigkeit dieser Vermuthung wäre allerdings erst durch direkte Beobachtung zu beweisen, jedenfalls aber habe ich es vorläufig noch vorgezogen, das Homologon des männlichen Ganges der Stylommatophoren erst bei den Opisthobranchiern und nicht, was anscheinend viel näher gelegen hätte, bei den Süßwasserpulmonaten zu suchen. Wie dem aber auch sein möge, jedenfalls ist das Eine sicher, dass, wenn man einmal beide Pulmonatenabtheilungen in genetische Beziehung zu einander bringen will, sich wohl die Möglichkeit darbietet, den Geschlechtsapparat der Basommatophoren aus dem der Stylommatophoren abzuleiten, nicht aber umgekehrt. Da eine solche Ableitung aber Angesichts der Schwierigkeiten, welche die übrigen Organsysteme bieten, ernsthaft gar nicht versucht werden kann, so böte sich als dritte Möglichkeit nur die von v. IHERING vertretene Hypothese unabhängiger Abstammung beider Pulmonatenklassen von zwei verschiedenen opisthobranchiaten Stammformen. Dem steht aber eine große Schwierigkeit entgegen, zu deren Beseitigung ich vorläufig noch keine Möglichkeit sehe, nämlich — um bei den Geschlechtsorganen zu bleiben — Bau und Entwicklung des Penis und Vas deferens.

Bau, Lage und Entwicklung dieser beiden Organe ist nämlich so charakteristisch und so genau übereinstimmend in beiden Abtheilungen, dass wir zu der Annahme einer wirklichen Homologie geradezu gezwungen sind, während gegen das Begattungsorgan der typischen Gastropoden (Proso- und Opisthobranchier) so durchgreifende Unterschiede bestehen, dass von einer Homologie des Penis der Pulmonaten mit diesem vorläufig gar keine Rede sein kann. Wir müssten also, um die v. IHERING'sche Hypothese zu retten, zu der Annahme greifen, dass sich Penis und Vas deferens bei beiden Pulmonaten-Abtheilungen unabhängig von einander entwickelt hätten, wozu vorläufig noch gar keine Nöthigung vorliegt. Da eine weitere Erörterung der Frage nach den

Verwandtschaftsverhältnissen der Pulmonaten ohne Erweiterung der thatsächlichen Basis nutzlos wäre, so will ich sie hiermit verlassen, da es unter diesen Umständen ausreichend erscheinen muss, ihren augenblicklichen Stand mit Bezug auf den Geschlechtsapparat dargelegt zu haben.

Penis und Vas deferens sind also für mich in beiden Abtheilungen der Pulmonaten homologe Organe; ferner aber geht aus ihrer Entwicklung mit Sicherheit hervor, dass sie nicht, wie in vielen Lehrbüchern und unzähligen anatomischen Beschreibungen zu lesen steht, die distalen Abschnitte der männlichen Leitungswege darstellen. Die frühe Abschnürung des Penis aus dem noch indifferenten primären Geschlechtsgange und seine ganz selbständige Entwicklung, die zu den wirklichen männlichen Leitungswegen nicht die geringsten Beziehungen hat, eben so wie die Entwicklung des Vas deferens als Penisdivertikel dürften beide Organe in Zukunft wohl vor solchen Deutungen sicher stellen.

Penis und Vas deferens sind — darüber kann kein Zweifel herrschen — innerhalb des Phylums der Pulmonaten erworbene Neubildungen.

Mit unseren Betrachtungen uns noch weiter in die Stammesgeschichte der Mollusken zu vertiefen, halte ich zunächst keineswegs für rätlich; müssen wir doch immer im Auge behalten, dass selbst entwicklungsgeschichtliche Thatsachen nur mit Vorsicht zu allgemeineren Folgerungen benutzt werden dürfen, wenn sie einer so hoch differenzierten Gruppe, wie den Pulmonaten, entnommen sind. Schon die Frage nach der Duplicität der Geschlechtsgänge kann uns das lehren. Dass paarige Geschlechtsgänge, wenn nicht auch Keimdrüsen bei den Mollusken die Grundform, den Ausgangspunkt bilden, kann wohl als unzweifelhaft feststehend angenommen werden; bei den Pulmonaten ist auch in der Entwicklungsgeschichte jede Erinnerung daran verwischt¹, Beweis genug, dass wir hier längst nicht mehr aus einer reinen Quelle schöpfen. Die Thatsache, dass Keimdrüse und Geschlechtsgang jeder für sich selbständig entstehen, kann vielleicht einmal Bedeutung gewinnen; vorläufig ist mit ihr aber noch nicht viel anzufangen. Bei den Cephalopoden besteht diese Einrichtung bekanntlich ja zeitlebens, und es dürfte vielleicht nicht allzu gewagt sein, wenn neben den Cephalopoden eine so differenzierte Abtheilung, wie die Pulmonaten, mit ihrer Entwicklungsgeschichte dafür eintritt, in der gesonderten Anlage der ausführenden Geschlechtswege die Grundform des Molluskentypus zu erblicken. Spricht doch in gewissem

¹ Denn die erst spät auftretende Spaltung des primären Geschlechtsganges kann auf eine ursprüngliche Duplicität natürlich nicht bezogen werden.

Sinne auch das Verhalten der Muscheln und der niederen Prosobranchier dafür, wo es noch gar nicht zu gesonderten Ausführungsgängen gekommen ist.

Ebenfalls auf das Verhalten der Geschlechtsorgane bei den Cephalopoden hin hat BALFOUR in seinem Lehrbuch¹ die Vermuthung ausgesprochen, dass die Leitungswege bei den Mollusken in letzter Instanz auf umgewandelte Segmentalorgane zurückzuführen seien. Die Ontogenie der Geschlechtsorgane bei den Pulmonaten bietet keinerlei Stütze für diese Ansicht, wie wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden braucht.

Dagegen ist es wohl einer Erwähnung werth, was für interessante Anklänge an die bleibenden Zustände niedriger organisirter Abtheilungen diese Entwicklungsgeschichte bietet. In einem Stadium, wie z. B. dem in Fig. 4 oder 5 repräsentirten, die Grundform der Geschlechtsorgane der Prosobranchier wiederzufinden, bedarf es durchaus keines großen Zwanges. Wir haben eine Keimdrüse, einen damit in Verbindung stehenden Leitungsweg, der sich in einen proximalen engeren und distalen weiteren Abschnitt sondert und an der rechten Körperseite mündet, und einen (bei den Prosobranchiern natürlich nur beim Männchen) damit in Verbindung stehenden Penis. Gegenüber dieser Übereinstimmung in allen Grundzügen finde ich nichts Bedenkliches darin, dass die Begattungsorgane beider Gruppen höchst wahrscheinlich nicht homolog sind; auch dass bei den Pulmonaten die äußere Geschlechtsöffnung um diese Zeit noch verschlossen ist, wird wohl Niemand als einen ernstlichen Einwurf gegen unsere Aufstellung ansehen wollen. Wir können daher wohl die Behauptung aufstellen, dass der bei den Prosobranchiern bleibend repräsentirte Typus der Geschlechtsorgane in der Ontogenie der Pulmonaten vorübergehend durchlaufen wird. In der ebenfalls nur vorübergehend bestehenden Spaltung des primären Geschlechtsganges einen Hinweis auf die Opisthobranchier finden zu wollen, liegt schon ferner, und muss, wenn auch noch mit Gründen zu belegen, doch mehr dem Gutachten des Einzelnen überlassen bleiben; keineswegs aber dürfen wir uns die Wahrheit verhehlen, dass alle diese phylogenetischen Beziehungen vorläufig noch viel zu vereinzelt dastehen, um irgend welches neue Licht auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Pulmonaten werfen zu können.

Ich schließe hier passend einige Betrachtungen über das Wesen des Hermaphroditismus an, zu welchen die Resultate vorstehender Untersuchung mich angeregt haben. Ich glaube ich kann wohl sagen,

¹ F. BALFOUR, Handb. der vergleichenden Embryologie. Deutsch von VETTER. II. Bd. p. 675 sqq.

dass noch niemals von einer Form eines komplicirter gebauten hermaproditischen Geschlechtsapparates eine so vollständige Entwicklungsgeschichte gegeben worden ist, wie hier von den Pulmonaten; denn die Beobachtungen LANG's¹ und IJIMA's² an Turbellarien, die einzigen, die daneben noch in Betracht kommen, können, ohne ihr Verdienst zu schmälern, doch nicht als erschöpfende Behandlungen des Themas angesehen werden. Aus der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane der Vertebraten, der einzigen, welche daneben noch einigermaßen gut erforscht ist, sind wir nun schon längst mit der eigenthümlichen Thatsache bekannt, dass das bleibende Geschlechtsverhältnis, der Diöcismus, keineswegs das der ersten Anlage und anfänglichen Entwicklung ist. Wenn wir von der in ihrer Anlage geschlechtlich vollkommen indifferenten Keimdrüse absehen, ist der Typus der gesammten Entwicklung ein hermaphroditischer, welcher den Entwicklungsgang sogar so ausschließlich beherrscht, dass, wenn der Übergang zum Diöcismus vollzogen ist, die Apparate des unterlegenen Geschlechts nicht einfach verschwinden, sondern nur eine funktionelle Umwandlung erleiden oder in mehr oder minder vollkommenen, wenn auch funktionell bedeutungslosen Resten erhalten bleiben.

Mit Hinblick hierauf lag es nahe, die Ontogenie des Genitalapparates der Pulmonaten darauf hin zu prüfen, ob der Typus, nach dem die ausgebildeten Geschlechtsorgane gebaut sind, auch derselbe ist, welcher die Entwicklung beherrscht, oder nicht. Dass wir hierbei wieder von denjenigen Theilen des Geschlechtsapparates, deren Anlage eine geschlechtlich indifferente ist, also der Keimdrüse, absehen müssen, ist selbstverständlich. Beschränken wir uns daher zunächst auf die ausführenden Gänge mit ihren Anhangsgebilden, so tritt uns die überraschende Thatsache entgegen, dass die Anlage der Leitungswege, der primäre Geschlechtsgang, in ihrer Totalität in den weiblichen Leitungsapparat des erwachsenen Thieres übergeht, wie auch seine ursprüngliche Mündung bei den Formen mit doppelten Geschlechtsöffnungen (Süßwasserpulmonaten)

¹ A. LANG, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. III. 1882. p. 187 und Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Leipzig 1884. p. 219, 287, 315.

² ISAO IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884. p. 453 sqq. Übrigens stimmen die Beobachtungen IJIMA's in vielen Punkten (mesodermale Anlage des Geschlechtsapparates, gesonderte Anlage der Keimdrüsen und der Leitungswege, später Durchbruch der Geschlechtsöffnung ohne Betheiligung einer ektodermalen Einstülpung) sehr gut mit den meinigen überein.

zur weiblichen Geschlechtsöffnung wird¹. Die specifisch männlichen Bestandtheile der Geschlechtsorgane bestehen nur vorübergehend (männlicher Geschlechtsgang) oder sind sekundäre und spät auftretende Derivate entweder des Oviducts (Samenrinne und Prostata-drüsen) oder des Penis (Flagellum und Vas deferens); und wo eine gesondert^a männliche Geschlechtsöffnung besteht, bildet sie sich erst spät und sekundär vom Penis aus. Letzteres Organ scheint eine Ausnahme zu bilden, entsteht aber auch aus keiner selbständigen Anlage und ist nur seines frühen Auftretens wegen merkwürdig, das aber auch nur aus seiner Größe und Bedeutung zu erklären ist, welche die Anlage in einer früheren Entwicklungsperiode begünstigten.

