

Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*.

Von

P. B. SARASIN.

Mit sieben Tafeln Zeichnungen.

Den Zoologen, welcher in der letzten Zeit sich nicht eingehender mit der Entwicklungsgeschichte der Mollusken beschäftigte, wird es befremden, dass nach einer grössern Reihe vortrefflicher und erst in den letzten Jahren in die Erscheinung getretener Arbeiten ich es von neuem wage, dieses schwierige Gebiet zu betreten; und demjenigen, der sich selbst in der letzten Zeit mit diesem Gegenstand beschäftigte, wird es schwer verständlich erscheinen, warum meine Wahl gerade auf die, durch die Undurchsichtigkeit ihrer Keime und Embryonen ihm wohlbekannte *Bithynia tentaculata* fiel, da ich doch gewiss wissen musste, wie deutlich sich schon am lebenden Embryo unserer Süsswasserpulmonaten gewisse Organe erkennen und in ihrer Entwicklung verfolgen lassen.

Der erste Punkt fordert eine Entschuldigung, der zweite eine Erklärung.

Die moderne Richtung der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen scheint sich mir zu concentriren in die Frage nach der Entwicklung der einzelnen Organe aus den embryonalen Keimschichten, den sogenannten Blättern. Dabei ist die klar gestellte Forderung diese, dass gleich functionirende Organe verschiedener Thierklassen morphologisch nur dann einander gleichgestellt werden können, wenn

ihre Entwicklung aus der Eizelle überall genau denselben Weg durchläuft. Damit ist aufs engste die Frage verknüpft, ob die bei den Wirbelthieren so klar sich zeigenden Keimblätter auch bei den Wirbellosen sich auffinden liessen. Auf Grund sorgfältiger Untersuchungen wurde auch ihre Existenz bei den letztern bald behauptet und als höchst wahrscheinlich erwiesen. Grössere Schwierigkeiten zeigten sich aber, als man es unternahm, die einzelnen Organe auf ihre erste Entwicklung zu untersuchen, und in dieser Hinsicht ging es nicht in allen Gruppen gleich gut vorwärts. So zeigten sich besonders bei den Mollusken eigenthümliche Schwierigkeiten. Indem ich von den Cephalopoden, über die ich kein Urtheil habe, absehe, möchte ich besonders auf die beständige Rotation des Embryos im Ei hinweisen, welche die Beobachtung des lebenden Keimes, und auf die Asymmetrie der Organe, welche das Verständniss der Durchschnitte so sehr erschwert, welche durch mittelst Reagentien gehärtete Embryonen gelegt wurden. Doch während die erste Schwierigkeit der wissenschaftlichen Erkenntniss eine nur zu frühe Schranke setzte, war dies mit der letzteren nicht der Fall; sie musste überwunden werden können und so wandte sich auch *N. Bobretzky* zuerst mit Ausdauer und Erfolg der Aufgabe zu, vermittelst Schnitten die Entwicklung der Organe aus den Keimblättern aufzufinden. Zu wie bedeutsamen Resultaten aber auch dieser glückliche russische Forscher gelangte, so blieb denselben doch der Charakter einer gewissen Unsicherheit, da uns *Bobretzky* wohl Quer- und Längsschnitte vorlegte, aber es unterliess, lückenlose Serien anzufertigen und aus ihnen die Organe in ihrer Entwicklung sich zu construiren.

H. Fol förderte die Kenntniss der Molluskenentwicklungsgeschichte höchst erheblich durch drei grössere, in den letzten Jahren erschienene Arbeiten; aber, obgleich er zahlreiche Schnittserien durch Embryonen von *Planorbis* angefertigt hatte, auch einige Schnitte abbildete, hielt er sich doch hauptsächlich an die Untersuchung des lebenden Embryos.

C. Rabl versuchte bei *Planorbis* vermittelst Schnitten die Entwicklung des Nervensystems zu verfolgen. Er blieb jedoch dabei stehen, constatirt zu haben, dass an der von ihm als Scheitelplatte bezeichneten Stelle das Ectoderm nach innen wuchere und verzichtete auf eine weitere Verfolgung dieses Gegenstandes.

Bei der so liegenden Unsicherheit der zum Theil auf Durchschnitte gegründeten Angaben über die Entstehung der Organe schien mir eine erneute und consequent auf lückenlose Längs- und Querschnittserien gestützte Untersuchung dieser Fragen nicht nur erlaubt, sondern dringend geboten. Mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor *Semper*, ermunterte mich höchlich zu diesem Vorhaben und dies gab mir Muth, einer Aufgabe mich zu unterziehen, an welche ich, wie den Sachkundigen wohlbegreiflich, nur mit Beklommenheit und mit Zweifeln in meine Kräfte herantrat.

Die erste Schwierigkeit, die mir begegnete, war die Wahl des Objectes. Was zunächst die Pulmonaten betrifft, so war die ziemlich bedeutende Durchsichtigkeit der Embryonen einiger Arten wohl verlockend, aber die grosse Masse des vom Embryo während der Entwicklung aufgenommenen Eiweisses (*Deutoleciths* nach *Fol*) erschwerten das Verständniss der Entwicklung des Darmkanals und der Leber auf Schnitten in so hohem Maasse, dass ich erst dann zu ihnen zu greifen beschloss, wenn die diesbezüglichen Nachforschungen bei den *Prosobranchiern* ein noch ungünstigeres Resultat würden ergeben haben. Am brauchbarsten erschien unter den Pulmonaten *Ancylus*, weil dessen geringe Darmwindung eine einfachere Entwicklung dieses Organs hoffen liess und da er mich mit Material genügend versorgte, behielt ich ihn auch zunächst im Auge.

Was nun die *Prosobranchier* betrifft, so musste von *Paludina* von vornherein abgesehen werden wegen der Unmöglichkeit, die Entwicklung der Embryonen ununterbrochen verfolgen zu können und wegen Mangels an Material. Dasselbe gilt für *Neritina*. Mit der *Valvata piocinalis* versuchte ich es eine Zeit lang, da mich die Grösse ihrer Eier sehr lockte und eine Anzahl dieser Thiere, welche ich in einem Kellerraum in ein einfaches Glasbecken gesetzt hatte, mir reichliche Eierhäufchen legte. Allein wir haben bei ihr die Schwierigkeit, dass aller Nahrungsdotter in die Eizelle selbst gelegt ist, wodurch der Embryo lange Zeit eine, die Orientirung sehr erschwerende rundliche Form bewahrt. Auch fielen die Schnitte wegen des eingeschlossenen Nahrungsdotters und der von den Keimen nicht loszulösenden festen Hüllhaut, welche dem Eindringen der Reagentien Widerstand entgensetzte, ungenügend aus. Es bildet diese Eihaut ein schlauchartiges Gebilde, in welchem

eine Eizelle hinter der andern liegt, und welches in ein kugelförmiges Käpselchen gehüllt, an feste Gegenstände geklebt wird.

So blieb die *Bithynia* allein übrig mit ihren leicht zu beschaffenden Eierschnüren, aber undurchsichtigen und kleinen Embryonen. Es zeigte sich aber gleich, dass es gerade bei diesem Vorderkiemer nicht allzuschwer ward, gute Schnittserien zu bekommen, da sich seine Entodermzellen nicht in so störender Weise mit Nahrungsdotter füllen, wie dies bei den Pulmonaten der Fall ist.

Die Entodermzellen zeigen sich stets scharf abgegrenzt und von deutlich cylindrischer Form. Ein weiterer Vortheil für die Untersuchung war das scharf markirte Auftreten des Fussfortsatzes, wodurch die Orientirung der Embryonen erleichtert wurde. Sie selbst lassen sich überdies leicht aus den Eihüllen befreien, ohne Schaden zu nehmen, und ihre Elemente leiden nicht unter der Behandlung mit verdünnter Chromsäure zur Härtung und Pikrokarmine zur Tinktion.

Als vortheilhaft erwies es sich, Härtung, Färbung und Einschmelzung in Paraffin in ein und demselben Uhrgläschen vorzunehmen, weil das Herausheben mit der Pipette junge Keime oft verletzte, auch mehr Zeit in Anspruch nahm.

Von Mitte Mai bis Ende Juli erhielt ich Eier in grosser Menge; im August spärlicher und im September hörte die Production auf. Schon Mitte August entwickelten sich im Freien gelegte Eier nicht mehr normal. Viele Keime kamen nicht, andere zu einer abnormen Entwicklung, welche sich dadurch kundgab, dass der Raum zwischen Ecto- und Entoderm statt mit Mesodermzellen, mit Flüssigkeit sich anfüllte und der Embryo sonach Blasenform annahm. Daraus lässt sich doch wohl entnehmen, dass in die zu dieser Zeit abgesetzten Eier nicht mehr genügend Nahrungsmaterial zur Ausbildung der Organe gelegt war. Wegen dieser Hohlräume ergaben solche Embryonen oft instructive Bilder im Hinblick auf die Formentwicklung der nie fehlenden Leber und des Darmkanals.

Die Eier werden in ein- bis vierzeiligen Strängen an fremde Gegenstände befestigt, mit den den letztern anliegender flacher, nach aussen sehender convexer Oberfläche. Selten kommt es auch vor, dass die einzelnen Eier, statt in Wabenzellenform einander anzuliegen, kugelförmig bleiben und nur lose aneinander hängen. Ich beobachtete dies übrigens nur einmal.

Lückenlose Schnittserien durch die Embryonen zu bekommen, gelang mir erst dann, als ich darauf verfiel, den Objektträger schwach zu erwärmen, nachdem ich den noch in Paraffin liegenden Schnitt auf ihn gebracht hatte. So legten sich die stets etwas gerollten Schnitte gut auseinander, und indem ich das Deckglas daraufbrachte, bevor ich Terpentin zufließen liess, wurden durch den Druck desselben die Organe und auch frei nebeneinander liegende Körperstücke verhindert, ihre Lage zu verändern.

Was nun die Eintheilung der Arbeit anbetrifft, so halte ich es für zweckmässig, zunächst die Vorgänge bis zum Schluss des Blastoporus abzuhandeln und dann die Entwicklung der einzelnen Organe vorzutragen. Eine Zeit lang hatte ich mir gedacht, mich auf die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems, auf die ich am meisten gespannt war, beschränken zu können. Ich sah jedoch bald ein, dass dies unmöglich sein würde, da sich an gewissen Wucherungen des Ectoderms nicht voraussehen liess, ob sie zur Bildung des Nervensystems oder anderer Organe dienen sollten. So wurden alle Systeme berücksichtigt mit alleiniger und gänzlicher Ausschliessung des Geschlechtsapparates, welcher erst postembryonal entsteht, wie ich mich hinlänglich überzeugt zu haben glaube. Da mir schon gewisse Punkte seiner Entwicklung zu Gesicht gekommen sind, wird sich vielleicht später einmal zur Darstellung seiner Entstehung Gelegenheit bieten.