Sehr merkwürdig und vorläufig noch keiner Deutung fähig, ist allerdings die Abstammung des Receptaculum seminis vom Penis. Da die Stelle, wo das Receptaculum als Divertikel erscheint, die Grenze gegen das Geschlechtsatrium ist, könnte man an eine sekundäre und in der Ontogenie fixirte Wachstumsverschiebung denken. Für den vorliegenden Zweck brauchen wir eine solche Hypothese gar nicht. Das Receptaculum² ist innerhalb des Molluskenphylums mit wenigen Ausnahmen (einige Prosobranchier) an das Bestehen des Hermaphroditismus geknüpft; es bildet einen integrirenden Theil der weiblichen Organe, der aber nur da erscheint, wo sich der Geschlechtsapparat durch das Hinzutreten männlicher Organe complicirt. Und dieses Verhalten prägt sich noch deutlicher in der Entwicklungsgeschichte aus. Ontogenetisch gehört das Receptaculum zu den männlichen Geschlechtsorganen, denen es zwar beim erwachsenen Thier zu Gunsten der weiblichen entzogen wird, aber trotzdem noch immer in seinem Auftreten von dem gleichzeitigen Vorhandensein seiner Bildungsstätte, den männlichen Geschlechtsorganen, abhängig ist.

Ich halte aus diesen Gründen die Bedenken, welche gegen unsere obige Behauptung aus der Entwicklung des Receptaculum und des Penis hergenommen werden können, für nicht so wesentlich, um jene ernstlich zu erschüttern und glaube mich daher zu dem Schlusse be-

¹ Dass der proximale Abschnitt des primären Geschlechtsganges, der Zwittergang beim erwachsenen Thier, Leitungsweg beiderlei Geschlechtsprodukte wird, ist nur eine scheinbare Ausnahme, da der Zwittergang in seiner definitiven Bestimmung das Schicksal der Keimdrüsenanlage theilt, also eigentlich zu den ihrer Anlage nach geschlechtlich indifferenten Theilen des Geschlechtsapparates zu zählen ist.

² Dessen physiologische Rolle übrigens auch noch ganz unklar ist. Dass die Befruchtung der Eier im proximalsten Abschnitt des Ovispermatoducts vor sich geht und die Vesicula seminalis höchst wahrscheinlich physiologisch die Rolle des Receptaculum spielt, ist zur Genüge bekannt.

reichtigt, dass die Geschlechtsorgane der Pulmonaten sich nach dem weiblichen Typus anlegen und entwickeln und erst durch spät eintretende und entwicklungsgeschichtlich unwesentliche Modifikationen in den hermaphroditischen übergeführt werden.

Einen weiteren Beleg für diese Behauptung liefert folgende, wahrscheinlich noch wenig bekannte Thatsache. Gerade unter den Limaces sind, wie wir in neuester Zeit übereinstimmend und fast gleichzeitig von SIMROTH und v. IHERING erfahren haben, eingeschlechtliche Exemplare gar nicht selten, diese haben sich aber ohne Ausnahme bisher als weiblich erwiesen¹. Noch nie ist ein einfach männlicher *Limax* gefunden worden. Und an der Hand unserer Entwicklungsgeschichte ist auch die Entwicklung einer rein weiblichen Form leicht genug zu konstruieren; Ausbildung des Vas deferens und die Abschnürung der Samenrinne vom Oviduct unterbleibt eben und die Keimdrüsenanlage wird nicht Zwitterdrüse, sondern Eierstock; das ist aber auch Alles. Die rein weibliche Form verhält sich zur normalen hermaphroditischen einfach wie eine Hemmungsbildung zum normalen Entwicklungsprodukt. Die Aufgabe dagegen, auf Grund der vorhandenen Daten über die Entwicklung der normalen hermaphroditischen Form die eines hypothetischen rein männlichen *Limax* zu konstruieren, ist einfach unlösbar.

Interessant ist das Verhalten des Penis und des Receptaculum seminis bei den rein weiblichen Formen. Dieselben zeigten ohne Ausnahme ein wohl entwickeltes Receptaculum seminis. Ontogenetisch ist dasselbe ja vom Penis abhängig, und in der That trug das Receptaculum an seinem Stiel einen kleinen Anhang (SIMROTH, l. c. Taf. IX, Fig. 22 p), den SIMROTH (l. c. p. 223) ganz richtig als Penis bezeichnet². Freilich, glaube ich, darf man sich die Sache nicht so vorstellen, dass etwa dem Receptaculum zu Liebe der Penis der allgemeinen Unterdrückung der männlichen Genitalien entgangen sei, sondern einfach so, dass er als bedeutendstes und ontogenetisch ältestes Glied des männlichen Systems zuletzt der allgemeinen Verkümmern desselben erliegt.

¹ SIMROTH, Rein weibliche Exemplare von *Limax laevis*. Sitzungsber. Leipzig naturf. Gesellsch. X. 1883. p. 74 und diese Zeitschr. l. c. p. 223. — v. IHERING (l. c. p. 207) findet sogar, dass der männliche Geschlechtsapparat »vielfach vermisst wird«.

² Wenigstens als Penisanlage, da er bei einem Thiere aus dieser »ganz kleinen Auftreibung im Anfang des Blasenstiels noch nachträglich einen rudimentären Penis hervorgehen« sieht. Das ist natürlich irrig. Jener kleine Höcker ist nicht der werdende, sondern der rückgebildete, resp. in seiner Entwicklung stehen gebliebene Penis.

Ob es rein weibliche Thiere giebt, denen auch das Penisrudiment fehlt¹ und wie das dann zu erklären wäre, würde uns zu weit in rein theoretische Betrachtungen führen und mag daher noch unterbleiben. Das aber wenigstens können wir mit Sicherheit behaupten: die Thatsache, dass eingeschlechtliche *Limaces* stets weiblich, niemals aber männlich sind, in Verbindung damit, dass bei solchen Thieren sich stets Rudimente der männlichen Geschlechtsorgane zu erhalten scheinen (vgl. darüber SIMROTH l. c. p. 223), beweist aufs Klarste, dass das gelegentliche Auftreten rein weiblicher Formen nicht als ein Atavismus, als Rückschlag auf eine getrennt geschlechtliche Stammform aufgefasst werden kann, sondern einfach aus einer Verstärkung des die Entwicklung normaler Weise beherrschenden weiblichen Typus entstanden zu denken ist.

Der Fall, dass sich aus einer ausgesprochen monöcischen und zwar weiblichen Anlage hermaphroditische Geschlechtsorgane entwickeln, hat eine merkwürdige Parallele unter den Vertebraten. In einer früheren Arbeit² habe ich seiner Zeit nachgewiesen, dass die Geschlechtsorgane der wenigen konstant oder inkonstant hermaphroditischen Knochenfische³ nach dem weiblichen Typus gebaut

¹ Wie v. IHERING angiebt (l. c. p. 207). Aber das Penisrudiment kann besonders bei Unkenntnis seiner Bedeutung leicht übersehen sein.

² J. BROCK, Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. *Mith. Zool. Stat. Neapel. Bd. II. 1884. p. 445.*

³ Für normale Hermaphroditen unter den Fischen, gleichviel ob konstant oder inkonstant, kann ich nur die Formen gelten lassen, bei denen nicht nur ein mehr oder minder beträchtlicher Procentsatz aller Individuen die Zwitterbildung aufzuweisen hat, sondern wo auch die hermaphroditischen Geschlechtsorgane ein für allemal nach demselben feststehenden Typus gebaut sind, also nur die drei *Serranus*arten und eine kleine Zahl von *Spariden*. Die vielen vereinzeltten Fälle, welche bei anderen Familien, insbesondere *Cyprinoiden*, *Clupeiden* und *Gadiden* beschrieben sind, und wo entweder die Keimdrüse jeder Seite ein anderes Geschlecht repräsentirte, oder ganze Abschnitte der Keimdrüse in regelloser Weise nach der Seite des anderen Geschlechts hin ausgebildet sind, müssen sammt und sonders als teratologische Bildungen betrachtet werden, und gehören in eine Kategorie mit den seltenen Fällen von Hermaphroditismus (verus natürlich mit doppeltgeschlechtlichen Keimdrüsen, wozu ich aber in Übereinstimmung mit SPENGLER [*Biol. Centralbl. IV. 1884. p. 244*] das BIDDER'sche Organ der Kröten nicht rechne), welche auch bei den höheren Vertebraten gelegentlich beobachtet werden. Eine weitere Eintheilung dieser teratologischen Bildungen in pathologische und abnorme, wie es M. WEBER versucht hat (*Über Hermaphroditismus bei Fischen. Nederl. Tijdskr. v. d. Dierkunde. III. 1884. p. 21*), halte ich nicht für durchführbar, doch würde mich eine nähere Begründung meines Standpunktes bei diesem gelegentlichen Exkurse auf ein fremdes Gebiet viel zu weit führen und muss einer späteren Gelegenheit vorbehalten bleiben.

sind. Die hermaphroditischen Knochenfische sind weibliche Individuen, in deren Ovarium sich an Stelle einiger Ovariallamellen ein Hoden entwickelt hat. Und als hübsche Parallele zu unseren Befunden bei den Pulmonaten mag daran erinnert sein, dass die inkonstant hermaphroditischen Spariden, wenn sie eingeschlechtlich auftreten, immer Weibchen, aber nie Männchen sind. Bei diesen wenigen Fischen ist ja die Abstammung von diöcischen Stammformen vollkommen sicher, und wir finden also, dass, als aus unbekanntem Gründen einige Glieder diöcischer Teleostierfamilien sich in Hermaphroditen verwandelten, nicht etwa die Typen beider Geschlechtsorgane in einem Individuum kombiniert wurden, sondern die Natur sich die weibliche Keimdrüse ausersah, um durch — morphologisch selbstverständlich — unwesentliche Änderungen sie in eine Zwitterbildung überzuführen.

Bei den Pulmonaten liegt die Sache nicht so klar. Aber selbst wenn ihre noch keineswegs untrüglich festgestellte Abstammung von einer zwittrigen Gruppe, den Opisthobranchiern, hier einmal einwandslos zugestanden sein möge, so ist das doch unbedingt sicher, dass die Stammformen der Mollusken diöcisch waren und dass, wo wir innerhalb des Phylums Hermaphroditismus finden, derselbe aus Diöcismus hervorgegangen zu denken ist, und nicht etwa umgekehrt. Und darauf kommt es hier allein nur an. Was den Hermaphroditen beider Phylen, Mollusken und Vertebraten gemeinsam ist, ist ihre sichere Abstammung in näherem oder entfernterem Verwandtschaftsgrade von getrennt geschlechtlichen Formen. Dadurch aber gewinnt die Thatsache, dass bei beiden die hermaphroditischen Geschlechtsorgane sich nach dem Typus nur eines Geschlechts und zwar des weiblichen anlegen und entwickeln, eine über die Grenzen des Phylums hinausgehende Bedeutung. Der eingeschlechtige Typus ist mit einer Zähigkeit vererbt, dass selbst die Umwandlung in den Hermaphroditismus sich ihm anpassen muss, wobei es freilich vor der Hand noch ein Räthsel bleibt, wesshalb als Grundlage für die hermaphroditische Entwicklung gerade immer der Typus des weiblichen Geschlechts von der Natur ausersehen wird¹.

Ein vollkommenes Gegenstück zu den Pulmonaten bilden die Turbellarien, deren Hermaphroditismus zweifellos ein sehr ursprünglicher ist. Hier findet sich in der Entwicklung der Geschlechtsorgane, wie wir sie durch LANG und IJIMA kennen gelernt haben, auch nicht ein Zug, der sich für das Prädominiren eines Geschlechts auch nur im

¹ Dass bei den diöcischen Lophobranchiern die männlichen Geschlechtsorgane zeit lebens nach dem Typus des Teleostierovariums gebaut sind, ist auch eine hierher gehörige, wenngleich noch wenig bekannte Thatsache (vgl. Brock, l. c. p. 489).

mindesten verwerthen ließe. Es ist eine wahrhaft hermaphroditische Entwicklung, wie die der Pulmonaten und hermaphroditischen Vertebraten in Wirklichkeit eine eingeschlechtige ist¹ und wo wir innerhalb der Turbellarien wieder getrennt geschlechtliche Formen auftreten sehen, zeigt das ganze anatomische Verhalten des Geschlechtsapparates auf das Klarste, dass dieselben durch partielle Verkümmern aus hermaphroditischen hervorgegangen sind.

Zusammenfassung.

Die erste Anlage der Geschlechtsorgane ist ein hohler zelliger Strang neben den Cerebralganglien dicht an der Cutis, der vorn und hinten ohne bestimmte Grenze in die Mesodermzellen seiner Umgebung sich verliert. Dieser Strang findet sich schon bei älteren Larven kurz vor dem Ausschlüpfen. Um die Zeit des Ausschlüpfens wird die Anlage der Zwitterdrüse wahrgenommen, dieselbe ist ebenfalls mesodermalen Ursprungs und steht mit der Anlage der ausführenden Geschlechtsorgane, dem primären Geschlechtsgange zunächst in keiner Verbindung. Letzter stellt sich bald her, wobei aber die Anlage des Zwitterganges, der die Zwitterdrüse und das proximale Ende des unterdessen stark nach hinten gewachsenen primären Geschlechtsganges, mit einander verbindet, eigenthümlicherweise in der ganzen Strecke seines Verlaufes sich gleichzeitig aus den Mesodermzellen der Umgebung differenzirt.

Der Penis tritt schon sehr früh als eine spindelförmige Anschwellung des primären Geschlechtsganges auf, welche sich bald als Blind-sack von ihm abschnürt. An seinem Fundus resp. an der medianen Wand macht sich frühzeitig die Anlage des Reizorgans bemerkbar. Sekundär durch Divertikelbildung gehen aus dem Penis das Flagellum und das Receptaculum seminis hervor, letzteres ist daher genetisch als

¹ Ich habe vorhin die Entwicklung der Geschlechtsapparate der Vertebraten eine hermaphroditische genannt. Zur Beseitigung dieses scheinbaren Widerspruches genüge daran zu erinnern, dass, abgesehen davon, dass die hermaphroditische Anlage niemals sich auf die Keimdrüse miterstreckt, ich es an einem anderen Orte (Brock, l. c. p. 486 ff.) wahrscheinlich gemacht habe, dass die hermaphroditische Anlage sich erst innerhalb des Vertebratenstammes entwickelt hat und wahrscheinlich bei den niedersten Vertebraten (Cyclostomen), sicher aber bei dem hoch differenzirten Seitenzweig der Teleostier, dem alle typisch hermaphroditischen Vertebraten angehören, nicht zum Ausdruck kommt. Denn dass ein MÜLLERscher Gang bei Fischen überhaupt nicht angelegt wird, halte ich nach meinen und besonders J. MACLEOD's Untersuchungen (Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur des Téléostiens. Arch. de biol. II. 1884. p. 497) für vollständig sichergestellt.

ein Theil der männlichen Geschlechtsorgane zu betrachten. Das Flagellum ist zuerst ein einfacher ungetheilter Blindsack, wie bei einigen *Limax* sp. zeitlebens.

Das vordere Ende des primären Geschlechtsganges wächst in die Cutis hinein und bricht ohne Betheiligung einer ektodermalen Einstülpung nach außen durch. Bei den Basomatophoren wird das Orificium genitale zur weiblichen Geschlechtsöffnung, der Penis schnürt sich vom primären Geschlechtsgang vollständig ab und bricht mit eigener Öffnung (männliche Geschlechtsöffnung) nach außen durch (EISIG, ROUZEAUD).

Die Strecke des primären Geschlechtsganges zwischen äußerer Geschlechtsöffnung und Einmündung des Penis (Atrium genitale) ist während der ganzen Entwicklung auffallend lang. Hinter der Einmündung des Penis theilt sich der primäre Geschlechtsgang durch einen Längsspaltungsprocess in zwei sekundäre Gänge, den engeren männlichen und den weiteren weiblichen Geschlechtsgang, und diese Spaltung setzt sich nach vorn bald bis auf den Penis fort, so dass beide Gänge aus ihm zu entspringen scheinen. Der hintere einfach gebliebene Theil des primären Geschlechtsganges zeigt an seinem proximalen Ende, wo der Zwittergang in ihn mündet, schon früh eine terminale Anschwellung, welche später sich in Windungen legt und einen kleinen Blindsack entwickelt. Es ist das wohl ohne Zweifel die Anlage der Eiweißdrüse, der Vesicula seminalis und vielleicht auch des proximalen drüsigen Abschnittes des Ovispermoducts.

Der männliche Geschlechtsgang repräsentirt kein bleibendes Gebilde, sondern verschwindet gegen Ende der Entwicklung spurlos, wesshalb ich ihn als die rudimentäre Anlage des männlichen Geschlechtsganges einer mit doppelten Leitungswegen versehenen Vorfahrenform (Opisthobranchier?) auffasse. Der weibliche setzt sich mit dem Vas deferens in Verbindung, welches als blindsackförmige Ausstülpung des Penis auftritt, ihm entgegenwächst und unter Resorption der Berührungsstellen der Wände in ihn mündet. Das Stück des weiblichen Geschlechtsganges proximalwärts von der Mündung des Vas deferens trennt sich durch eine quere Einschnürung in zwei ungleich große Halbrinnen, eine dorsale größere, den Oviduct und eine ventrale kleinere, den Spermatoduct, und letzterer entwickelt durch wiederholte Ausstülpungen einen Besatz von kleinen tubulösen Drüsen, die Prostata. Auf diese Weise werden die bleibenden Verhältnisse angebahnt und es wird das Stück des weiblichen Geschlechtsganges proximalwärts vom Vas deferens zum Ovispermoduct, während das distale Stück, das im Wesentlichen unverändert bleibt, in den Oviduct (Vagina) des erwachsenen Thieres übergeht.

II. Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung anderer Organsysteme.

Wer ein Material an Schnittreihen, wie es zu vorstehender Untersuchung nöthig war, wiederholt aufmerksam durchmustert, muss auch Beobachtungen machen, die außer dem Bereiche seiner zunächst gesteckten Aufgabe liegen. Wenn auch manche solcher Wahrnehmungen sich bei näherer Prüfung als neu und der Mittheilung werth erweisen, trug ich doch lange Bedenken, mit ihrer Veröffentlichung vorzugehen, weil sie nach der Art, wie sie zu Stande gekommen sind, nothgedrungen von etwas fragmentarischem Charakter sein müssen. Ich bitte daher folgende kurze Mittheilungen mehr als Anregung zu ferneren Beobachtungen, denn als die Resultate abgeschlossener Untersuchungen aufnehmen und beurtheilen zu wollen.

Gewisse Strukturverhältnisse an den Sekretionszellen der Fußdrüse, die mir noch nicht bekannt schienen, veranlassten mich, diesem Organ zunächst eine größere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Die Fußdrüse gehört, trotzdem sie gerade in der neueren Zeit mehrfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen ist, zu den am schlechtesten bekannten Organen des Pulmonatenkörpers. Mit Hintenansetzung der älteren Arbeiten¹, aus welchen über unser engeres Thema, die Histologie der Fußdrüse, ohnehin kaum etwas zu entnehmen ist, wende ich mich gleich zu dem Autor, welcher in neuerer Zeit dies Organ am eingehendsten untersucht hat, SOCHACZEWER². Derselbe ist bekanntlich für die alte LEIDY'sche Meinung, dass die Fußdrüse das Geruchsorgan ist, wieder eingetreten und hat dieser Ansicht durch den vermeintlichen Nachweis von Sinneszellen auch eine anatomische Begründung zu geben versucht. Leider ist dieselbe eben so unhaltbar, als die meisten übrigen Anschauungen, zu denen der Autor über den Bau des Organs gekommen ist. Wahrscheinlich durch unvollkommene Präparate getäuscht, konnte er einen Ausführungsgang der Drüsenzellen nicht finden und da er zugleich das niedrige Epithel der Seitenwände des Ausführungsganges übersah, so ließ er, wenn er auch vorsichtshalber die Möglichkeit einer Täuschung zugiebt, die Wände des Ausführungsganges von den Drüsenzellen selbst gebildet sein, die so ihr Sekret unmittelbar in ihn entleerten. Mit Bezug auf das vermeintliche Fehlen des Ausführungsganges fand dann auch SOCHACZEWER sofort energischen

¹ Zusammengefasst bei SEMPER (diese Zeitschr. Bd. VIII. 4858. p. 354), der eine für die damalige Zeit gute Beschreibung der Fußdrüse gab.

² D. SOCHACZEWER, Das Riechorgan der Landpulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. p. 30.

Widerspruch bei SARASIN¹ und NALEPA², welche aber sonst der Anatomie und Histologie der Fußdrüse kaum etwas wesentlich Neues hinzusetzten, vor Allem die SOCHACZEWER'schen Sinneszellen noch unangestastet ließen. Die neueste Arbeit über die Fußdrüse, die von F. HOUSSAY³, ignoriert die gesammte einschlägige Litteratur vollständig, von Pulmonaten finde ich nur eine ganz oberflächliche Beschreibung der Fußdrüse von *Helix nemoralis* und *Succinea putris*, die unsere Kenntnis dieses Organs in keiner Weise vermehrt⁴.

Über die Entwicklung der Fußdrüse wissen wir wenig. Nach den übereinstimmenden Angaben von FOL (l. c. p. 205) und LEYDIG (l. c. p. 229), die ich bestätigen kann, wird sie in der späteren Zeit des Embryonallebens, kurz vor dem Ausschlüpfen sichtbar. Ihre Abstammung (ektodermale Einstülpung?) ist aber noch vollkommen ungewiss. Eine vortreffliche Ansicht des Organs, wie man es bei älteren Embryonen findet, giebt Fig. 32. Das Epithel des Ausführungsganges (Fig. 32 *fd*) ist schon deutlich abgegrenzt und die Anlage der beiden Flimmerwülste des Bodenepithels (Fig. 32 *we*) sofort zu erkennen. Von Drüsenzellen aber ist noch nichts zu sehen, doch fällt unter dem Boden des Ausführungsganges eine Zellmasse (Fig. 32 *dz*) in die Augen, welche sowohl von den epithelialen Wülsten, wie von dem Mesoderm des Fußes gleich gut abgegrenzt, eine kontinuierliche Schicht unter dem Boden der Fußdrüse bildet. Ich halte, freilich ohne Beweise dafür beibringen zu können — diese Zellschicht für die Anlage der Drüsenzellen; habe ich damit das Richtige getroffen, so ist es um so bedauerlicher, dass aus den vorliegenden embryologischen Angaben sich nicht entnehmen lässt, ob diese Zellen auch aus der ursprünglichen ektodermalen Einstülpung hervorgegangen sind, oder nicht. Um die Zeit des Ausschlüpfens ist nicht nur die Drüsenmasse schon angelegt, sondern auch bereits in sekretorischer Thätigkeit, und Zwischenstufen zwischen der indifferenten Anlage Fig. 32 und einer ausgebildeten Drüse sind mir — wenigstens in Bezug auf die Drüsenanlage — leider nicht vorgekommen.

In Fig. 33 sieht man den in seinem vorderen Theile annähernd kreisförmigen Ausführungsgang der Drüse eines noch jungen Thieres.

¹ P. B. SARASIN, Über die Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883. p. 403.

² A. NALEPA, Beiträge zur Anatomie der Stylomatophoren. Sitzungsber. Wien. Akad. Bd. LXXXVII, 4. Abth. 1883. p. 242.

³ F. HOUSSAY, Recherches sur l'opercule et des glandes du pied des Gastéropodes. Arch. zool. expér. gén. (2). II. 1884. p. 249.

⁴ Einige richtige, aber fragmentarische Bemerkungen über die Fußdrüse giebt auch LEYDIG, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Archiv für Naturgesch. 1876. p. 228.

Die beiden Flimmerwülste am Boden haben sich schon differenziert, aber die ganze übrige Innenfläche des Ausführungsganges ist noch mit einem nicht flimmernden gleichmäßig niedrigen Epithel, das man fast als Plattenepithel bezeichnen könnte, mit sparsamen, im Querschnitt oblongen Kernen ausgekleidet; doch ist dieses Epithel nur an guten Präparaten zu sehen. Der venöse Sinus, den das Präparat unter dem Ausführungsgang der Fußdrüse zeigt, ist schon von SOCHACZEWER (l. c. p. 39) bemerkt worden.