Von den einzelnen Organen werde ich zuerst der Bequemlichkeit wegen die Urnieren und das Velum vornehmen, dann den Darmkanal mit der Leber, weil von den inneren Organen diese zuerst auftreten und nach der Darlegung ihrer im Verlauf der Entwicklung sich zeigenden Windungen und Verlagerungen die Entstehung der andern Organe leichter verständlich wird. Nach dem Darm sollen das Nervensystem, dann Niere und Herz, dann Musculatur, Mantelrand und Deckel in ihrer Entwicklung beschrieben und zum Schluss soll einiges wenige über die Keimblätter gesagt werden, wie ich dieselben bei der *Bithynia tentaculata* vorfand.

Die Zeichnungen geben die Präparate so genau wieder, als mir dies zu thun möglich war. Ich vermied es strenge, zu schematisiren, um den Leser in seinem Urtheil in keiner Weise zu beeinflussen. Dadurch entbehren aber auch die Bilder jener eleganten Glätte und Sauberkeit, welche man an Abbildungen ähnlicher Objekte

sonst öfters findet. Wo es nicht anders angegeben ist, sind alle Bilder bei gleicher Vergrößerung mit dem Prisma gezeichnet. Um von der Vergrößerung, welche ich anwandte, eine momentane Vorstellung zu erwecken, gebe ich in Fig. 124 die Länge an, in welcher ein Millimeter bei der angewandten Vergrößerung erscheint, sodass vermittelt eines Cirkels aus den Abbildungen die absolute Grösse des Objektes leicht erhalten werden kann. Dies bezieht sich jedoch nicht auf die Furchungsvorgänge vor der Keimkugel, da bei der Undurchsichtigkeit des lebenden Keimes und der Nothwendigkeit seiner beständigen Beobachtung mit dem Zeichenprisma nicht gut zu operiren war. .

Die vorliegende Untersuchung dauerte von Mitte Mai bis Mitte December.

I. Embryonalvorgänge bis zum Schluss des Blastoporus.

Die kugelige, völlig undurchsichtige, von Farbe goldgelbe Eizelle zeigt vor Ausstossung des Richtungskörperchens eine Eigenthümlichkeit, indem an einer Stelle der Kugel sich eine Erhöhung zeigt (Fig. 1 u. 2a), welche den Glauben erweckt, es werde an dieser Stelle das Richtungskörperchen zum Vorschein kommen. Dies ist aber nicht der Fall. Wenn sie ihre grösste Höhe erreicht hat, entsteht am entgegengesetzten Pol des Eies eine kleinere Hervorwölbung, und während die erste wieder zurückgeht, schnürt sich die zweite als ein sehr kleines und deshalb nur schwer erkennbares Richtungskörperchen ab (Fig. 2 u. 3b). Nunmehr tritt die Furchung in vier Zellen ein nach wohlbekannter Weise. Die vier Furchungskugeln liegen zuerst völlig abgerundet neben einander (Fig. 4); allmählig berühren sich in der Mitte je zwei von ihnen und endlich schliessen sich alle vier so eng an einander, dass wir von neuem eine Kugel bekommen (Fig. 6, 7 u. 8). Jetzt zeigt sich am animalen Pol jeder Furchungskugel eine hellere Stelle mit deutlichem Kern, und es schnürt sich von jeder in der Richtung des Uhrzeigers eine kleinere Zelle ab (Fig. 9 u. 10a, b, c, d.). Gleich darauf liefert jede von neuem eine solche, aber in einer, dem Uhrzeigerlauf entgegengesetzten Richtung (Fig. 10, 1, 2, 3, 4.). Diese acht kleineren, so durch Knospung entstandenen Zellen runden sich jetzt zu Kugeln ab, wodurch der oben noch durchscheinende Keim völlig undurch-

sichtig wird (Fig. 11). Allmählig schliessen sich die so gebildeten Zellen von neuem zusammen und die gesammte Kugel wird wieder durchscheinender. Ein deutlicher Kern zeigt sich in jedem Theilstück (Fig. 12). Jetzt tritt eine kleine Pause ein im Furchungsprocess. Diese aufeinanderfolgenden Erscheinungen: rasche Furchung, Abrundung zu nebeneinanderliegenden Kugeln, von neuem flaches Sichaneinanderlegen der eben noch kugelrunden Zellen, endlich einige Zeit des Verharrens im erreichten Zustand liessen sich dreimal wahrnehmen, bis die Keimkugel gebildet war. Es geschah dies in den, durch die Figuren 7, 12, u. 15 repräsentirten Entwicklungsstadien.

Nach der Knospung von acht kleinern Zellen und Verfluss einer nur kurzen Ruhezeit (c. $\frac{1}{2}$ h.), tritt eine erneute und leider sehr rasch ablaufende Knospung ein. Sämmtliche neugebildete Zellen runden sich zu Kugeln und bei der dadurch hervorgerufenen Undurchsichtigkeit des Objectes war es unmöglich, zu erkennen, von welchen Zellen die zahlreichen neu entstandenen geliefert worden waren; erst nach Verlauf einiger Zeit war es möglich, das Bild Fig. 13 zu zeichnen. Die vier, von den Furchungskugeln zuerst gelieferten Zellen (ich will sie, da ich einen Namen für sie haben muss und gegenwärtig keinen besseren finden kann, die Polzellen nennen) *a—d* blieben deutlich. Eigenthümlich war, dass an der auf Fig. 13 mit *x* bezeichneten Stelle die neugebildeten Zellen langsam auseinanderwichen und ein dunkler Fleck sich zeigte, den ich zuerst für eine Oeffnung zu halten geneigt war; allein bald erschien diese Stelle heller und es trat ein Kern in ihr auf; noch etwas später rundete sich das Ganze zu einer mit einem Kern versehenen Kugel ab (Fig. 14, *x*). Zu gleicher Zeit zeigte sich zwischen den, durch ihre goldgelbe Färbung scharf markirten Polzellen *a—d* ein heller Raum, in dem allmählig drei Kerne auftraten, (Fig. 14, α , β , γ). Es hatten sich drei Zellen gebildet, vermuthlich aus den Polzellen, vielleicht aber auch von untenher durch weitere Knospung der Furchungskugeln. Ich konnte über ihre Herkunft nicht ganz ins klare kommen. Nach diesen Vorgängen schlossen sich die zuvor abgerundeten Zellen wieder zu einer Kugel zusammen (Fig. 15). Die Polzellen *c* u. *d* (Fig. 14), welche, wenn ich mich nicht versah, durch die neu entstandenen Zellen zuvor von einander getrennt waren, rücken wieder aneinander und jetzt war auch das ganze Bild von grosser Klarheit (Fig. 15). In α , β , γ (Fig. 15), traten zuerst zwei Kerne auf an Stelle des

einen (Fig. 14) und nach ihrem Auftreten zeigten sich auch Theilungswände (Fig. 15, α , β , γ). — Damit waren die Theilungsvorgänge am animalen Pol nicht zu Ende. Die Kerne der vier Polzellen fingen an, sich in die Länge zu strecken und in ihrer Mitte einzuschnüren (Fig. 16). Auch in der Zelle x , deren Entstehung wir auf Fig. 13 sahen, zeigten sich zwei Kerne. Darauf theilten sich die Polzellen $a-c$, indem sich zuerst zwei runde Kugeln bildeten (Fig. 17, c), die sich wieder an einander legten. Nach dieser Zweitheilung trat Vierteltheilung ein, sodass nunmehr an Stelle der ursprünglichen Polzellen $a-c$ drei aus vier Zellen bestehende Häufchen lagen (Fig. 17, $a b$). Bemerkenswerth war dabei, dass die Polzelle d in dieser Theilung zurückblieb, obschon auch in ihr zwei Kerne aufgetreten waren (Fig. 16 u. 17, d). Bevor sie sich in vier theilte, gab sie zwei kleinere Zellen ab an die Seite von α . Da diese zwei letztern vermuthlich den mit $\alpha-\gamma$ bezeichneten gleichwerthig sind, bezeichnete ich sie mit δ auf Fig. 18. Jetzt zerfiel auch die Polzelle d in vier Stücke. — Dies waren die Vorgänge am animalen Pol, die sich in einer Zeit von ca. 12 Stunden abgewickelt hatten. So seltsam die Bilder 13—18 erscheinen mögen, so waren sie bei auffallendem Licht doch sehr klar zu sehen und wurden zugleich an drei Eiern beobachtet, die sich in der Folge zu normalen Embryonen entwickelten. Die Polzellen blieben noch zehn Stunden durch ihre gelbe Farbe deutlich erkennbar. Nur über die Herkunft der Zellen $\alpha-\gamma$ kam ich wegen der Undurchsichtigkeit des Keimes nicht ganz ins Klare.

Es wurde nun auch wichtig, zu erfahren, was denn aus den vier Furchungskugeln wird. Dies hat seine ganz besonderen Schwierigkeiten, da sich der Keim immer so drehte, dass die animalen Zellen oben lagen, weswegen ein immerwährendes Umdrehen der Eier nothwendig wurde. Es hatte dies zweifellos seinen Grund in der relativ grösseren Schwere der spätern Entodermzellen. Es liess sich aber doch unschwer constatiren, dass die Furchungskugeln durch unausgesetzte Knospung immer kleiner werden, bis sie als solche nicht mehr erkennbar waren. Schon vom animalen Pole aus waren solche Knospungen zu sehen und die so neu gebildeten Zellen theilten sich meistens von sich aus wieder (Fig. 17, y , y). Am vegetativen Pol werden die Furchungskugeln immer kleiner, indem sich ein Zellenring um den andern um sie bildet (Fig. 19 u. 20). In Fig. 20 sehen wir den Beginn der letzten Theilung. Damit ist die Keimkugel

fertig. In ihrem Innern ist ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum, unten von hohen cylinderförmigen, oben von niedern mehr plattenförmigen Zellen umschlossen. Von diesem Stadium an begann ich die Embryonen successive in Schnittserien zu zerlegen.

Es erlaubte weder die Ungunst des Materials, noch lag es überhaupt im Zweck dieser Untersuchung, auf Kernfiguren und feinere Details bei der Furchung des Eies einzugehen. Dafür wären die Eier von *Ancylus fluviatilis* unendlich günstiger gewesen; es sollte vielmehr nur constatirt werden, dass die vier ursprünglichen Furchungskugeln völlig in Zellen zerfallen durch regelmässige Abgabe kleinerer Theilstücke, wodurch eine normale Keimkugel zu Stand kommt, welche dann zur Gastrule sich einstülpt.

Durch die Keimkugel erhielt ich drei brauchbare Schnittserien. Da sich die Kugel immer so dreht, dass die Entodermzellen nach unten zu liegen kommen, ist die Orientirung leicht. Ich bilde in Fig. 21 den mittleren Schnitt einer Serie ab, welche durch eine sich schon abflachende Keimkugel ging. Wir sehen unten die grossen Entoderm-, oben die kleineren Ectodermzellen. In den Ectodermzellen finden wir aufs deutlichste zwei grössere eingeschaltet (*grz* u. *grw*), deren eine Cilien trägt. Wir haben hier vielleicht die erste Spur des Velums vor uns, doch muss ich bemerken, dass an Schnitten durch die eingestülpte Blase diese Zellen nicht zu beobachten waren, sowie auch nicht an der später zu beschreibenden Pseudokeimkugel. An der Uebergangsstelle der Ecto- zu den Entodermzellen liegen einige von der äusseren Lage abgeschnürte Zellen (Fig. 21, *zl* u. *zw*), welche die ersten Mesodermzellen sein mögen; doch will ich gleich bemerken, dass aus ihnen keineswegs das ganze Mesoderm durch Theilung derselben hervorgeht, sondern die mesodermalen Elemente haben bei der *Bithynia* einen ganz anderen Ursprung. Bei *ein* (Fig. 21) zeigt sich eine kleine Einbuchtung, die auch bei lebenden Keimkugeln zu beobachten ist. Wie ich nach anderen Beobachtungen vermuthen kann, beginnt hier die Einstülpung zur Bildung der Gastrula. Im centralen Hohlraum der von der Keimkugel gebildeten Blase (warum ich die Keimkugel nicht Keimblase nenne, wird später erklärt werden) liegen durch die Reagentien geronnene Tröpfchen. Diese Tröpfchen, die im geronnenen Zustand als ziemlich stark lichtbrechende Kügelchen erscheinen, finden sich ausnahmslos in den Entoderm- und den späteren Leberzellen und geben einen vortreff-

lichen Wegweiser ab zur Erkennung der ursprünglichen Entodermzellen. Es sind die *Fol*'schen Deutolecithropfen. Sie finden sich immer auch in den von den Entodermzellen umschlossenen Hohlräumen und so auch in den späteren Leberlappen, worauf ich zurückkommen werde.

Durch die *Gastrula* erhielt ich nur eine lückenlose Serie, aber diese war tadellos. Der mittlere Schnitt ist in Fig. 22 abgebildet. Die Höhle der Keimkugel ist völlig verschwunden. Die Entodermzellen zeigen sich gegen einander scharf abgegrenzt, nicht aber in gleichem Maasse die des äusseren Blattes. Am Umstülpungsrande *vm* zeigt sich Kernvermehrung der Ectodermzellen. Während der Durchmesser der Keimblase 0,4 mm. betrug, so ist der der *Gastrula* 0,41 mm. Die Dicke der Entodermzellen der *Gastrula* ist geringer, als die der Keimkugelentodermzellen, was eine Folge der Theilung der letzteren ist. Dass dies nicht blose Annahme ist, beweist eine in der Entodermzelle *krn* der Keimkugel deutlich sichtbare Kernfigur.

Die *Gastrula* schliesst sich nun vollständig, so dass wir wieder eine complete Kugel bekommen, die einer ächten Keimkugel täuschend ähnlich sieht und leicht zu Verwechslungen Anlass geben kann (Fig. 23). Schnittserien zeigen, dass die Kugel völlig solid ist, ohne Spur einer Oeffnung gegen aussen, ohne inneren Hohlraum, nur mit einer Ectodermverdickung an der einen Seite, die vielleicht der Schlussstelle des Blastoporus entspricht, da sich ja an dessen Lippen das Ectoderm auch verdickt zeigte. (Vgl. Fig. 22 *vm*). Die Schnitte durch diese solide Kugel, die ich *Pseudokeimkugel* nennen will, weil ich auf dieses Entwicklungsstadium noch einige Male zurückkommen muss, sehen sehr wenig charakteristisch aus. Fig. 23 zeigt uns einen Mittelschnitt, in dessen Centrum noch die ursprüngliche Einstülpungshöhle als ein sehr kleiner Hohlraum *hl* zu sehen ist. Um denselben sind die Entodermzellenkerne kreisförmig angeordnet, und von ihm gehen in die Entodermmasse Strahlen aus, welche vielleicht die Grenzen der sich hier zuspitzenden Entodermzellen bezeichnen. Das Ectoderm ist nicht als deutliches Blatt vom Mesoderm abgegrenzt, sondern beide bilden nur eine einzige, vielkernige Lage *ec*. Oben war dieser, sowie der in Fig. 24 abgebildete Schnitt zerrissen. Das Ectoderm sollte dort als einfache Zellenlage hinüberziehen.

Bevor ich über die Litteratur einige Worte sage, will ich noch kurz die Entwicklung der äusseren Form des Embryos in ihren ersten

Stadien besprechen. An der verdickten Stelle der Pseudokeimkugel treten zwei solide Fortsätze auf (Fig. 24 *sd* u. *fs*), deren einer eine leichte Einbuchtung (*os*) erhält. Lebhaftige Kernwucherung findet an Stelle *vk* im äusseren Blatte statt. Die Entodermhöhle ist ganz verschwunden. Die Einbuchtung *os* wird, wie ein Mittelschnitt durch das folgende Stadium lehrt, zum definitiven Mund. Vom Velum ist nichts wahrzunehmen. Dieses zeigt sich aber deutlich in dem durch Fig. 25 repräsentirten Stadium (Fig. 25, *vel*) als zwei bewimperte Ectodermzellenreihen. Auch jetzt ist in der Entodermmasse keine Höhlung vorhanden. Der Fortsatz *sd* zeigt lebhaftige Kernwucherung im Ectoderm *sdw*, was die Entstehung der Schalendrüse ankündigt. Er wird zur Ectodermkappe des Eingeweidenucleus. Der Fortsatz *fs* wird zum Fuss. Die Mundeinsenkung *os* ist etwas tiefer geworden. An der Stelle *dec* wird das zuvor einschichtige Ectoderm mehrschichtig. Da der Durchschnitt des Embryos die gleiche Höhe zeigt wie im vorhergehenden Stadium, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Stelle *ec* sich durch Einstülpung vertiefte, wodurch dann die beiden Fortsätze deutlicher zum Vorschein kamen. Dieser Einstülpung folgt eine ebensolche der Entodermmasse.

Das Velum wird später eingehender besprochen werden, wobei dann auch zur Sprache kommen wird, was mich berechtigt, den Fortsatz *fs* als Fuss und seine Einstülpung als Mund anzusehen, da er doch ebensowohl den Schalendrüsensfortsatz mit der Schalendrüse repräsentiren könnte. Dabei wird auch die Erklärung folgen, warum ich das beschriebene Stadium Fig. 25 *Pseudogastrula* nenne.

Es ist bekannt, dass eine grosse Verwirrung in den Ansichten über das Verhältniss des definitiven Mundes zum Blastoporus herrscht. Die früher allgemeine Annahme ging dahin, dass der Blastoporus in den definitiven Mund übergehe und so die Entodermhöhle der Gastrula direct zum Darm des Thieres werde. Die Richtigkeit dieser Ansicht wurde zwar vielfach behauptet, aber meistens ohne Beibringung schlagender Beweise. Es dauerte auch nicht sehr lange, so wurde das Gegentheil behauptet, nämlich dass der Blastoporus in den After des fertigen Thieres übergehe. Ebenso wurde die Ansicht vertreten, dass er sich schliesse. Was die Mollusken betrifft, so kam die Ansicht auf, die auch *Fol* vertritt, dass alle drei Fälle neben einander existirten und dass es gleichgiltig sei, ob der Blastoporus in den Mund oder den After übergehe. Nun aber scheinen

alle diese Beobachtungen doch nicht auf sehr sicheren Füßen zu stehen. Die von *Ray Lankester* aufgebrachte (On the coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of micr. sc. 1876) und von *Bütschli* (Entwicklgesch. Beiträge Z. f. w. Z. t. XXIX 1877) bestätigte Ansicht, dass der Blastoporus von *Paludina* in den definitiven After übergehe, weist *Rabl* entschieden zurück. (Entwicklung der Tellerschnecke. Morpholog. Jahrbuch t. v.) Die bestimmte Behauptung von *Fol*, dass bei *Bithynia* der Blastoporus in den definitiven Mund übergehe, wird durch meine Schnittreihen widerlegt. (*Fol*, *Dével* des Heteropodes. Archives de Lacaze-Duthiers t. v. pg. 148). Dass *Fol's* Angabe auf einem Versehen beruht, erscheint um so begreiflicher, als die Undurchsichtigkeit der *Bithynia*-Embryonen und die täuschende Aehnlichkeit der Pseudokeimkugel mit der wirklichen auch den besten Beobachter irren führen musste, wenn er nicht vermitteltst Schnitten über diesen Punkt sich Klarheit schaffte. Man wird es mir also kaum verargen können, wenn ich alle Angaben so lange für unbewiesen halte, als ihre Richtigkeit nicht durch Schnitte constatirt ist. Dass dieser Forderung Genüge zu leisten ist, zeigte schon *Bobretzky*. Er legte Schnitte durch die Keime der *Natica* und fand, dass der Blastoporus sich schliesse und an seiner Stelle der definitive Mund entstehe. Von *Fusus* behauptet er direkten Uebergang des Blastoporus in den definitiven Mund, beweist es aber nicht durch Schnitte. (*Bobretzky*, Studien über d. embryonale Entwicklung etc. Archiv für mikrosk. Anat. 1877). Ich halte es für wahrscheinlich, dass sich bei allen Gasteropoden der Blastoporus schliesst und stütze diese Ansicht durch die Thatsache, dass die Schliessung constatirt wurde, wo Schnitte durch diese Stadien gelegt worden waren, nämlich bei *Natica* und *Bithynia*.

Das weitere Schicksal unserer Pseudogastrula werden wir bei Gelegenheit der Entwicklung der Leber und des Darmkanals erfahren.

II. Velum und Urnieren (Ansaë.)

Zur Zeit, da der Embryo das Stadium der Fig. 115 erreicht hat, sehen wir die definitive Mundeinsenkung *os* schon gebildet. Der Schalendrüsenfortsatz *sdf* übertrifft jetzt den Fussfortsatz *fs* an Mächtigkeit bei Weitem; auch ist die Schalendrüse *sd* schon gebildet. Sonst ist die Form des Embryos noch ziemlich die gleiche,

wie die der Pseudogastrula und so bleibt es im wesentlichen, bis die Windung des Darms und mit ihm des gesammten Eingeweidenucleus beginnt. Die Abbildung Fig. 115 ist nach einem in Canada-balsam aufbewahrten Embryo entnommen. Wir beobachten an ihm folgendes wichtige: Beidseits des Mundes ragen zwei buckelartige Fortsätze hervor *spl*, aus denen später die Tentakeln werden. Zwischen ihrer Spitze und dem Fussende erheben sich auf jeder Seite zwei Stränge durchsichtiger, blasiger Zellen mit Cilien und grossem Kern (*A*). Nennen wir die Seite des Embryos, wo der Fussfortsatz sitzt, die ventrale, so gehen die Stränge jeder Seite auf dem Rücken des Embryos ineinander über. Wo sie sich an den Seiten des Mundes inseriren, ragen sie henckelförmig vor (*lA*) und weil sie, wie sich zeigen wird, bei der *Bithynia* zwei Functionen erfüllen, die des Velums und die der Urnieren, will ich sie mit dem Namen *Ansæ* bezeichnen. Um später die Entwicklung der inneren Organe nicht unterbrechen zu müssen, will ich gleich jetzt den Bau und das Schicksal dieser Zellenstränge abhandeln. Auch hier werden uns Schnitte am sichersten führen. Dabei will ich gleich bemerken, dass die Cilien, welche am lebenden Embryo deutlich erkennbar sind, an conservirten Embryonen sich nur sehr selten erhalten haben. So fehlen sie denn auch den meisten, hier abgebildeten Schnitten.