Bei einem erwachsenen Thier finden wir im Ausführungsgang der Fußdrüse (Fig. 34) am Boden, am Dach und an den Seitenwänden nicht weniger als drei verschiedene Zellformen vertreten. Das Epithel des Bodens bildet die beiden Flimmerwülste, deren Gestalt sehr gut in Fig. 34 erkannt werden kann. Jeder Wulst ist an und für sich asymmetrisch geformt, indem er nach außen zu scharf umbiegt, nach innen dagegen sich allmählich zu der Rinne verflacht, welche er mit seinem Gegenüber in der Medianlinie des Bodens des Ausführungsganges bildet. Das einschichtige Flimmerepithel beider Wülste, das sich nach außen ganz scharf gegen das Plattenepithel der Seitenwände absetzt, zeigt bei näherem Zusehen bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Es sind ca. 45μ hohe Cylinderzellen, deren Flimmern, die wie gewöhnlich feinen Fußstückchen aufsitzen, zu einem Büschel verklebt sind, so dass die Flimmern jeder einzelnen Zelle deutlich von einander getrennt erscheinen¹. Auf dem Boden der Rinne finden wir nun die Zellen, welche von SOCHACZEWER als Sinneszellen gedeutet wurden. In der That zeichnen sich die Zellen, welche den Boden der Flimmerrinne auskleiden, (Fig. 34, 35), durch lange, bisweilen fast fadenförmige Zelleiber aus, die durch weite Intercellularräume von einander getrennt sind. Der Kern liegt stets basal. Dass diese Zellen nicht als Sinneszellen aufgefasst werden dürfen, darüber scheint mir nicht der geringste Zweifel zu herrschen. Denn erstens hat SOCHACZEWER bei seiner Deutung vollkommen übersehen, dass mit sehr seltenen Ausnahmen (Organe der Seitenlinie der Ichthyopsiden und die mit denselben verwandten Ge-

¹ Verklebte Flimmerhaare sind zwar öfters beschrieben worden (Ektoderm der Ctenophoren [R. HERTWIG, Ctenoph. p. 42], Gehörorgan von Petromyzon [ECKER, MÜLL. Arch. 1844], Epididymis der Säuger; wahrscheinlich gehört auch die Beobachtung von BUSCH [MÜLL. Arch. 1854, Harnkanälchen der Ophidier] hierher), aber in allen diesen Fällen handelt es sich um Flimmerhaare, die in ihrer ganzen Ausdehnung mit einander verklebt sind, und eine einzige dicke Cilie vortauschen. Hier aber sind die Flimmerhaare nur an der Spitze mit einander verklebt, so dass das ganze Büschel ein flammenförmiges Aussehen annimmt. Etwas Ähnliches scheint bis jetzt nur LEYDIG in den Schleifenkanälen von Lumbricus beobachtet zu haben (Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1833. p. 128).

schmacksknospen) Sinneszellen für sich allein niemals epitheliale Organe oder Abschnitte einer epithelialen Oberfläche bilden, sondern immer durch indifferente Stützzellen von einander isolirt sind, dann aber ist auch die äußere Ähnlichkeit mit haartragenden Sinneszellen nur eine scheinbare, und beruht auf der starken Entwicklung der Inter-cellularräume, die hier die Funktion von Ausführungsgängen der Drüsenzellen übernommen haben. Wer trotz der älteren Angaben LEYDIG'S¹ und der neueren sorgfältigen Untersuchungen von NALEPA² die leicht zu bestätigenden Inter-cellularräume bei Pulmonaten noch für Kunstprodukte ansieht, dem kann ich die Fußdrüse nicht eindringlich genug als Untersuchungsobjekt empfehlen. Die angeblichen Sinneszellen SOCHACZEWER'S sind nichts weiter, als gewöhnliche Flimmerzellen, zwischen welchen die Drüsenzellen in den Ausführungsgang münden; und welche in Anpassung daran eigenthümlich modificirt sind³.

Die eigenthümlichen Zellen des Daches habe ich nur wenige Male so gut gesehen, wie sie Fig. 34 und 34a wiedergeben. Ich schließe daraus indessen nicht, dass sie etwa nur inkonstant auftretende Gebilde sind, sondern nehme an, dass nur da, wo Drüsenzellen zwischen ihnen ausmünden, sie zu Cylinderzellen werden und Inter-cellularräume zwischen sich entwickeln. An vielen anderen tadellosen Präparaten sind sie von dem Plattenepithel der Seitenwände kaum zu unterscheiden. Es sind niedrige nicht flimmernde Cylinderzellen mit runden Kernen, welche ebenfalls durch sehr regelmäßig angeordnete Inter-cellularlücken von einander getrennt sind, die auch, wenn auch in geringerem Maße, die Funktion von Drüsenausführungsgängen, wie die Zellen der Flimmerräume besitzen. Was diese Zellen sehr auszeichnet, ist eine ausgezeichnete longitudinale Streifung des Protoplasma, welche besonders im basalen Theile so stark hervortritt, dass der Zelleib sich ganz in ein Gewirr von Fädchen und Reiserchen aufzulösen scheint⁴.

¹ MÜLL. Archiv 1855. — Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. 1876. p. 243. Unters. z. Anat. Hist. d. Thiere. p. 74 etc.

² A. NALEPA, Die Inter-cellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei Pulmonaten. Sitzber. Wien. Akad. mat.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVIII, 4. Abth. 1883. p. 1180.

³ Außerdem wäre die Form der Wimpern, was SOCHACZEWER ebenfalls übersehen hat, für Sinneszellen von Mollusken bis jetzt ohne Beispiel. Ich kenne dieselben bis jetzt ausnahmslos als ganz kurze Härchen, welche im Leben zu einem kurzen, zwar biegsamen, aber aktiv unbeweglichen Fortsatz verklebt sind. Specielle Belege dürften wohl überflüssig sein.

⁴ Die Zellen des Mundepithels, welche den Kiefer absondern, zeigen eine so ausgezeichnete Längsstreifung, die sich auch auf den Kiefer selbst fortsetzt, dass

Von der Decke in den Ausführungsgang herabhängende Epithelialfalten, wie sie für verschiedene Heliceen von SARASIN (l. c. p. 104, Fig. 23, 24) und HOUSSAY (l. c. p. 254, Taf. XII, Fig. 1) beschrieben werden, kommen bei *Limax* nicht vor.

Die Seitenwände endlich werden von einem niedrigen (höchstens $2\ \mu$ hohen) nicht flimmernden Plattenepithel mit sparsamen oblongen Kernen bekleidet, das sich an der Grenze gegen die abweichend gebauten Epithelformen des Daches und Bodens scharf von ihnen absetzt.

Die Drüsenzellen (Fig. 33) sind im Allgemeinen in zwei Hauptmassen seitlich von dem Ausführungsgang angeordnet, welche indessen durch Züge von Drüsenzellen dorsal oder ventral vom Ausführungsgang mit einander in Verbindung treten können. Ersteres ist nicht gerade häufig, letzteres ganz gewöhnlich. Der Hauptdurchmesser der beiden Drüsenzellmassen ist der quere; während seitlich die Drüsenzellen oft bis nahe unter das Epithel der Seitenwände des Fußes reichen, bleiben sie von der Fußsohle immer durch einen beträchtlichen Zwischenraum geschieden. Bekanntlich bilden die Drüsenzellen keine kompakte Massen, sondern sind im Gewebe des Fußes so angeordnet, dass nur kleine Gruppen von höchstens 5—6 Zellen ein zusammenhängendes Ganze bilden; lateralwärts zu werden solche Gruppen immer seltener, die Zellen treten immer isolirter auf und sind durch immer größere Strecken Bindesubstanz und Muskulatur von einander getrennt. Die einzelnen Drüsenzellen sind sehr große scharf kontourirte runde oder längliche Elemente von 30—50 μ Durchmesser mit einem großen kugelförmigen Kern von 10 μ Durchmesser, der ein ausgezeichnetes Kerngerüst und in demselben ziemlich regelmäßig einen vacuolenartigen Körper (Nucleolus im alten Sinne) zeigt. Ob den Zellen eine Membran zukommt, wie ich glaube, kann nur an frischen Präparaten mit Sicherheit entschieden werden. Um die Ausführungsgänge der Drüsenzellen zu finden, muss man Macerationspräparate anfertigen (NALEPA, SARASIN) oder passende Tinktionen anwenden (worüber später). Letzteres Verfahren zeigt uns allerdings nur die mit Sekret erfüllten Ausführungsgänge, lässt also die Frage unentschieden, ob sie erst mit der Sekretion auftreten, oder präformirt sind, genügt aber zur Erkenntnis der Lage und Gestalt der Ausführungsgänge vollkommen, da ein gut gefärbtes

ich es mir nicht versagen konnte, davon eine Abbildung (Fig. 40) zu geben. Sonst ist Längsstreifung von Zellen, welche cuticulare Bildungen absondern, nicht ungewöhnlich und schon öfters beschrieben (vgl. z. B. A. N. VITZOU, Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes. Arch. zool. expér. gén. X. 1882. Pl. XXVI, Fig. 22).

Präparat mir solche auf jedem Schnitt zeigt. Es ist an ihnen ohne Weiteres klar (Fig. 34, 36), dass die Ausführungsgänge Verlängerungen der Sekretionszellen selbst sind, diese also echte einzellige Drüsen vorstellen. Die Zellen verschmälern sich nicht allmählich, sondern ziemlich plötzlich in ihren Ausführungsgang, so dass sie die Form einer stark ausgebauchten Flasche mit langem Halse (Kochflasche der Chemiker) haben müssen. Die Ausführungsgänge, welche oft zu kleinen Gruppen vereinigt (Fig. 36) durchweg auf dem kürzesten Wege auf den Punkt ihrer Mündung zu steuern, sind sehr lang und übertreffen die Länge ihrer zugehörigen Zelle sicher um das Vielfache; bestimmte Angaben zu machen, ist nach Schnittpräparaten allein aus naheliegenden Gründen nicht gut möglich.

Die Mündungen der Drüsenzellen vertheilen sich auf folgende drei Gebiete:

1) Der Hauptmündungsbezirk ist der Boden der Wimperrinne. Diesem sieht man weitaus die größte Mehrzahl aller Ausführungsgänge zustreben, kann sie oft (Fig. 35) bis an die Grenze des Epithels verfolgen und sieht die so eigenthümlich geformten Sekretmassen in die Intercellulargänge und von diesen aus, welche natürlich gegen den Hohlraum des Ausführungsganges zu Stomata besitzen müssen, in den Ausführungsgang selbst hervorquellen. Der ganze Vorgang ist an günstigen Präparaten so klar und zweifellos, dass ich kein Wort weiter darüber verliere.

2) mündet eine kleine Anzahl von Drüsenzellen, nämlich die am meisten dorsalen der seitlichen Drüsenmassen und die wenigen dorsalwärts vom Ausführungsgange gelegenen, in ganz derselben Weise in den Intercellularräumen des Dachepithels des Ausführungsganges.

3) mündet eine kleine Anzahl einzelliger Drüsen, welche genau das charakteristische geformte Sekret der Fußdrüse produciren, in einer Rinne, welche sich konstant am Seitenrande des Fußes findet¹ (Fig. 33 *dz'*), direkt nach außen.

Für die Erkenntnis der Sekretionsvorgänge sind gewöhnliche Karminfärbungen vollkommen unbrauchbar. Nur so kann ich es mir erklären, dass so charakteristische Bilder den vielen Untersuchern der Fußdrüse bisher vollkommen entgangen sind². Ich zweifelte nicht, dass

¹ Der Boden dieser Rinne bildet die Grenze zwischen dem Flimmerepithel der Fußsohle und dem nicht flimmernden des übrigen Körpers.