Ich gebe in Fig. 26—31 eine Serie von Schnitten, die durch einen jüngeren Embryo als der eben besprochene gelegt wurden und zwar in folgender Weise: Der Embryo ist auf dem Fussfortsatz stehend gedacht, und so kommt der Eingeweidesack senkrecht auf den nach unten gerichteten Mund zu stehen. Nach oben, jetzt schon etwas nach der linken Seite zu liegend, nachdem sie doch ursprünglich median lag, sieht die Schalendrüse (Fig. 27 *sd*). Sie bildet eine tiefe, enge, nach aussen trichterförmig sich öffnende Höhlung. Später wird sie weiter (Fig. 33 *sd*) und zuletzt flacht sie sich zum Schalenbette ab, wie ich die Ectodermlage nennen will, welche die Schale trägt. Der erste Schnitt der Serie war ein Flachschnitt und wurde deshalb nicht abgebildet. Er zeigte die Verbindungsstelle der *Ansæ* an der Vorderseite des Nuclens, unterhalb der Schalendrüse, das Thier in obiger Weise orientirt gedacht. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. 26) sehen wir die grossen *Ansæ*zellen *Az* sich dem Munde nähern. Sie zeigen aber hier noch, in der Mitte des Körpers, gegen innen zu keine Verdickung. Dies wird anders etwas weiter gegen unten zu,

wo sie am Embryo auf jeder Seite eine Hervorragung bilden. Hier sehen wir nach innen zu ein ganzes Paket von ähnlich beschaffenen Zellen auftreten, wie Fig. 27 *iAz* dies für die linke, Fig. 28 *iAz* für die rechte Seite des Embryos zeigt. Die buckelförmigen Ectodermwucherungen, welche zwischen den beschriebenen Zellenballen und der Mundöffnung liegen (Fig. 26—29 *spl*) und von denen schon gesagt wurde, dass sie in der Folge zu den Tentakeln auswachsen, werden wir bei Gelegenheit der Entwicklung des Nervensystems näher ins Auge fassen. Weiter gegen den Mund zu bilden die Ansaе wieder eine einfache Zellschicht ohne Verdickung gegen das Innere und setzen sich in die kleinen Ectodermzellen fort. Wir haben somit in den Ansaе die Figur eines Hufeisens mit nach vorn und oben laufenden einschichtigen, aus zwei neben einander liegenden Zellenreihen bestehenden Verbindungsbogen und mit hinter den oben erwähnten Ectodermbuckeln liegenden vielzelligen, verdickten Enden. Ausser eingelagerten kleinen Körnchen ist übrigens an den blasigen, mit grossem Kern versehenen Ansaеzellen nichts auffallendes zu sehen. Anders wird dies in einem kurz darauf folgenden Stadium, von dem ich in Fig. 32—34 drei aufeinanderfolgende Frontalschnitte (denn so will ich hinfort die in dieser Weise gefällten Schnitte nennen) abbilde. Hier sehen wir in den Zellen der Ansaе auffallend grosse Concretionen auftreten, die auch nach längerer Einwirkung des Carmins auf den Embryo sich nur hellrosa färben und durch ihre unregelmässigen Gestalten und ihre Eigenthümlichkeit der Lichtbrechung sofort auffallen. Sie finden sich in allen äusseren Zellen der Ansaе, auch in den Verbindungszellen auf der Vorderseite des Embryos, sie fehlen aber den nach innen gelegenen Zellen beidseits des Mundes. In Fig. 32 *a* bilde ich eine Zelle der rechten Ansaе stärker vergrössert ab, welche die Concretion ganz besonders klar zeigte. Wichtig scheint mir, dass um die hellgefärbte Concretion herum (Fig. 32 *a*, *con*) sich sehr häufig eine sich dunkel färbende Schale befand mit unregelmässigen Anschwellungen. (Fig. 32, *dR*). In andern Fällen bildete diese dunkler gefärbte Substanz die Hauptmasse und es waren ihr mehrere Concretionen eingelagert (Fig. 33 *CrA*). Die Bilder erinnern einigermassen an die Secretbläschen in den Nierenzellen erwachsener Schnecken. Eine einzige Ansaеzelle kann auch mehrere frei neben einanderliegende Concretionen enthalten (Fig. 32 *prlz*). Mit dem Wachsthum oder der Vermehrung der Concretionen wird

auch die Mutterzelle immer grösser und dabei blasig aufgetrieben. Während der Kern zu Anfang in ihrer Mitte sass und die Zelle mit Protoplasma erfüllt war (Fig. 27, 28 *aAz* etc.) wird er beim Wachsen der Concretionen mit dem Plasma nach der Wand der Zelle gedrängt (Fig. 34 *Az*), in weiterer Entwicklung scheint das Plasma zu schwinden (Fig. 33 *prA*) und in vielen grossblasigen Zellen waren weder Kern noch Plasma mehr aufzutreiben, so Fig. 32 *prlz* und viele andere. Auffallend ist, dass in spätern Entwicklungsstadien das Vorkommen grosser Concretionen nicht mehr constatirt werden konnte, sondern statt ihrer zeigten sich nur äusserst kleine Körnchen in den Zellen der Ansaе. Es würde auch der Verdacht, es könnten diese Concretionen künstlich entstandene sein, einigermassen gerechtfertigt erscheinen, wenn nicht eine Längsschnittserie durch einen gleichaltrigen Embryo genau dasselbe Resultat ergeben, wenn ferner sich an irgend einer anderen Stelle des Embryos ähnliches vorgefunden und wenn nicht *Bobretzky* ähnliche Concretionen in den Urnieren seiner Prosobranchier gefunden hätte (l. c. siehe seine Abbildung Fig. 79).

Wir sehen also jetzt schon deutlich, dass Zellen der Ansaе, die, wie schon ausgesagt wurde, am lebenden Embryo bewimpert sind, zwei Funktionen erfüllen, die des Velums und die der Urnieren.

In der weiteren Entwicklung verändern sich die Ansaе in nicht wenig auffallender Weise. Zunächst verändern sie insofern ihre Lage, als die rechte Ansa ihren Platz unten rechts verlässt und so nach oben und hinten wandert, dass sie fast in die Mitte des Nackens zu stehen kommt. Die linke nähert sich vielleicht etwas mehr der Unterseite, doch verlässt sie ihre ursprüngliche Stelle jedenfalls bei weitem nicht so sehr, wie die rechte. Diese Verlagerung des gesammten hufeisenförmigen Zellenstranges aus der medianen Lage nach links erklärt sich zunächst durch eine in dieser Richtung sich vollziehende Torsion des vorderen Theils des Eingeweidesackes, eine Torsion, die wir später bei Gelegenheit der Darmentwicklung des nähern erörtern wollen. Um den Bau der Ansaе in ihrer vollsten Entwicklung zu zeigen, habe ich in den Figuren 35—38 vier auf einander folgende Schnitte durch einen um ein gutes weiter entwickelten Embryo, als der in den Fig. 32—34 besprochene war, abgebildet. In diesem zeigen sich schon die ersten Anlagen des Nervensystems (Fig. 35 *n*) und der Vorderdarm zeigt schon eine wohl ausgeprägte bewimperte Höhlung (Fig. 36 *vd*). Was nun die Ansaе

betrifft, so will ich hier gleich bemerken, dass ich nur durch einen Zufall zum Verständniss ihres Baues gelangte, indem es mir möglich ward, durch einen Embryo, der sie im Stadium ihrer besten Entwicklung zeigte, drei aufeinanderfolgende Schnitte von $\frac{1}{100}$ mm. Dicke zu führen. Es sind dies die Schnitte Fig. 36, 37 und 38. Fig. 35 hat noch die Dicke von $\frac{1}{50}$ mm., eine Dicke, bei der ich stets lückenlose Serien erzielte, was für andere Organe meistens ausreichend war. Es wurde mir selbstverständlich leicht, auf allen andern guten Schnittserien, die $\frac{1}{50}$ mm. Dicke hatten, den Bau der Ansaë zu erkennen, nachdem ich durch die hier abgebildeten Schnitte darüber aufgeklärt worden war. Es sind nun diese nicht in der gleichen Richtung durch den Embryo geführt, wie die in Fig. 26—34 abgehandelt, sondern die Schmittebene wurde senkrecht auf den Mund gerichtet und war der unteren Fläche des Fussfortsatzes gleichlaufend. Ich will die Richtung in der Umrisszeichnung (Fig. 118) eines bedeutend jüngeren Embryos andeuten. Da von vorn nach hinten geschritten wurde, ist, wie es auch auf Fig. 26—34 der Fall war, auf dem Bilde rechts, was am Thiere links ist und umgekehrt. Wir sehen nun in diesem Stadium innerhalb der beiden seitlich gelegenen Zellenballen der Ansaë eine Höhlung auftreten und zwar zwischen der äusseren Zellenlage und den inneren Zellen (vergl. Fig. 27 und 28 *aAz* und *iAz*). Fig. 35 zeigt uns beiderseits die untere, etwas nach vorn schauende Spitze der Ansaöhle (*lhA* und *rhA*). Der Schnitt 36 war rechts zerrissen, links zeigte sich die nunmehr ziemlich geräumige Höhle sehr klar (*lhA*). Die äusseren, die Höhlung umkleidenden Zellen sind in diesem Stadium sehr gross mit deutlichem Kern an ihrer Basis und mit sehr kleinen Körnchen besetzt. In Fig. 37 sind wieder beide Ansaë getroffen, wobei besonders die rechte (*rhA*) höchst deutlich war. Der folgende Schnitt (Fig. 38) zeigt uns nun die merkwürdige Ausmündung der Hohlräume. Die äusseren Ansaëzellen *LA* bilden eine Art Gewölbe über dem Hohlraum, und dieser öffnet sich auf jeder Seite mit zwei nebeneinander liegenden Oeffnungen, welche stark bewimpert sind. Auf der linken Seite (rechts im Bild) ist nur die eine, nach unten und vorn liegende Oeffnung quer getroffen und dabei die nach innen geschweifte, die Oeffnungen trennende, völlig bewimperte Brücke (Fig. 38 *wpo*) sichtbar.

Die rechte Ansa war wegen ihrer Umlagerung anders getroffen. Für sie war der Schnitt 38 ein Flachschnitt, der die Wimperbrücke (*wbr*) von oben zeigt und die beiden Oeffnungen *ofa* und *ofb* nebeneinander liegend. Die folgenden Schnitte waren zu sehr beschädigt, als dass ich sie mit Fug hätte abbilden können; aber sowohl aus ihnen, als aus andern erfuhr ich, dass die Höhlung in gleicher Weise nach oben sich zuspitzt, wie dies nach unten zu der Fall war. Es laufen also der mittleren Höhlung zwei Kanäle zu, der eine unten, der andere oben beginnend, und die Höhlung selbst mündet mit zwei übereinander liegenden, stark bewimperten, nur durch eine schmale und gegen innen ausgeschnittene Brücke getrennten und offenbar den beiden Kanälen entsprechenden Oeffnungen nach aussen.

Ich würde keinen Moment anstehen, dieses Organ die Urniere der Prosobranchier zu nennen, wenn es nicht zugleich von den Velarzellen gebildet wäre. Dass diese äusseren Zellen bewimpert sind, zeigten auch diese Schnitte nicht; wohl aber war dies auf andern klar zu sehen. Ich hielt es aber nicht für nothwendig, nur um ihretwillen sie abzubilden. Immerhin weise ich auf die Schnitte 67 und 68 durch einen nur wenig jüngeren Embryo, als der besprochene war, hin, wo die Wimpern an den mit *wpa* bezeichneten Zellen mit voller Klarheit zu sehen waren. Der die Cilien tragende Aussenrand dieser wohlconservirten Zellen zeigte sich als ein dunkel gefärbter Streifen, eine Beobachtung, die ich auch an andern bewimperten Zellen machte (cf. Fig. 65 *wpm*, 28 *wpm*). Dass die Cilien besonders an den zarten, blasig aufgetriebenen Velarzellen leicht verloren gehen durch die Behandlung mit Reagentien, ist leicht begreiflich, wenn wir uns an die starken endosmotischen Strömungen erinnern, welche beim Ueberführen der Embryonen aus Spiritus in die Farbe, oder aus absolutem Alcohol in Terpentin zu Stande kommen. In den meisten Fällen wurden auch durch diese Bewegung die Velarzellen völlig zerrissen und zerfetzt.

Was das schliessliche Schicksal der Ansa betrifft, so waren sie noch in einem Stadium zu bemerken, wo die Sinnesorgane schon gebildet waren. Während sich dann später die linke Ansa noch ziemlich lange erhielt, ging die rechte bald völlig verloren. Die linke zeigt sich in ihren letzten Stadien als ein bewimperter, mit unregelmässigen Höhlungen versehener Zellenhaufen. (Fig. 81, 95, 96,

97 1A). Von diesem Häufchen liefen noch einige grosse Zellen über den Nacken des Embryos (Fig. 93, 94 1A). Die Höhlungen machten den Eindruck, als würden die Zellen von innen aus aufgelöst.

Nachdem oben gezeigt worden war, dass die Ansaе zusammen einen hufeisenförmigen Strang von Zellen bilden mit zwei grösseren Anhäufungen seitlich vom Mund hinter den, später zu den Tentakeln werdenden Ectodermbuckeln, ist nun auch klar, dass die Stelle des in Fig. 25 abgebildeten Embryos, die ich mit *sdw* bezeichnete, nicht zum Munde werden kann, sondern die Schalendrüse ergibt; denn die Ansaе schliessen sich nicht direct oberhalb des Mundes, sondern ihre Schlussstelle liegt direct unterhalb der Schalendrüse. Warum ich dieses Stadium (Fig. 25) *Pseudogastrula* nenne, hat folgenden Grund: An lebenden Embryonen sieht man, dass die Ansaе schon jetzt seitlich vom Mund kleine Buckel bilden, welche beidseits über den tiefsten Punkt der Einsenkung zwischen den beiden Fortsätzen *sdf* und *fs* hervorragen und zwar etwa bis zur halben Höhe der Fortsätze. Da in diesem Stadium der Embryo noch wenig grösser ist als die ächte Gastrula, wie aus den Bildern 22 und 25 zu ersehen ist, da er ferner in diesem Stadium noch sehr undurchsichtig ist, man auch dieses Stadium aus einem völlig runden, einer Keimkugel täuschend ähnlich sehenden Gebilde der Pseudokeimkugel sich entwickeln sieht, so glaubte ich zu Anfang nicht anders, als die ächte Gastrula vor mir zu haben. Erst Schnitte haben mich in der Folge über das wirkliche Verhältniss aufgeklärt. Uebrigens wurde es mir auch später am lebenden Embryo nie möglich, mit Sicherheit anzugeben, ob ich die ächte, oder die Pseudokeimkugel, die ächte oder die Pseudogastrula vor mir hatte.

Bei der Beschreibung der Ansaе wird es dem Leser sogleich aufgefallen sein, dass das mittlere Entwicklungsstadium ihrer beiden seitlich vom Mund gelegenen Zellenhaufen, deren Höhlung mit der Aussenwelt durch Wimperöffnungen communicirt, identisch ist mit den von *Bütschli* beschriebenen Urnieren von *Paludina*. (Entw. Beitr. p. 225). Er sah zwei solide, aus wenigen Zellen bestehende Körper an den Seiten des Embryos allmählig sich aushöhlen und durch eine Wimperöffnung mit der Aussenwelt communiciren. Sonst fand *Bütschli* bei *Paludina* nichts, was sich als Urnieren hätte deuten lassen.

Bei *Nassa* und *Fusus* fand *Bobretzky* symmetrisch jederseits der Fussanlage zwei kleine Gruppen von Ectodermzellen, die

mit ihrer Weiterentwicklung immer mehr über die Körperoberfläche vorragen und die *Bobretzky*, nachdem er Concretionen in ihnen gefunden hatte, als Urnieren deutet. Sie liegen bei *Nassa* relativ weit hinter dem hinteren Umbiegungsrand des Velums. (cf. Studien zur Entw. G. etc. pag. 125, 132, 134.) Bei *Fusus* liegen sie dem hinteren Velumrande direct an.

Bütschli macht nun die interessante Angabe, dass er bei *Lymnaeus* und *Planorbis* drei sehr grosse, unbewimperte Zellen am hinteren Umbiegungsrand des Velums fand.

Diese entsprechen der Lage nach den von ihm bei *Paludina*, von *Bobretzky* bei *Nassa*, *Fusus* und *Natica* gefundenen Urnieren und den von mir bei *Bithynia* gefundenen verdickten Stellen der *Ansa*e. Auch *Fol* sah die von *Bütschli* bei *Planorbis* und *Lymnaeus* beschriebenen Urnierzellen bei *Planorbis* genau und auch er hält sie für excretorisch, unter Umständen mit den längst bekannten weiter zurück liegenden Urnieren der Süsswasserpulmonaten in enger Verbindung stehend. (Dével. des Gastérop. pulmon.)

Rabl tritt *Bütschli* entgegen, was die Deutung der von letzterem Forscher bei *Planorbis* und *Lymnaeus* vorgefundenen grossen Zellen betrifft und bringt sie direct in Zusammenhang mit dem Velum. *Rabl* wird erst dann *Bütschli* und *Fol* gegenüber Recht behalten, wenn er die Richtigkeit seiner Ansicht durch Schnitte dargethan hat, die hier allein zum Ziele führen können. Ebenso weist *Rabl* *Bobretzky*'s Prosobranchier Urnieren zurück, indem er auch sie für einen Bestandtheil des Velums hält. *Bobretzky*'s Abbildungen sollen zu klein sein und die von ihm vorgefundenen Concremente sollen nichts beweisen. Was das erstere anbetrifft, so scheinen uns die Abbildungen in der Grösse völlig zu genügen, um die Concremente zu zeigen und da diese auf so kleinem Bilde schon so gross erscheinen, finden wir *Rabl* entgegen, dass der Grund, sie für Urnieren zu halten, ein sehr triftiger war.

Die Sache liegt nun nicht sehr einfach. Nach den Erfahrungen von *Bobretzky*, *Bütschli* und mir liegt auf jeder Seite der Prosobranchier-Embryonen ein Häufchen grosser Ectodermzellen, das bei *Paludina* und *Bithynia* mit Wimperöffnung nach aussen mündet. Nach *Bütschli* und *Fol* finden sich dieselben bei *Planorbis*. Ist dies richtig, so haben die Süsswasserpulmonaten zwei Organpaare, die als Urnieren zu deuten sind, ein vorderes und ein hinteres Paar;

letzteres mit der interessanten grossen Secretionszelle. Hat *Rabl* recht, dass die von *Bütschli* zuerst gefundenen grossen Zellen bei *Planorbis* und *Lymnaeus* zum Velum gehören, so sind wahrscheinlich die von *Bütschli* und mir bei *Paludina* und *Bithynia* gefundenen Organe den hintern Urnieren der Süsswasserpulmonaten homolog. Dies wird nun noch des weiteren zu untersuchen sein.

Speziell bei der *Bithynia* fand ich die weitere Complication, dass die Wimpern der Velarzellen zugleich als Urnieren funktionieren. Sie sind in der charakteristischen Form des zweireihigen Velums angeordnet, tragen Wimpern, wie mir Schnitte beweisen, sind aber zugleich blasig aufgetrieben und enthalten Concretionen, in einem gewissen Stadium dann die beiden seitlichen Organe. Diese Verschmelzung der beiden Functionen in ein Organ nöthigte mich, sie mit dem Namen *Ansa* (*Henkel*) zu bezeichnen und ich wählte mit Absicht eine vollständig neutrale Benennung, weil denn doch ihr Wesen noch nicht vollständig aufgeklärt erscheint. Ausser den *Ansa* fand ich kein Organ bei der *Bithynia*, das den hintern Urnieren der Süsswasserpulmonaten hätte entsprechen können und ich glaube kaum, dass ich es übersehen hätte, wenn es wirklich doch existirte.

• Nachdem nunmehr aus rein praktischen Rücksichten die ersten Entwicklungsstadien des Embryos und die *Ansa* abgehandelt sind, gehe ich jetzt zur Entwicklungsgeschichte der Leber und des Darmkanals über, womit auch die der äusseren Körperform eng verknüpft sein wird.

III. Entwicklungsgeschichte der Leber und des Darmkanals.

Wir haben oben gesehen, dass der Blastoporus sich völlig schliesst und so eine von Ectodermzellen umgebene, solide Entodermkugel zu Stande kommt. An einer Stelle, vielleicht an der ursprünglichen Schlusslinie des Blastoporus, ist die Ectodermshale stark verdickt (Fig 23 *ec*), und nun entstehen hier zwei grössere und zwei kleinere Buckel, zwischen denen eine trichterartige Vertiefung bleibt. Die kleineren sind die *Ansa*, von den grösseren ergiebt der eine den Fuss, der andere den Eingeweidenuclens mit der Schalendrüse. (Fig. 24 u. 25 *sdf, fs*). Das ganze Gebilde nannte ich die Pseudogastrula.

Eine wichtige Frage ist nun die nach der Orientirung des Embryos. Sobald die definitive Mundeinstülpung sich kundgibt, haben wir auch das vordere und das hintere Ende charakterisirt. Die verdickte Stelle (Fig. 23 *ec*, Fig. 24 und 25 *sdf* u. *fs*) müssen wir als die Bauchfläche der sich nunmehr bildenden *Trochosphaera* (*Bay-Lankester*, *Semper*) ansehen, wie sich besonders aus der Entwicklung des Nervensystems ergeben wird. Da dies aber nun um ein gutes später entsteht, während vor der Hand nur der Darmkanal mit der Leber sich bildet, würden wir einen Fehler begehen, wenn wir diese Ectodermverdickung jetzt schon dem Keimstreif der Annelidenlarve identificiren wollten.