² Nur bei SOCHACZEWER finde ich darüber folgende Andeutung (l. c. p. 45): »Die Drüsenzelle selbst zeigte ein deutliches Gerüst, wie ich es noch nie zu sehen Gelegenheit hatte. Mit Hämatoxylin wurden Balken sichtbar, die sich zu einem Netz zusammenspannen und den Kern allseitig umgeben. Diese Netzfäden bilden ein voll-

sich Doppelfärbungen mit Anilinfarben, welche die Wirbelthierhistologie jetzt für einzellige Drüsen fast ausschließlich verwendet, auch hier gute Resultate ergeben werden, ich habe aber dasselbe auf viel einfacherem Wege, durch Doppelfärbungen mit Alaun und Boraxkarmin, beide nach dem GRENACHER'schen Recept zubereitet, ja selbst mit Alaunkarmin allein erreicht, wodurch ich des großen Vortheils nicht verlustig ging, die Thiere in toto färben zu können.

Die nahezu hundert Fußdrüsen, welche ich bei meinen Untersuchungen über den Geschlechtsapparat vollkommen in Querschnitte zerlegt habe, bieten nun eine so verwirrende Mannigfaltigkeit von Bildern, dass es schwer wird das Gesetzmäßige herauszufinden und ich noch weit entfernt bin, jede Erscheinung dieses Formenkreises richtig deuten zu können. In der typischen Sekretionszelle, wie sie uns Fig. 36 vorführt, bringen die genannten Farbstoffe nämlich ein eigenthümliches dichtes Gerüst zur Anschauung. Dieses Gerüst, welches sich mit gewöhnlichem Karmin gar nicht, mit den genannten basischen Farbstoffen aber äußerst lebhaft und scharf färbt, erstreckt sich durch die ganze Zelle und seine Balken hängen wohl überall mit einander zusammen. Die Maschen haben im Ganzen eine oblonge oder kubische Gestalt, doch sind an den Knotenpunkten Anschwellungen sehr gewöhnlich, welche die Ebenen (im optischen Bilde), die die Hohlräume des Gerüstes begrenzen, als einen in ein Quadrat eingeschriebenen Kreis erscheinen lassen. Kugelige Verdickungen an den Knotenpunkten, wie bei den Kerngerüsten, kommen hier durchaus nicht vor; auch haben die gewöhnlichen Kerngerüste einen ganz anderen, mehr radiären Bau und sind entsprechend viel feiner und dichter. Einen Zusammenhang mit den Kerngerüsten, wie KLEIN¹, habe ich niemals nachweisen können.

In den Maschen dieses Gerüstes liegen nun kornartige Gebilde, die nach ihrem Verhalten gegen Farbstoffe zu schließen, eine gleiche chemische Konstitution besitzen. Diese Körner sind von unregelmäßiger Gestalt, rundlich, oblong, oft deutlich prismatisch oder kubisch, sie liegen ausnahmslos nur ein einziges in jeder Masche, wobei aber umgekehrt durchaus nicht in jeder Masche eines zu liegen braucht, und stehen nie mit dem Gerüst in einem kontinuierlichen Zusammenhange.

kommenes Maschenwerk, in welchem große und kleine Körner sich befinden, doch konnte ich nicht erkennen, ob das Netz ein kontinuierliches ist oder ob die Fäden einzeln oder in doppelter und dreifacher Verbindung in der Drüsenflüssigkeit liegen.« Leider hat SOHACZEWER seine Entdeckung nicht weiter verfolgt.

¹ KLEIN, Observations on the structure of cells and nuclei. Quart. Journ. micr. sc. vol. XVIII, XIX. 1878/1879.

Am zahlreichsten und regelmäßigsten findet man sie in den Ausführungsgängen und dem anstoßenden Theil des Zelleibes; in der Theca der Drüsenzelle, um einen von den Wirbelthierhistologen gebrauchten Ausdruck zu adoptiren, sind sie bedeutend sparsamer und in vielen Zellen mit wohl entwickelten Gerüsten fehlen sie gänzlich. Bisweilen findet man anstatt der Körnchen größere Schollen und Klumpen von unregelmäßiger Gestalt, wovon Fig. 36 ein Beispiel giebt.

Das Protoplasma solcher Sekretionszellen ist von schaumigen Vacuolen durchsetzt, welche sich in Alaunkarmin bedeutend weniger färben, als das übrige Zellprotoplasma. Im Ganzen — und diese Beobachtung ist vielleicht nicht unwichtig — folgt das Gerüst in seiner Anordnung den Protoplasmasträngen zwischen den Vacuolen, so dass die Vacuolen selbst in die Maschen des Gerüstes zu liegen kommen und die Sekretkörnchen im Centrum der Vacuolen zu entstehen scheinen.

Wer die neueren Arbeiten von SCHIEFFERDECKER¹ und LIST² über die einzelligen Drüsen in der Harnblase des Frosches kennt, wird eine überraschende Ähnlichkeit zwischen den hier wie dort beschriebenen Sekretionsvorgängen anerkennen müssen, und wenn so eigenthümliche Übereinstimmungen sich zwischen so weit entfernten Thiergruppen finden, so dürfte die Vermuthung kaum fehl greifen, dass es sich um physiologische Processe von allgemeinerer Verbreitung und Bedeutung handelt. Auch hier ist, wie bei den Vertebraten, durch direkte Beobachtung leicht und sicher festzustellen, dass der Inhalt der Sekretionszelle, Gerüst, Körner und Protoplasma in toto ausgestoßen wird. In dem Lumen des Ausführungsganges selbst — und das ist sehr merkwürdig — ist von den geformten Theilen des Sekretes, also Körnern und Gerüst, niemals etwas zu sehen, vielmehr tritt hier das durch die Härtungs- und Färbungsreagentien veränderte Sekret als blätterartige Massen auf, die oft über einander geschichtet und mit einander verklebt das Lumen des Ausführungsganges erfüllen. Über die chemische Natur der geformten Sekretbestandtheile, eben so wie über den Mechanismus der Austreibung enthalte ich mich vorläufig noch jeder Muthmaßung. List (l. c. p. 558) nimmt für letzteren Quellungserscheinungen in Anspruch, hier bei den Mollusken wäre noch an die Wirkung der Fußmuskulatur zu denken.

Im Übrigen unterscheiden sich unsere Zellen von den Drüsenzellen der Froschharnblase dadurch, dass das Gerüst bedeutend weit-

¹ P. SCHIEFFERDECKER, Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Archiv für mikr. Anat. XXIII. 1884. p. 382.

² J. H. LIST, Über einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithel der Amphibien. Zool. Anz. VIII. 1885. p. 556.

maschiger ist, dass dort die Sekretkörnchen fehlen und dass vor Allem der Kern nicht wie dort plattgedrückt am Rande der Zelle liegt, sondern seine Lage mitten im Inneren behauptet. Da der Kern, wie ich glaube, nicht mit ausgestoßen wird, so bringt letztere Erscheinung für die Erklärung des Sekretionsmechanismus einige Schwierigkeiten mit sich. Denn jedenfalls fasse ich vorläufig Zellen, wie die Fig. 39 abgebildeten, die sich in reichlicher Menge zwischen den Sekretionszellen jeder Fußdrüse finden, als entleerte und in Rückbildung begriffene Sekretionszellen auf; diese Zellen haben aber ausnahmslos noch einen Kern, von dem nur spärliche strangförmige Protoplasmareste nach den Wänden ziehen. Der Kern selbst ist immer stark geschrumpft, ganz zackig und das Kerngerüst im Innern undeutlich, was ich, da ein schädlicher Einfluss der angewandten Reagentien bei dem völlig normalen Verhalten der benachbarten Drüsenzellkerne auszuschließen ist, als ein Zeichen beginnender Rückbildung aufzufassen mich berechtigt glaube.

An jungen Thieren in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen kann man beobachten, dass die Ausbildung der secernirenden Elemente nicht im ganzen Verlauf der Drüse gleichzeitig vor sich geht, sondern von vorn nach hinten vorrückt. Am vorderen Drüsenrande findet man die ersten typischen Sekretionszellen und zwischen ihnen sehr bald in Menge andere, die schon entleert und in Rückbildung begriffen sind, wie das Fig. 33 sehr deutlich zeigt.

Gehen die Sekretionszellen aber nach einmaliger Thätigkeit wirklich regelmäßig zu Grunde, wo kommt ihr Ersatz her? Die Antwort darauf ist nicht leicht zu geben. Das Epithel des Ausführungsganges ist als Matrix für die Drüsenzellen wohl mit Sicherheit auszuschließen; niemals habe ich eine darauf bezügliche Beobachtung gemacht, und doch könnten bei der Größe der Drüsenzellen eine etwaige Umbildung der Epithel- zu Drüsenzellen sich nicht leicht der Wahrnehmung entziehen. Dann aber bleiben als Ersatzmaterial nur die Bindesubstanzzellen des Fußes übrig. Im ventralen Abschnitt des Fußes freilich sind alle durchweg mit Kalk infiltrirt und niemals habe ich etwas der Umbildung einer Kalk- zu einer Drüsenzelle Ähnliches gesehen. Aber an der Peripherie der Drüse und zwischen den Drüsenzellen befinden sich genug runde oder oblonge große Cutis-Bindesubstanzzellen (die ich an einem anderen Orte mit den Plasmazellen der interstitiellen Bindesubstanz homologisirt habe; diese Zeitschr. Bd. XXXIX p. 50), die wohl hierfür in Anspruch genommen werden könnten. Und hier findet man nun allerdings häufig, besonders an der Peripherie der Drüsenzellenmasse, Elemente, die recht wohl als solche Übergangsstadien aufge-

fasst werden könnten. Das bisher ganz klare Protoplasma trübt sich, es treten Vacuolen auf, der Zellinhalt färbt sich in toto erst schwächer, dann tiefer in basischen Farbstoffen und schließlich beginnen in den Protoplasmaschichten zwischen den Vacuolen sich stärker gefärbte Stränge erst schwach und vereinzelt, dann immer deutlicher zu markieren. Letzteren Vorgang, die beginnende Gerüstbildung, habe ich sehr schön an dem Präparat studiren können, wonach Fig. 33 gezeichnet ist, ein junges Thier von ca. 3—4 mm Länge, dessen Drüse sich zur ersten Sekretion anschickte. Bisweilen habe ich auch Bilder bekommen, als ob sich das Gerüst aus körnchen- oder stäbchenartigen Bestandtheilen aufbaute; da mir die Sache aber nicht klar geworden ist, lasse ich es bei dieser Bemerkung bewenden. Zwei solche Übergangszellen sind in Fig. 36a dargestellt.

Wer sich meiner Meinung, dass die Fußdrüse ihren Ersatz aus den Plasmazellen ihrer Umgebung bezieht, anschließt, für den ergibt sich die folgeschwere Konsequenz, dass hier zellige Elemente der Bindesubstanz in Drüsenzellen übergehen. Diese Meinung ist bekanntlich nicht neu. Schon vor Jahren hat FLEMMING (Arch. für mikrosk. Anat. VI. p. 404) die Vermuthung ausgesprochen, dass die Schleimdrüsen der Cutis umgewandelte Bindesubstanzzellen wären, später allerdings seinen Ausspruch wieder zurückgenommen (Arch. f. mikrosk. Anatomie. XIII. p. 847 Anm.). Ich glaube nun, dass auch in der Cutis die Sache so liegt, aber auch hier, wie bei der Fußdrüse, sind wir zunächst noch allein auf den Beweis per exclusionem angewiesen; wir können nur wahrscheinlich machen, dass eine Entwicklung der Drüsenzellen aus der Epidermis resp. aus dem Epithel des Ausführungsganges nie beobachtet ist und doch leicht zu beobachten sein müsste. Bei den eigenthümlichen Sekretionsverhältnissen der Fußdrüse liegen die Verhältnisse noch complicirter und so lange nicht zunächst unzweifelhaft bewiesen, nicht nur wahrscheinlich gemacht wird, dass die Drüsenzellen nach einmaliger Sekretion zu Grunde gehen und nothwendig Ersatzelemente haben müssen, ist jedes Wort weiter in dieser Frage von Überfluss.

Nicht immer aber zeigt die secernirende Fußdrüse Sekretionszellen mit Zellgerüsten. Häufig findet man ganz andere Bilder. Das Protoplasma der Zellen ist von schaumigen Vacuolen durchsetzt und durch die Zelle liegen stark glänzende runde Körnchen unregelmäßig zerstreut, hier mehr einzeln, dort zu Klümpchen zusammengebacken; jede Spur eines Gerüstes fehlt. Während der Zelleib (Vacuolen und Protoplasma) sich gar nicht färbt, nehmen die Körnchen gewöhnliches Karmin gar nicht, Alaunkarmin aber, wie die Körner und Zellgerüste

der typischen Sekretionszellen, sehr begierig an und stechen in ihrer tief violett-schwarzen Färbung scharf gegen das fast farblose Zellprotoplasma ab. Da diese Körnchen auch in den Ausführungsgängen wieder erscheinen und aus den Stomata zwischen den Epithelialzellen des Ausführungsganges hervorquellen, so ist wenigstens das Eine sicher, dass wir einen typischen Sekretionsprocess, nicht etwa Vorbereitung oder Nachspiel eines solchen, vor uns haben. Und da ferner die Sekretionskörner chemisch wohl identisch mit den Sekretionskörnern der Gerüstzellen sind, ist der ganze Vorgang doch wohl nur als eine — unter vorläufig noch unbekanntem Bedingungen eintretende Modifikation der Sekretion unter Gerüstbildung aufzufassen, ja es wäre, da er dem ersten Sekretionsmodus an Häufigkeit nahezu gleich kommt, noch zu streiten, welcher von beiden als der typische angesehen werden muss¹. Jedenfalls ist das bemerkenswerth, dass sämtliche Zellen ein und derselben Fußdrüse immer nur nach einem Typus secerniren; nie finden sich in einem Präparat Sekretionszellen beider Typen gemischt.

Eine andere eigenthümliche Modifikation des Sekretionsprocesses zeigt Fig. 38, extreme Entwicklung der Gerüste, welche die ganze Sekretionszelle dicht erfüllen, ohne dass von Körnchen etwas wahrzunehmen wäre, wobei ebenfalls sämtliche Zellen der ganzen Drüse in dieser Weise modificirt waren. Von Ausführungsgängen war nichts wahrzunehmen. Da ich diese Modifikation nur ein einziges Mal fand, bei einem ganz jungen eben ausgeschlüpften Thiere, so will ich hier nur im Vorübergehen darauf hingewiesen haben. Bemerkenswerth war übrigens, dass diese geformte Ausscheidung keineswegs den Charakter eines zusammenhängenden Gerüsts wie in den typischen Sekretionszellen hatte, sondern wie aus lauter kurzen mannigfaltig gebogenen und geschlängelten Bälkchen zusammengesetzt schien, die den Inhalt der Zellen in dichtem Gedränge erfüllten und nicht mit einander in Zusammenhang standen, sondern mit knopf- oder keulenförmigen Anschwellungen frei endigten.

Zu beiden Seiten des Ausführungsganges, dicht unter dem Epithel, findet sich regelmäßig eine Lage von sehr großen Zellen (40—50 μ und mehr) mit grob granulirtem Protoplasma und riesigen kugelrunden Kernen mit schönem Kerngerüst (Fig. 33, 34 *bdz*). Ihre Zahl beträgt jederseits 3—6 in maximo auf jedem Schnitt. Da ich niemals eine Beziehung zu Drüsenzellen ausfindig machen konnte, müssen wir diese

¹ SARASIN und HOUSSAY, welche die Sekretionszellen mit glänzenden Körnchen angefüllt sein lassen, scheinen nur diesen Sekretionsvorgang beobachtet zu haben. Freilich ist bei Letzterem eine Verwechslung mit den Kalkzellen des Fußes keineswegs ausgeschlossen.

Zellen zunächst der Binde substanz zuweisen, wobei ihre Bedeutung vor der Hand noch ganz unklar bleibt¹.

Es war ursprünglich meine Absicht, auch den feineren Bau der Leber, so weit nach meinen Präparaten thunlich, in meine Darstellung mit aufzunehmen. Bei der Kontroverse aber, die sich zwischen den beiden neuesten Autoren auf diesem Gebiete: FRENZEL² und BARFURTH³ erhoben hat und welche keineswegs nur Nebensächliches betrifft, ist die Veröffentlichung gelegentlich gemachter Beobachtungen nur vom Übel, weil sie die Verwirrung noch vermehren, wo nur eigens angestellte gründliche und umfassende Untersuchungen Abhilfe schaffen können. Darum beschränke ich mich auf folgende mehr »indifferenten« Bemerkungen.

Zur Zeit des Ausschlüpfens ist der merkwürdige Funktionswechsel, den die Molluskenleber analog der Wirbelthierleber durchmacht, in vollem Gange. Die Eiweißzellen (Deutolecithzellen), deren Schicksale uns FOL am eingehendsten beschrieben hat (l. c. p. 204 sqq.), sind in Vermehrung und Zerfall begriffen und das ganze Innere der Leberfollikel ist von großen Massen tropfenförmigen Eiweißes erfüllt (Fig. 44, 46). Darunter aber existirt schon in Form eines nicht zusammenhängenden, sondern vielfach durch die Eiweißzellen unterbrochenen, einschichtigen niedrigen Cylinderepithels, die zunächst physiologisch noch indifferente Matrix, gewöhnliche niedrige Cylinderzellen — aus der die Sekretionszellen der Leber hervorgehen sollen (Fig. 44, 46 *lz*). Die Kalkzellen (Fig. 44, 46, 25 *kz*) — ein vielleicht nicht unwichtiger Punkt — waren schon auf meinen frühesten Entwicklungsstadien in typischer Ausbildung vorhanden. Die beiden anderen Zellarten der Molluskenleber, die Fermentzellen (Keulenzellen) (Fig. 25 *lz'*) und die Körnchenzellen (Fig. 25 *lz*) bilden sich sofort nach dem Ausschlüpfen aus den indifferenten Leberzellen hervor, so dass der histologische Bau der Leber eines 4—5 mm langen Thieres schon in keinem Punkte mehr von dem des erwachsenen abweicht.

¹ Ich möchte eine wiederholt gemachte eigenthümliche Beobachtung hier doch nicht ganz mit Stillschweigen übergehen. Die Plasmazellen der interstitiellen Binde substanz, besonders die Ansammlungen derselben in der Umgebung des Ösophagus und Magens geben häufig auf ganze Strecken hin die Farbstoffreaktionen der Drüsenzellen der Fußdrüse, und auch das Auftreten geformter Ausscheidungen war stellenweise in ihnen wahrzunehmen.

² J. FRENZEL, Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Nov. ac. acad. Leopold-Carol. nat. cur. Bd. XLVIII. Halle 1886. p. 84 und a. a. O.

³ BARFURTH, Über den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikrosk. Anat. XXII. 1883. p. 473 und a. a. O.

Zum Schluss möge noch auf einige Eigenthümlichkeiten der Cutis hingewiesen werden, welche zwar nicht neu sind, aber doch bis jetzt wenig Beachtung gefunden haben. Jetzt, wo man in den Kalkzellen der Leber und vielleicht auch der interstitiellen Bindesubstanz ähnlich wie in den Fettzellen der Vertebraten Aufspeicherung von Reservestoffen sieht, dürfte die LEYDIG'sche Beobachtung (l. c. p. 229 sqq.), dass sich in der Cutis der Limaciden an bestimmten Stellen reichliche Ansammlungen kalkerfüllter Bindesubstanzzellen finden, ein neues Interesse beanspruchen. Solche Stellen finden sich besonders zwei: nämlich erstens, wie schon LEYDIG richtig angiebt am rechten Schildrande, in der Umgebung des Athemloches (Fig. 26 *kz*, Fig. 22), von wo aus sie in einer dichten Zone sich weit nach vorn erstrecken, und zweitens in der Fußsohle. Hier bilden sie ein gedrängtes Stratum, das besonders bei jüngeren Thieren oft so dicht ist, dass nur noch vereinzelt Muskelbündel dazwischen Platz haben. Nach hinten, wo sie den Raum zwischen Sohle und Fußdrüse einnehmen, werden sie spärlicher und liegen auch zerstreuter. Ihr Aussehen ist, obgleich sie nur an Chromsäurepräparaten, also entkalkt, studirt werden konnten, sicher in nichts von denen der interstitiellen Bindesubstanz verschieden. Es sind große runde oder ovale Zellen von 40—50 μ (Fig. 22, 26) und einem großen kugelrunden Kern mit schönem Kerngerüst. Das Aussehen des Protoplasmas — kleine helle dicht gedrängte Vacuolen durch spärliche Protoplasmabrücken isolirt — zeigt deutlich, dass auch hier der Kalk an kein organisches Substrat gebunden ist. Die Kalkzellen der Cutis sind beim Embryo noch nicht vorhanden, treten aber bald nach dem Ausschlüpfen auf.

Schließlich muss ich LEYDIG gegenüber noch hervorheben, dass die ganze Sohle ununterbrochen flimmert und dass sich die Flimmerung auch etwas auf die Seitenränder bis zu der p. 382 erwähnten Falte erstreckt. Dass auch der rechte Mantelrand in der Umgebung des Athemloches flimmert — eine wenig bekannte Thatsache — will ich an dieser Stelle kurz bestätigen.

Göttingen, im Mai 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII—XXV.

Fig. 4—11a. Eine Serie schematischer Figuren, welche genau in dem gleichen Maßstabe 30 : 4 nach ausgewählten Schnittreihen gezeichnet worden sind, um die Entwicklung des Geschlechtsapparates als Ganzes zu zeigen. Die Anfertigung geschah durch Horizontalprojektion der einzelnen Schnitte auf eine Ebene, welche bei der natürlichen Stellung des Thieres mit dem Erdboden zusammenfällt, wobei die einzelnen Schnitte bei der angewandten Vergrößerung eine Dicke von 0,25 mm erhielten (die Schnittreihen waren durchschnittlich $\frac{1}{120}$ mm dick). Die Figuren sind nur in zwei Punkten schematisch. Erstens nämlich sind alle Organe nach ihrer größten Dimension eingetragen worden, auch wenn dieselbe in den dorsoventralen Durchmesser fiel, zweitens sind die Organe welche im dorsoventralen Durchmesser übereinander lagen, bei der Projektion sich also gedeckt haben würden, der Deutlichkeit wegen nebeneinander gezeichnet worden.

Fig. 4 stammt von einer älteren Larve, Fig. 2 von einem jungen Thiere um die Zeit des Ausschlüpfens, Fig. 3—11, von jungen Thieren von 3—12 mm Gesamtlänge. Bei Beurtheilung der Figuren bitte ich nicht zu vergessen, dass dieselben nach in Chromsäure gehärteten Exemplaren angefertigt worden sind, also für die Länge des Thieres während des Lebens bei der nicht zu vermeidenden ungleichmäßigen Kontraktion beim Absterben keinen ganz sicheren Anhalt gewähren, und dass überhaupt die äußere Entwicklung des Thieres mit dem Entwicklungsstadium, in welchem die Geschlechtsorgane angetroffen werden, keineswegs genau übereinstimmt (vgl. Text p. 339).

Der Geschlechtsapparat ist blau gehalten. Fig. 11a ist eine Kopie von Fig. 11, wobei die nur vorübergehend in der Ontogenie auftretenden Gebilde (der männliche Geschlechtsgang ♂g) zum Unterschied von den übrigen punktiert gezeichnet worden ist.

Die Buchstabenbezeichnung ist in allen Figuren gleich und zwar bedeutet:

pg, primärer Geschlechtsgang;

p, Penis;

z, Zwitterdrüse;

zg, Zwittergang;

ag, Atrium genitale;

age, äußere Geschlechtsöffnung;

♂g, männlicher } Geschlechtsgang;

♀g, weiblicher }

vd, Vas deferens;

bl, proximaler Blindsack des primären Geschlechtsganges;

flg, Anlage des Flagellums;

ovd, Anlage des proximalen drüsigen Theiles des Oviducts;

rs, Anlage des Receptaculum seminis;

x—x, Fig. 6. Ebene der Schnitte Fig. 26, 27;

x—x, Fig. 10. Ebene des Schnittes Fig. 28;

x—x, Fig. 11. Ebene des Schnittes Fig. 30;

y—y, Fig. 11. Ebene des Schnittes Fig. 29.