Wir werden hinfort auf die Wucherungen des Ectoderms unser immerwährendes Augenmerk zu richten haben. In dieser Hinsicht war die *Bithynia* ein besonders günstiges Objekt; denn bei ihr kam der Erkennung der Ectodermwucherungen der glückliche Umstand zu Hilfe, dass sich stets die Kerne aus den lebhaft wuchernden Stellen heller färbten und zwei Kernkörperchen führen, statt eines einzigen, was sie vor anderen sofort auffallen liess. Ich versuchte meist, dies mit dem Stifte anzudeuten, obgleich die Deutlichkeit des gefärbten Bildes dadurch keineswegs genügend wiedergegeben wird. Es muss uns diese Auszeichnung lebhaft wuchernder Ectodermstellen um so wichtiger sein, als es sonst oft zweifelhaft bleiben könnte, ob an solchen Stellen das Ectoderm als einzellige geschlossene Schicht sich zeige oder nicht. Ueberdies werden wir sehen, dass in beliebigen Entwicklungsphasen an beliebigen Stellen kleine Ectodermwucherungen stattfinden zur Bildung von Bindegewebe, Muskel- und Drüsenzellen. Dies werde ich bei Gelegenheit der Besprechung der Keimblätter im letzten Abschnitte zu zeigen haben.

Ich habe des ferneren vor auszuschicken, dass ich erst dann von einer Wucherung des Ectoderms zu sprechen wagte, wenn auf Quer- und Längsschnittserien durch dasselbe Stadium das Verhältniss sich als richtig erwies.

Von vornherein schon darauf verzichtend, die Entwicklungsgeschichte des Darmkanals nur an lebenden oder conservirten ganzen Embryonen zu verfolgen, verliess ich mich auf Längs- und Querschnittserien, die ich combinirte und von denen ich einige hier ganz abbilde, um das Verhältniss der Organe dem Leser klar zu demon-

striren und ihm so leichter zu einem Urtheil über die Resultate zu verhelfen.

In den Fig. 24 u. 25 bemerken wir an der Stelle *vw* und *eein* eine lebhaftere Kernvermehrung. Diese nehme ich in Anspruch für die beginnende Darmbildung. Die in Fig. 24 noch runde Entodermkugel *en* hat im folgenden Stadium (Fig. 25) ihre Form insofern verändert, als ihre Unterfläche concav wurde, indem diese Einbuchtung der Ectodermeinstülpung *eein* folgte. Dadurch zerfällt der Entodermkörper jetzt schon in zwei Parthien, eine gegen die Schalendrüse schauende obere und hintere (den Embryo auf der Sohlenfläche des Fussfortsatzes stehend gedacht!) und eine gegen den Mund schauende vordere und untere (Fig. 25 *vent* und *hent*).

Mit vom verdriesslichsten, was mir in der vorliegenden Untersuchung begegnete, war, dass ich durch einen bösen Zufall die kurz auf das beschriebene folgenden Stadien nicht unter das Messer bekam und der folgende Embryo schon die Grösse hatte, wie Fig. 43 als Mittelschnitt sie versinnlicht. Der Grund lag darin, dass ich, eifrig mit der Untersuchung des Nervensystems beschäftigt, die erste Entwicklung des Darmkanals längere Zeit bei Seite schob und erst dranging, als das Material schon seltener wurde. Uebrigens ist der Unterschied in der Grösse zwischen den Fig. 25 und 43 nicht so bedeutend, dass Zwischenstadien lebend leicht hätten erkannt werden können. Mit Hilfe des beigegebenen Maasstabes (Fig. 124) wird man sich von der relativ geringen Zunahme des Körperdurchmessers überzeugen können. Es gibt ferner meinen weiteren Angaben noch dieser Umstand eine festere Basis, dass der Entodermsack — denn ein solcher ist die Entodermkugel nun geworden — mit der Höhlung des Mitteldarms noch in keiner Verbindung steht.

Wir wollen jetzt die weiteren Entwicklungsvorgänge an Hand einer Längs- und Querschnittserie durch dieses Stadium eingehender betrachten.

Um das Verhältniss der Leber und des Darmkanals zu erfahren, wollen wir uns zunächst die aufeinanderfolgenden Schnitte 39—43 näher ansehen, die von der rechten nach linken Seite des Embryos laufen. Schnitt 39 ist ein Flachschnitt, der die rechte Ansa (*r A*) zeigt und kundgibt, dass an der rechten Seitenwand des Embryos keinerlei Oeffnung existirt. Wichtigeres zeigt uns der folgende

Schnitt (40). Bei *ecmd* sehen wir lebhaftere Wucherung des Ectoderms, von welcher Stelle sich ein dichter Strang von Kernen nach unten und vorn (*ecvd*) und nach oben und innen fortzieht, wo dann die Kerne sich um einen Hohlraum gruppieren (*md*), der gegen aussen blind endet, wie Fig. 39 zeigte und dessen Wandung seitlich in das lebhaft wuchernde Ectoderm übergeht. Auf dem folgenden, bei *xz* zerrissenen, sonst aber wohl brauchbaren Schnitte (41) sehen wir die Stelle *ecmd* in lebhafter Wucherung. Der Kernstrang *ecvd* ist deutlich und fällt besonders an den gefärbten Schnitten sehr in die Augen.

Um das Verhältniss des Darmkanals und der Leber in diesem Stadium der Entwicklung möglichst klar zu machen, gehe ich zunächst an den Schnitt 43, der uns das Verhältniss des Entoderms deutlich macht. Die in Fig. 24 u. 25 noch solide Entodermmasse *en* hat nunmehr einen Hohlraum gewonnen (Fig. 43 *enh*), der aber noch allseitig geschlossen ist. Fig. 41 *ren* zeigt uns seine rechte, undurchbohrte Wandung. Diesem Entodermsack sehen wir in Fig. 43 *hent* einen soliden Fortsatz ansitzen. Er entspricht demselben Fortsatz *hent* der Entodermmasse *en* der Fig. 25. Die rechte Seitenwand des Fortsatzes *hent* sehen wir in Fig. 41 mit *rwh* und *rwh₁* bezeichnet. Die mit *rwh₁* bezeichnete Stelle der Aussenwand des Entodermfortsatzes ist nicht unmittelbar von Kernen des Ectoderms bedeckt, wie die Stelle *rwh*, sondern dieselben gruppieren sich um diese Stelle (*rwh₁*) in Form eines unregelmässigen, nicht geschlossenen Kreisbogens (Fig. 41, *md*), so dass auf Schnitt 41 die Stelle *rwh₁* völlig bloß liegt. Betrachten wir den Schnitt 40, welcher etwas mehr nach der rechten Seite des Embryos zu liegt, so sehen wir an Stelle des ziemlich geräumigen Kreisbogens (Fig. 41 *md*) nur noch eine kleine Spalte (Fig. 40 *md*) und diese endet blind gegen die äussere Ectoderm-lage, wie Fig. 39 zeigt. Der so von Ectodermzellen umgebene und der rechten Aussenwand des Entodermsackfortsatzes (Fig. 41 *rwh₁*) mit relativ breiter Basis aufsitzende, gegen aussen rechts aber rasch sich verschmälernde Hohlraum zeigt ungefähr die Form eines Hohlkegels, dessen Basis nach innen und dessen Spitze nach aussen schaut. Ich werde ihn hinfort kurz den Ectodermhohlkegel nennen. Fig. 41 zeigt nunmehr, dass dieser Ectodermhohlkegel dem Entodermfortsatz nur an der Stelle aufsitzt, wo der letztere dem Entodermsack ansitzt (Fig. 43 *stl*). Wir sehen an dieser Stelle eine ziemlich

lebhaftere Kernvermehrung der Entodermzellen. An der unteren Stelle des auf Schnitt 40 u. 41 mit *ecvd* bezeichneten Kernstranges liegt, wie Fig. 42 *os* zeigt, die schön ausgebildete Mundeinstülpung, aussen mit Wimpern besetzt. Sie zeigt in der Richtung der Fusspitze einen Fortsatz, die Zungenscheide (Fig. 43 *zns*). Senkrecht darauf sieht ein zweiter Fortsatz nach oben, der Beginn des Vorderdarms (Fig. 43 *vda*).

Indem ich diese Serie beschrieb, hatte ich in etwas vorgegriffen. Der in Querschnitte zerlegte Embryo 26 — 31 zeigt ein etwas jüngeres Stadium; aber um die Verhältnisse des Darmkanals zu demonstrieren, sind Querschnitte weit weniger instructiv, als Längsschnitte. Ich konnte in diesem Stadium noch keinen Ectodermhohlkegel finden und die mediane Ectodermwucherung *ecmd* (40 u. 41) fiel auf den letzten Flachschnitt (Fig. 31). Ich bildete diese Schnitte ab zur Demonstration der Schalendrüse, der Ansaе und der später zu betrachtenden Sinnesplatten.

Von einem nur wenig späteren Stadium, als dem in Fig. 39 — 43 repräsentirten, bilde ich in Fig. 44 einen Schnitt ab, der in der Lage ungefähr dem Schnitt 41 correspondirt, nur fiel er insofern etwas schräg, als noch ein Stück der Mundeinstülpung getroffen wurde. Er zeigt, dass der Kernstrang *ecvd* (Fig. 40 u. 41), der zuvor noch keine präcise Form hatte, zu einem soliden Cylinder wird, der unten an die Mundeinstülpung, oben an die Stelle sich inseriert, wo der Ectodermkegel dem Entodermsack aufsitzt. Er wird zum Vorderdarm, der Ectodermkegel zum Mitteldarm, seine nach aussen schauende, ins Ectoderm sich verlierende Spitze zum Enddarm.

Schon in Fig. 43 sehen wir an der Stelle *stl*, wo vom geschlossenen Entodermsack ein solider Fortsatz nach hinten geht, lebhaftere Kernvermehrung stattfinden. Diese führt zu einer Theilung des vordern Stückes vom hintern.

Es erschien mir unnöthig, Zwischenstadien abzubilden, und ich gehe gleich zur Beschreibung des in den Fig. 45 — 49 in Längsschnitte zerlegten Embryos über, dessen innere Organe sich im Verhältniss zu seinem relativ grossen Volumen noch sehr wenig verändert haben. Auch diese Serie ist von rechts nach links geschnitten. Der äusserste Schnitt rechts sagte nur aus, dass der Enddarm noch nicht durchgebrochen war, was übrigens erst beim Ausschlüpfen des

Embryos aus dem Eie zu geschehen scheint. Der zweite Schnitt (Fig. 45) zeigt uns den sehr kurzen Enddarm *hd*, die Aussenwand des Mitteldarms *md* und den unten noch soliden, oben vom Mitteldarm aus bis zur Stelle *aus* schon durchbohrten Vorderdarm *vd*. Der vordere Entodermsack *rlw* zeigt seine rechte Wandung. Auf dem Schnitt 46 *md* sehen wir die Höhlung des Mitteldarms und ausser der Wandung des vorderen Entodermsackes auch die des hinteren (Fig. 46 *rhLlw*), ursprünglich soliden, jetzt aber, wie Fig. 47 *hLl* zeigt, schon ausgehöhlten Entodermfortsatzes. Das Bild Fig. 47 lässt nun auch aufs klarste erkennen, dass der vordere Entodermsack *vLl* zum vorderen, der hintere *hLl* zum hinteren Leberlappen wird. Beide münden in den Mitteldarm. Der Schnitt Fig. 48 zeigt noch die Seitenwand des hinteren Leberlappens (*lhLlw*) und noch die Höhlung des vorderen (*vLl*), ebenso die MundEinstülpung (*os*). Auf dem letzten Schnitt ist auch die Seitenwand des vorderen Lappens (Fig. 49 *lvLlw*) getroffen.

Wir sehen also auf klare Weise die Leber aus den unteren Zellen der Keimkugel (Fig. 21 *en*) hervorgehen, die sich zur Gastrula einstülpten, (22 *en*), dann in der Pseudokeimkugel eine solide Kugel bildeten (Fig. 23 *en*), in der Pseudogastrula eine Einschnürung erhielten (Fig. 25 *en*). So bildeten sich zwei ungleiche Theile, oder besser eine Entodermkugel mit einem gegen hinten schauenden kleinen Fortsatz. Letzterer blieb noch solid, während der vordere Theil schon inwendig hohl und mit Flüssigkeit erfüllt war. Dann Trennung beider, Aushöhlung nun auch des hinteren Fortsatzes und Einmündung in den aus dem Ectoderm gebildeten Mitteldarm. Ueberall setzten sich die Leberzellen von denen des Darms aufs schärfste ab. Der gesammte Darmkanal legte sich aus dem Ectoderm an, während der Entodermsack noch allseitig geschlossen war.

Es kommt auch öfters vor, dass die beiden Leberlappen sich nicht ganz und gar von einander trennen, sondern dass sie mit ihrer, dem Mitteldarm entgegengesetzten Wand zusammenhängen bleiben, sodass sie einen einzigen wurstförmigen Sack bilden, der an einer Stelle in den Mitteldarm sich öffnet. Ob an der Uebergangsstelle der Lebersack- und Mitteldarmwand, wenigstens bei Gelegenheit der Abschnürung der beiden Leberlappen von einander, ectodermale und entodermale Elemente sich mischen und somit doch ein kleines Stück

Mitteldarm vom Entoderm gebildet werden könnte, vermag ich nicht zu entscheiden, halte aber die Sache für unwesentlich.

Ich will nun die weitere Entwicklung des Darmkanals im Zusammenhang vorführen. Ein sicheres Bild von den nun folgenden Verlagerungen dieses Organs können wir wieder nur mit Hilfe von Quer- und Längsschnitten bekommen. Dies wurde mir zur mühevollen Arbeit und erforderte viele Geduld.

In den Fig. 50 — 58 gebe ich acht aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein wenig späteres Stadium, als das oben besprochene. Da die Schnitte von vorn nach hinten gelegt wurden, so ist im Bilde links, was im Thiere selbst rechts ist. Schon aus Fig. 47 ist ersichtlich, dass der vordere Leberlappen sehr weit nach vorne reicht. Rechts neben ihm läuft der Vorderdarm nach hinten (Fig. 45 *vd*), um am hinteren Ende des Lappens mit dem Mitteldarm sich zu verbinden. So finden wir denn in Fig. 50 den vorderen Leberlappen *vLl* quer geschnitten und ihm zur rechten Seite den schon durchbohrten Vorderdarm *vd*. Da sein Lumen äusserst eng ist und er auf Querschnitten bei seinem Zuge nach hinten und oben oft flachgetroffen wurde, gab er zu mannigfachen Täuschungen über Ectodermwucherungen etc. Anlass. Hatte ich doch zu Anfang immer erwartet, ihn vom Mund aus direct in den für den Mitteldarm gehaltenen vorderen Leberlappen mündend zu finden. Auf Schnitt 51 u. 52 sehen wir noch beide Lumina (*vLl* und *vd*) neben einander. Bei 53 ist das hintere Ende des vorderen Leberlappens erreicht und der Vorderdarm tritt hier mit dem Leberlappen in den auf Schnitt 54 getroffenen Mitteldarm *md*, welcher etwas geronnenen Schleim enthielt. Indem er durch Schnitt 55 u. 56 läuft, öffnet sich im folgenden Schnitt (57) der hintere Leberlappen in ihn (*hLl*), dessen vordere Wand im Schnitt 56 (*hLl*), die hintere in 58 (*hLl*) getroffen wurde. In Schnitt 58 sehen wir den Mitteldarm in den Enddarm sich rasch verengern, welcher dann nach rechts und hinten an das Ectoderm tritt (58, *hd*). Da auffallenderweise mehrfach der gänzliche Abschluss des Enddarmes gegen das Ectoderm betont wurde, will ich nur bemerken, dass nichts klarer ist, als die völlige Verschmelzung seiner Spitze mit den Zellen des Ectoderms, welches an dieser Stelle eine sofort kenntliche Wucherung nach innen bildet, aus welcher der Enddarm hervorgeht und die zugleich zahlreiche Muskelzellen liefert, was später noch eingehender besprochen werden soll. Die-

selbe Ectodermwucherung zur Bildung des Enddarms ist auf Schnitt 60 deutlich zu sehen, bei dem die rechte Seite des Bildes auch derselben des Thieres entspricht, da von hinten nach vorn geschnitten wurde (Fig. 60 *hd*). Der Embryo ist ein wenig älter, als der Fig. 50—58 abgebildete. Zu bemerken ist noch, dass der hintere Leberlappen (Fig. 57, *hLl*) hinten links liegt und gegen vorne zu nach rechts in den Mitteldarm ausmündet. In einem frühern Stadium (Fig. 47 *hLl*) lag er noch in der medianen und mündete direkt von hinten nach vorne.

Um das weitere Schicksal des Darmes und der Leber zu erfahren, gehen wir gleich zu einem ziemlich bedeutend weiter vorgeschrittenen Stadium, da die Beschreibung mittlerer Stadien nur unnöthig aufhalten würde. Ich habe es auch auf vielen, anderen Verhältnissen gewidmeten Zeichnungen unterlassen, Leber und Darm genauer auszuführen, da dies zu nichts genützt hätte. Gehen wir die Längsschnitte eines späteren Stadiums durch, in welchem sich durch Ueberwölbung des Mantels von der linken und hintern Seite her schon eine Kiemenhöhle gebildet hat, so erfahren wir folgendes:

Die Serie von Längsschnitten, wie ich eine solche dem Leser in den Fig. 106—112 vor Augen führe, ist von der linken nach der rechten Seite gelegt und der erste brauchbare Schnitt (Fig. 106) zeigt uns die linke Seitenwand des vorderen Leberlappens *vLl* angeschnitten, sowie die des Mitteldarms *md*. Auf dem folgenden Schnitte zeigt sich schon die Höhlung von *vLl* angeschnitten, sowie die des Mitteldarms *md*. Die Höhlung des vorderen Leberlappens finden wir ganz getroffen in Fig. 108 (*vLl*), wo zugleich seine Einmündung in den Mitteldarm *md* erfolgt, dessen Höhlung sich hier in ihrer ganzen Ausdehnung zeigt. In dieser Figur ist nun auch die Mundeinstülpung mit der Zungenscheide zu sehen. Die Mundöffnung (*os*) ist mit sehr zierlichen, stark wimpernden Zellen besetzt. Der Fundus der Zungenscheide (*zns*) bildet eine Hohlkugel, von der ein enger Ausführungsgang im rechten Winkel abbiegt und senkrecht nach oben läuft, um in die Mundhöhle einzumünden. In diesem Stadium ist in ihr noch keine beginnende Radulabildung zu constatiren.

Ich möchte besonders darauf hinweisen, wie weit der zungenförmige Leberlappen *vLl* nach vorne reicht. Wir treffen ihn so bei Querschnittserien schon auf den ersten Schnitten. Vorn ist er etwas kolbenförmig aufgetrieben. An der Stelle *hd* des Mitteldarms

(Fig. 108) geht wie Fig. 109 *hd* zeigt, der Enddarm ab. Dem zungenförmigen Leberlappen *vLl* auf der rechten Seite dicht anliegend läuft der Vorderdarm von der Mundhöhle zum Mitteldarm, wie der für dies Verhältniss sehr günstig getroffene Schnitt 109 (*vd*) demonstirt. Er öffnet sich in den Mitteldarm genau oberhalb der Einmündung des vorderen Leberlappens *vLl*. In Fig. 108 ist die Stelle mit *vd* bezeichnet. Den Einmündungen des Vorderdarms und des vorderen Leberlappens gegenüber sehen wir nun den hinteren Leberlappen *hLl* einmünden (Fig. 109—112), der sich von seiner Einmündungsstelle (Fig. 109 *hLl*) etwas nach hinten rechts und oben zieht. Seine Achse bildet zu der des vorderen Leberlappens *vLl* einen stumpfen Winkel. Die beiden Schenkel dieses Winkels sind nach oben, die Spitze gegen unten zu gerichtet. Vom vorderen Lappen läuft nun auch ein kleiner Fortsatz dem hinteren Leberlappen parallel laufend nach der rechten Seite des Embryos; er ist aber unbedeutend (Fig. 110 u. 111 *vLl*). Der Enddarm hat in diesem Stadium einen eigenthümlichen Verlauf. Von der Einmündung des Vorderdarms in den, nur die Fortsetzung des Enddarms bildenden Mitteldarm, läuft er in einem Bogen zuerst direkt nach der linken Seite des Embryos und dann senkrecht nach oben, um dann nach der rechten Seite des Embryos zu ziehen und am Ectoderm zu endigen.

Ueber die Bezeichnung Mitteldarm sind noch einige Worte zu sagen. Ich bezeichnete bis jetzt dasjenige Darmstück damit, wo die beiden Leberlappen einmünden. Bei jüngeren Embryonen war diese Bezeichnung brauchbar, weil diese Darmstelle relativ gross erschien. Dies ist bei älteren nicht mehr der Fall. Die Entfernung der Leberlappeneinmündungsstellen ist im weiteren Wachsthum des Embryos fast = 0, so dass es später erscheint, als mündeten beide Lappen an der gleichen Darmstelle. Von dieser Stelle an aber weitet sich der Enddarm stark aus und sein weitestes Stück bildet später den nach der linken Seite des Embryos laufenden Theil des von ihm gebildeten Bogens. Gegen seine Ausmündungsstelle verengert sich dann der Enddarm immer mehr. Seine bauchig aufgetriebene Stelle wird zum späteren Magen des Thieres.

Haben wir nun so auf Längsschnitten die jetzige Form des Darmkanals und der Leber erfahren, so werden uns auch Querschnitte leichter verständlich werden. Da ich mir denke, dass eine

kurze Beschreibung einer solchen Serie einem späteren Bearbeiter dieses Gebietes die Orientirung der Schnitte erleichtern dürfte, halte ich es nicht für unnöthig, eine solche durch einen nur um wenig jüngeren Embryo, als der eben beschriebene, kurz durchzusprechen. Dazu kommt noch ein anderer Grund, den ich bald erwähnen werde.

Wir haben eine solche Querschnittsserie in den Fig. 93—105 vor uns. In Fig. 119 tab. VII ist die Richtung angegeben, in welcher die Schnitte fielen.