Fig. 12. Schnitt durch den älteren Embryo Fig. 4 in der Gegend des Centralnervensystems, um den primären Geschlechtsgang (*pg*) zu zeigen. Schwache Vergrößerung. Für diese, wie für alle anderen abgebildeten Schnitte gilt die Bemerkung, dass alle meine Schnittreihen von vorn nach hinten, vom Kopf nach dem Schwanz geschnitten sind, die Schnitte also, wie eine leichte Überlegung lehnen wird, spiegelbildlich orientirt sein müssen.

ks, Kopfsinus;
o, Ommatophor;
pg, primärer Geschlechtsgang;
cg, Gehirnganglien;
sch, Schlundkopf;
fd, Fußdrüse.

Fig. 13. Aus demselben Präparat. Die Anlage des primären Geschlechtsganges und ihre Umgebung stärker vergrößert.

pg, primärer Geschlechtsgang;
ct, Cutis;
ep, Epidermis;
cg, Cerebralganglion.

Fig. 14. Erste Anlage der Zwitterdrüse aus einem Embryo zur Zeit des Ausschlüpfens, stark vergrößert. Die Zwitterdrüsenanlage ist ganz in Lebergewebe eingeschlossen.

z, Zwitterdrüsenanlage;
pz, pigmentirte Bindsbstanzzellen;
ez, Eiweißzellen, in Auflösung begriffen;
e, feinste Eiweißtröpfchen, aus den zerstörten Eiweißzellen stammend;
lz, bleibendes Drüsenepithel der Leber von noch indifferentem Charakter;
kz, Kalkzellen der Leber.

Fig. 15. Schnitt durch das Thier Fig. 3 (von circa 3,5 mm Länge) in der Gegend der Zwitterdrüsenanlage. Schwache Vergrößerung.

z, Zwitterdrüsenanlage;
d, Durchschnitt der Schenkel der terminalen Darmschlinge;
l, Durchschnitte von Leberfollikeln;
f, Fuß.

Fig. 16. Die Gegend der Zwitterdrüsenanlage aus demselben Präparat, stärker vergrößert.

z, Zwitterdrüsenanlage;
zg, Zwittergang;
az, Zweig der Aorta post. zur Zwitterdrüse;
d, Darm;
mz, Mesodermzellen (Bindsbstanz) der Umgebung;
l, Lumen von Leberfollikeln;
ez, *lz* und *kz*, wie Fig. 14.

Fig. 17. Schnitt durch das vordere Ende des Atrium genitale eines circa 5 mm langen Thieres kurz vor dem Durchbruch der äußeren Geschlechtsöffnung. Das vordere blinde Ende des Atrium genitale liegt schon unmittelbar unter der Epidermis. Starke Vergrößerung.

ep, Epidermis;
ct, Cutis;
ag, Atrium genitale.

Fig. 18. Schnitt durch die äußere Geschlechtsöffnung eines etwas älteren Thieres nach eben erfolgtem Durchbruch nach außen. Stark vergrößert.

Bezeichnungen wie Fig. 17, nur

a, vom Schnitte schief getroffene Stelle der Wand des Atrium genitale.

Fig. 19. Geschlechtsorgane von *Agriolimax agrestis* (L.) Mörch. Circa achtfache Lupenvergrößerung.

f', Augenfühler;

f'', Lippenfühler;

f''', sog. drittes Fühlerpaar LEYDIG'S, Mundlappen, Lippen der Autoren;

m, Mund;

S, sog. SEMPER'Sches Organ;

a, Atrium genitale;

p, Penis;

flg, Flagellum;

mr, Musc. retractor penis;

ovd, Oviduct (Vagina der Autoren);

vd, Vas deferens;

rs, Receptaculum seminis;

ovspd, Ovispermoduct;

pr, Drüsen des männlichen Halbkanales (sog. Prostata);

ut, Drüsen des weiblichen (sog. Uterus);

ed, Eiweißdrüse;

vs, Vesicula seminalis;

zg, Zwittergang;

z, Zwitterdrüse.

Fig. 20. Schnitt durch den Penis und das Reizorgan eines erwachsenen Thieres etwa in halber Höhe des Penis. Schwache Vergrößerung. Die Flimmerung des Penis ist nicht gezeichnet.

Fig. 20a. Vom Epithel der Wand einer jungen Pisananlage, um die eigenthümliche vom Epithel ausgehende Faltenbildung zu zeigen. Sehr starke Vergrößerung.

ep, Epithel;

ms, Mesodermzellen der Wand.

Fig. 21. Schnitt durch den Ovispermoduct eines erwachsenen Thieres, etwas proximalwärts vom Abgang des Vas deferens. Schwach vergrößert.

ovd, Oviduct;

spd, Samenhalbrinne (Spermatoduct);

pst, Prostatadrüsen.

Fig. 22. Eine Gruppe von (entkalkten) Kalkzellen der Cutis aus der Umgebung des Athemloches. Starke Vergrößerung.

Fig. 23. Schnitt durch einen in Anlage begriffenen Zwittergang von einem jungen Thier von circa 2,5 mm Länge. Stark vergrößert.

zg, Zwittergang;

bd, interstitielle Binde substanz von noch indifferentem mesodermalem Charakter;

m, Epithel des Magens;

d, Epithel des Darmes, Flimmerung bei beiden nicht erhalten;

le, Leberepithel.

Fig. 24. Schnitt durch die hintere Körperhälfte eines circa 6 mm langen Thieres in der Gegend der Zwitterdrüse. Schwache Vergrößerung.

F, Fuß;
D, Darm;
L, Leberfollikel;
z, Zwitterdrüse.

Fig. 25. Aus demselben Präparat, die Gegend der Zwitterdrüse stärker vergr.

ct, Cutis;
md, indifferentes mesodermales Gewebe;
d, Lumen einer Darmschlinge, Wimpern des Epithels nicht erhalten;
pz, pigmentirte Binde-substanzzellen;
lz, Leberdrüsenzellen;
lz', sogenannte Keulenzellen;
kz, Kalkzellen;
ue, Ureier (Geschlechtszellen).

Fig. 26. Schnitt durch ein ungefahr eben so altes Thier in der Gegend des Magens, um die terminale Erweiterung des primären Geschlechtsanges zu zeigen. Schwache Vergrößerung.

sch, Schild;
ah, Athemhöhle;
ph, Pericardialhöhle;
an, Ausführungsgang der Niere;
n, Niere;
r, Enddarm;
pg, primärer Geschlechtsang;
kz, Kalkzellen des Schildes;
M, Magen;
D, Enddarm;
L, Leberfollikel;
F, Fuß.

Fig. 27. Die Gegend des primären Geschlechtsanges aus demselben Präparat. Stärker vergrößert.

ep, Epithelialschicht des primären Geschlechtsanges;
wd, Wandschicht;
md, Mesodermzellen der Umgebung;
ne, Nierenepithel;
me, Epithel des Magens (Flimmerung nicht erhalten);
ez, einzellige Drüse.

Fig. 28. Schnitt durch den Penis und die Geschlechtsänge eines circa 7 mm langen Thieres in der Ebene $\alpha-\alpha$ der Fig. 40. Mittelstarke Vergrößerung.

o, Ommatophor;
cg, Cerebralganglion;
n, austretender Nerv;
ep, Epidermis;
ct, Cutis;
bd, Binde-substanz;
wd, Wandschicht der Penisanlage (mesodermales Blastem);
ep, Epithel des Penis;
Rk und *Rk'*, Anlage des Reizkörpers;
vd, Vas deferens;

♂g, männlicher Geschlechtsgang;

♀g, weiblicher Geschlechtsgang.

Fig. 29. Schnitt durch die terminale Anschwellung des primären Geschlechtsganges in einem späteren Stadium (Thier von 10—12 mm Länge) in der Ebene $y-y$ der Fig. 44. Mittelstarke Vergrößerung.

ed, Epithel des Enddarmes, der zweimal auf dem Schnitt getroffen ist;

m, Epithel des Magens, die Flimmerung ist bei beiden nicht erhalten.

Fig. 30. Schnitt durch die beiden Geschlechtsgänge in einem späteren Stadium näher ihrem proximalen Ende, in der Ebene $x-x$ der Fig. 44. Thier von circa 10 mm Länge. Mittelstarke Vergrößerung.

ep, Epidermis;

ct, Cutis;

vd, Bindsesubstanz (Plasmazellen, vielfach mit schleimiger Metamorphose des Inhalts);

em, Epithel des Magens (Flimmerung nicht erhalten);

♂g, männlicher Geschlechtsgang, der weibliche Geschlechtsgang hat sich gesondert in

ovd, Oviduct und

spd, Spermatoduct;

ps, Anlage der Prostataadrüsen.

Fig. 34. Von einem Schnitte durch den Schlundkopf eines jungen Thieres, um den in Bildung begriffenen Kiefer und die ausgezeichnete Längsstreifung des Protoplasmas seiner Bildungszellen zu zeigen. Sehr starke Vergr. (vgl. Text p. 380, Anm.)

k, Kiefer;

m, Matrix.

Fig. 32. Schnitt durch die Anlage der Fußdrüse eines älteren, kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryo. Stark vergrößert.

sch, Schlundkopf;

g, untere Schlundganglien;

fd, Lumen des Ausführungsganges der Fußdrüse;

we, Anlage der beiden Wimperwülste;

dz, Zellmasse, aus der vielleicht die Drüsenzellen hervorgehen;

ms, indifferentes mesodermales Gewebe des Fußes.

Fig. 33. Schnitt durch den Fuß eines circa 4 mm langen Thieres, um die Vertheilung der Drüsenzellen der Fußdrüse zu zeigen. Mäßig stark vergrößert.

lh, Leibeshöhle;

kw, Körperwand;

ep, Epidermis;

ct, Cutis;

fd, Ausführungsgang der Fußdrüse;

bdz, große Bindsesubstanzzellen, s. Text p. 387;

dz, Drüsenzellen;

dz', separat seitlich am Fuße mündende Drüsenzellen, s. Text p. 382;

kz, Kalkzellen des Fußes;

bls, venöser Sinus.

Fig. 34. Schnitt durch den Ausführungsgang der Fußdrüse eines nahezu erwachsenen Thieres in ihrem vorderen Drittel. Starke Vergrößerung.

m, Epithel des Magens (Flimmerung nicht erhalten);

lm, Längsmuskulatur der Leibeshöhle;

rm, Quermuskulatur;
dz, Drüsenzellen;
bdz, Binde substanzzellen;
ag, mit Sekret gefüllte Ausführungsgänge.

Fig. 34a. Von demselben Präparate. Epithelzellen vom Dach des Ausführungsganges. Sehr stark vergrößert.

Fig. 35. Vom Boden des Flimmerwulstes. Sehr stark vergrößert.

ag, mit Sekret gefüllte Ausführungsgänge.

bd, Binde substanz.

Fig. 36. Eine Gruppe von Drüsenzellen, die mit Sekret gefüllt sind. Bei einigen hat der Schnitt ein Stück der Ausführungsgänge mit getroffen. Sehr starke Vergrößerung.

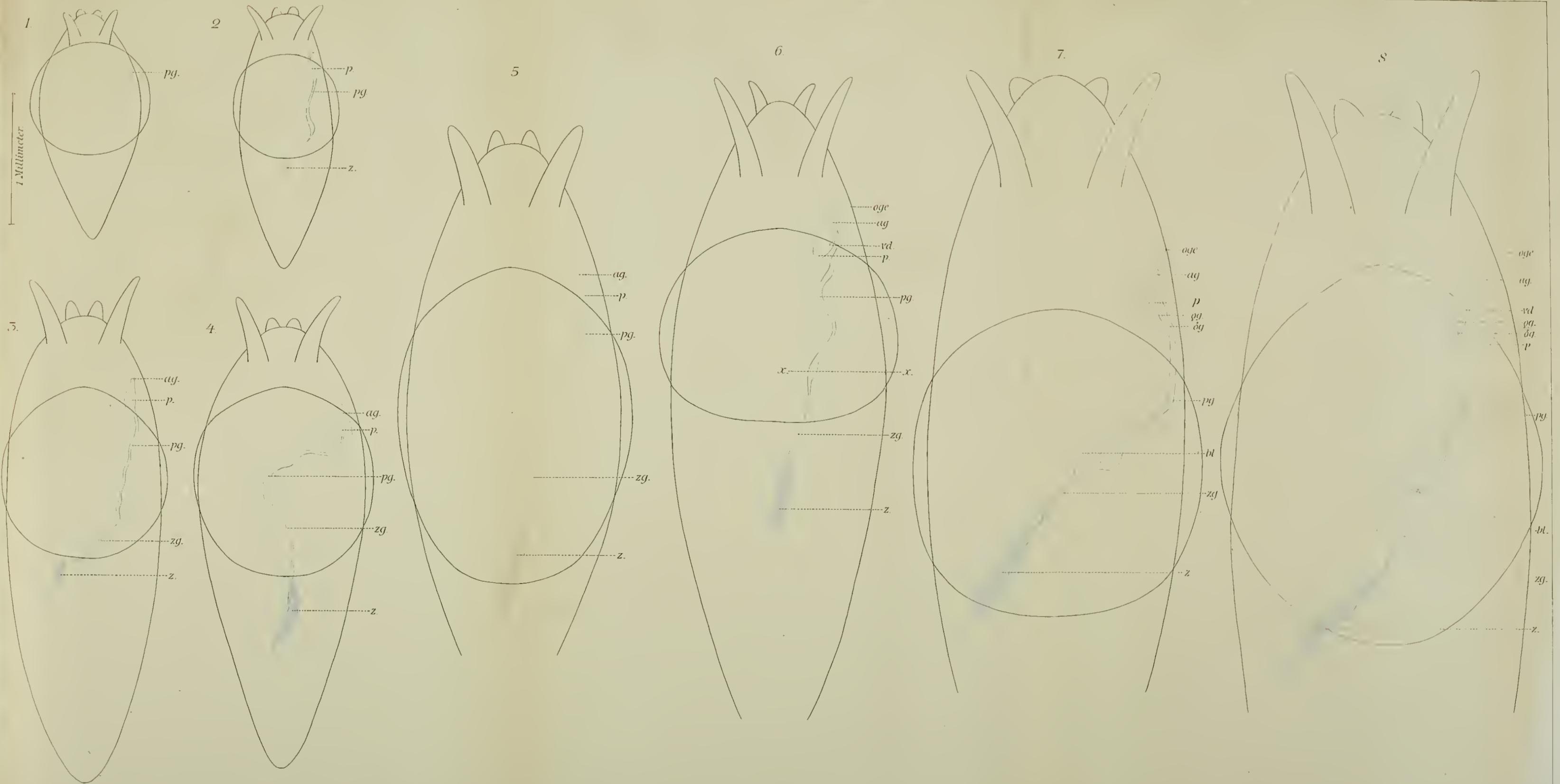
Fig. 36a. Zwei Drüsenzellen aus der Fig. 33 abgebildeten Drüse, in Vorbereitung zur Sekretion begriffen. Sehr starke Vergrößerung.

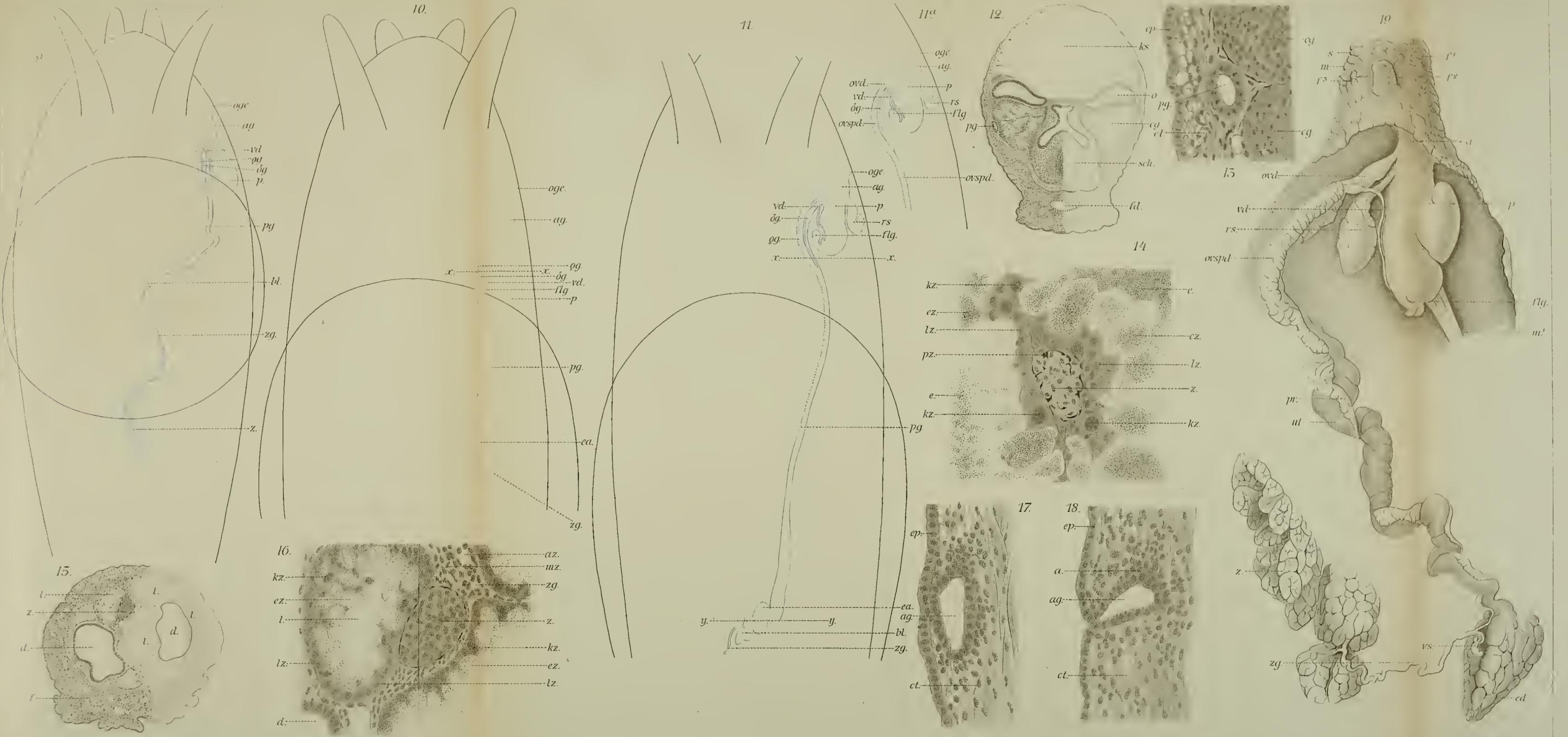
Fig. 37. Sekretionszellen mit ausschließlich körnigem Sekret, wahrscheinlich eine Modifikation des typischen Processes. Sehr starke Vergrößerung.

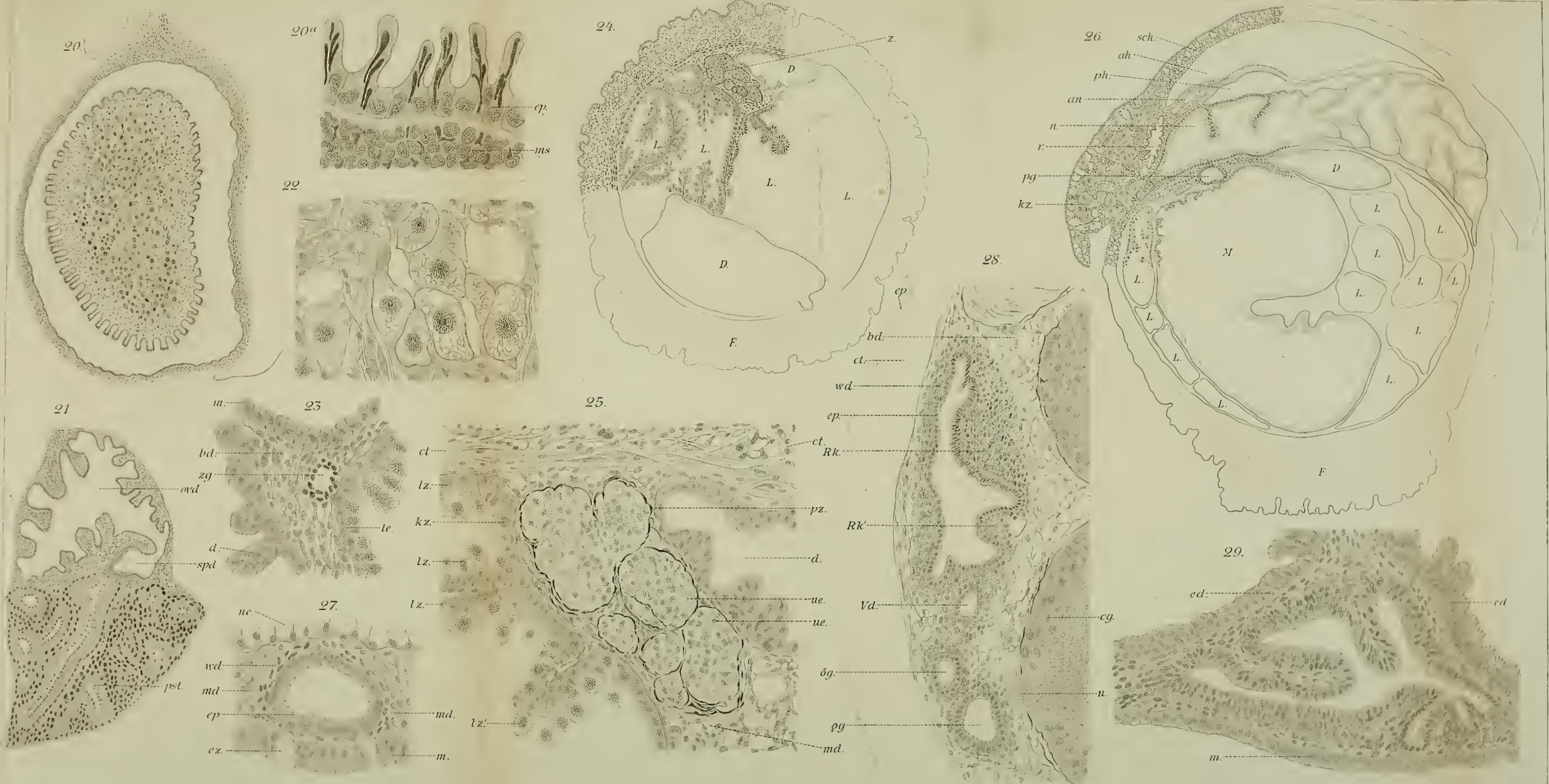
Fig. 38. Sekretionszellen von einem sehr jungen Thier (von circa 2—3 mm Länge) mit eigenthümlich starker Entwicklung des Sekretionsgerüsts. Sehr starke Vergrößerung.

Fig. 39. Entleerte und in Rückbildung begriffene (?) Sekretionszellen. Sehr stark vergrößert.

Unter der Bezeichnung »schwache Vergrößerung« ist Winkel Obj. III, Oc. I oder II (Vergrößerung circa 80) verstanden, mittelstarke Vergrößerung ist Obj. VI, Oc. I oder II (Vergr. circa 250 resp. 300), starke Wasserimm. A mit Oc. I oder II (Vergrößerung circa 380 resp. 475), sehr starke homog. Imm. 1/24 mit Oc. I (Vergrößerung circa 850).









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Brock Johannes Georg

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. 333-395](#)