In Fig. 93 sehen wir in *vLl* den vorderen Leberlappen, in *vd* den die Mundhöhle verlassenden Vorderdarm, in *hd* den im Mantel von hinten nach vorn und unten rechts ziehenden Enddarm. Dies geht auf den folgenden Schnitten so weiter. Schnitt 94 zeigt uns die Mündungsstelle der Zungenscheide in die Mundhöhle (*zns*). Der senkrecht nach unten laufende Abschnitt der Zungenscheide liegt in der Dicke des Schnittes 95 selbst; in *zns* sehen wir die Oeffnung derselben in die Endblase (Fig. 96 u. 97 *zns*). Die Schnitte 98 u. 99 zeigen uns den nach der rechten Seite des Embryos laufenden Fortsatz des Leberlappens *vLl*. (Vgl. Fig. 110 u. 111 *vLl*). Seine hintere Wandung ist mit der des hinteren Leberlappens (Fig. 101 bis 104 *hLl*) verschmolzen oder beide liegen sich doch so an, dass sie auf einem Querschnitte nicht auseinander zu halten waren.

Ich habe aus dem folgenden, ferneren Grund diesen Embryo zur Beschreibung der Darmverhältnisse gewählt, weil sich hier die Abweichung kund gibt, welche schon oben erwähnt wurde, dass sich ursprünglich der hintere Leberlappen vom vorderen gar nicht völlig loslöste, sondern mit dem vorderen zusammen einen einzigen Lebersack bildet, der sich mit einer im gegenwärtigen Stadium sehr grossen Oeffnung in den Mitteldarm öffnet. Wir könnten auf Schnitt 100 die Stelle *vLl* als die Einmündung des vorderen Leberlappens betrachten und das auf den Schnitten 101—104 mit *hLl* bezeichnete Lumen als den Hohlraum des hinteren Leberlappens. Wir sehen, wie die ihn umschliessenden Entodermzellen in die des vorderen Leberlappens direkt übergehen. Von zwei Leberlappen kann also hier eigentlich nicht gesprochen werden. Der Enddarm ist jeweilen mit *hd* bezeichnet. Wir sehen wie sein Lumen immer weiter wird, je mehr er sich der Einmündung der Leber nähert.

Betrachten wir nun das Schicksal der Leber und des Darmes im Zusammenhang.

Was zunächst die Leber betrifft, so sahen wir, dass sie der direkte Abkömmling des Entoderms ist; ihre Zellen bewahren während des ganzen Embryonallebens den Charakter der ächten Entodermzellen, welche durch die *Föl'schen* Deutolecithtropfen ausgezeichnet sind. Auf diese möchte ich die Aufmerksamkeit des Lesers hinlenken. Sie werden nämlich mit dem Wachstum der Leberzellen selbst immer grösser, und indem sie allmählig den gesammten Raum der Zelle erfüllen, drängen sie den Kern und das Protoplasma gegen die Aussenwand. Ferner: je mehr sie sich in den Zellen anhäufen, um so mehr schleimartige Substanz sammelt sich in dem vom Lebersack umschlossenen Hohlraum an. Um diese Substanz herum sammeln sich genau dieselben Tröpfchen an, wie sie in den Zellen sich zeigen und verschmelzen allmählig mit ihr.

Betrachten wir Fig. 32, so sehen wir im Innern des noch allseitig geschlossenen Lebersacks solchen Schleim mit um und in ihm liegenden ganz ebensolchen Tröpfchen wie wir sie in dem Entoderm des Embryos bemerken. Sie können nur den Entodermzellen selbst entstammen, da ja dieses überall geschlossen ist. So fand ich es auch noch bei anderen Embryonen dieses Alters. Dasselbe zeigt sich in späteren Stadien; so möchte ich auf die Fig. 82, 83, 84 *vLl*, 104 *hLl*, 109, 110, 111 *vLl* hinweisen. Sehr deutlich wurde diese Ausscheidung in noch späteren Stadien, wie ich eines in dem Schnitt 113 repräsentiere. Hier erscheinen die höchst grossen und regelmässig gebauten Leberzellen von solchen Tropfen, die wie zierliche Kugeln aussehen, ganz erfüllt. An ihrer Spitze sitzen ganz gleiche, welche von den nachfolgenden gegen die Mitte der Höhlung gedrängt werden und dort zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen. Durch die Coagulation scheint diese Masse sich leicht contrahirt zu haben, so dass man ganz deutlich die Eindrücke sieht, welche die ihr direkt anliegenden Tröpfchen an ihrer Oberfläche zurückgelassen haben.

Was den Kern und das Protoplasma der Entodermzellen betrifft, so liegt der erstere anfänglich fast im Centrum der Zelle und das Protoplasma füllt sie ganz aus. (Vgl. Fig. 22 *en*, 47 *vLl*). Dies ändert sich mit dem massenhafteren Auftreten der Deutolecithtropfen; Kern und Plasma werden dem äusseren Zellrande zugedrängt; das letztere übrigens erst nach dem Kern. (Vgl. Fig. 81, 82, 83 u. a.) Ist auch das Protoplasma an den Rand gedrängt, so bekommen wir das Bild der Fig. 113, wo der grösste Raum der Zelle von den

Tropfen erfüllt ist und der Kern in einer Ecke der Aussenwand der Zelle im Protoplasma liegt (Fig. 113 *prot* und *kr*).

Es kann nun nach dem Angegebenen kaum zweifelhaft erscheinen, dass jene Tropfen ein Secret der schon von früh an functionirenden Leberzellen sind. Da sie schon in den Entodermzellen der Keimkugel vorhanden sind, brauchten diese somit ihre Natur gar nicht zu verändern, um zu Leberzellen zu werden. Das Material zu ihrem Wachsthum und zur Bildung dieser Tropfen nahmen sie durch das Ectoderm des Embryos aus dem denselben umgebenden Eiweiss auf. Nachdem wir den ganzen Darm aus dem Ectoderm haben entstehen sehen, hat diese Ernährung nichts auffallendes mehr. Fehlte das äussere Nahrungseiweiss völlig, wie bei der *Valvata* u. a., so war es von Anfang in die Entoderm- oder Leberzellen selbst gelegt.

Die beiden Leberlappen, die anfangs fast kuglig waren, strecken sich mit dem Wachsthum des Embryos sehr in die Länge und werden nicht nur relativ, sondern auch absolut immer schmäler, wie sich aus der Vergleichung der beigegebenen Figuren leicht ergibt. Während ferner der vordere Lappen anfangs bis zum Nervensystem reichte, kommt er später durch das Auswachsen des Kopftheils sehr zurück zu liegen. —

Wir kommen nun zu einem schwierigen Abschnitte, nämlich der Klarlegung der im Lauf der individuellen Entwicklung vollführten Darm- und Körperwindung des Embryos. Dabei fassen wir zunächst allein den Darm ins Auge. Wie schon oben bemerkt, gelang es mir nicht, die Entwicklung des Darms auf eine völlige mediane bauchständige Lage zurückzuführen; aber die Annahme einer solchen Entstehung ist immerhin gerechtfertigt in Anbetracht, dass eine mediane Wucherung der Pseudogastrula und die Thatsache zu constatiren war, dass der Darm in der That allmählig von rechts unten nach oben und links rückt, wobei er dann eine Schleife bildet, die besondere Eigenschaften zeigt. Zudem dürfen wir nicht erwarten, schon in der medianen Lage einen ausgebildeten, d. h. mit einem Lumen versehenen Darm zu finden. Dieses tritt erst viel später auf. Es kann sich nur um eine Anhäufung ectodermaler Zellen handeln, die entweder an der linken oder der rechten Seite der Entodermkugel nach oben drängt. Dann tritt in ihr ein Hohlraum auf, der nach vorn und hinten ziemlich rasch fortschreitet. So bekommen wir dann

das in Fig. 45 dargestellte Resultat: einen vorn und hinten befestigten, in der Mitte ausgeweiteten, im stumpfen Winkel gebogenen Schlauch. Beide Enden schauen nach entgegengesetzter Richtung. Da der Schlauch mit Flüssigkeit erfüllt ist, ist er auch als solider Strang zu betrachten. Die weitere Entwicklung ergibt nun, dass die, die beiden Enden verbindende Ectodermwand des Embryos nicht mit gleicher Raschheit in die Länge wächst, wie der an ihr mit seinen beiden Enden befestigte Zellenstrang (Darm) oder, anders ausgedrückt, die beiden Enden des Darms nähern sich relativ einander. So kommt es, dass der Darm zwischen seinen Anheftungspunkten die schon oben in ihrer Lage beschriebene Schleife bildet, deren Fundus an die linke Seite des Embryos, ganz ans Ectoderm zu liegen kommt und zugleich sich ziemlich stark ausweitet. Mit dieser Schleifenbildung ist noch ein anderes wichtiges Phänomen verbunden: der Vorderdarm macht eine Drehung nach der linken Seite des Embryos, der Hinterdarm nach der rechten. Der Drehung des Vorderdarms folgen die Leberlappen, ja dieser Drehung folgt der gesammte Eingeweidenuclens mit allen seinen Organen.

, Diese Drehung lässt sich auf eine höchst einfache Weise mechanisch erklären. Wir brauchen dazu nichts anderes, als einen elastischen Schlauch, besser aber einen soliden elastischen Strang. Wollen wir mit einem solchen den beschriebenen Wachstumsvorgang nachahmen, so bezeichnen wir an ihm durch zwei parallele Striche eine dorsale und eine ventrale Linie. Sein gleichmässiges Weiterwachsen bei Fixirung seiner beiden Enden ahmen wir dadurch nach, dass wir seine Enden anfassen und, ohne die Hände aus ihrer gegenseitigen Lage durch Seitwärtsdrehen etc. zu bringen, nähern wir sie langsam einander. Anfangs wird der Strang einen Bogen bilden, dessen dorsale Linie (denn so will ich hinfort die obere nennen) einen Druck nach unten, dessen ventrale einen ebensolchen nach oben ausübt. Nähern wir die Enden einander noch mehr, so wird die so erzielte Spannung erhöht, und es bildet sich in einem Augenblicke eine Schleife, welche durch die Ausgleichung dieser Spannung zu Stande kam. Es ist Zufall, ob die Schleife nach der linken oder der rechten Seite hin entsteht. Die Schleife selbst hat nun die auf Fig. 117 tab. V dargestellten Eigenschaften. Die rothe Linie stellt die dorsale, die blaue die ventrale Linie des

Stranges dar. Jede vollführt nun bei der Bildung der Schleife eine Drehung von 180° und so werden die oben erwähnten Spannungen aufgehoben. Während beim einfachen Bogen die von jeder Linie durchlaufene Distanz ungleich gross war, ist sie jetzt gleich gross, in Folge dieser Drehung. Nennen wir das Ende *a* das vordere und das Ende *b* das hintere (Fig. 117), ferner die hier dargestellte Schleife eine rechtsgewundene Schleife, so dreht sich die dorsale Linie bei *a* um 180° nach links hinunter, während dieselbe bei *b* sich um 180° nach rechts hinunter dreht. Die ventrale läuft bei *a* um 180° rechts hinauf, bei *b* um 180° links hinauf, und ihnen parallel alle anderen Linien. Ich fasse den Satz so: Ein gleichmässig in die Länge wachsender elastischer Strang wird, wenn seine beiden Endpunkte fixirt sind, durch Drehung um 180° eine Schleife bilden, bei welcher Spannungen ausgeglichen sind, die ohne eine solche entstanden wären. Ich will dieses Gesetz das Torsionsgesetz nennen und wir werden sehen, dass durch dasselbe nicht nur die Körperform der Schnecken mit der Umlagerung ihrer Organe sich auf einfache, ich möchte sagen, mechanische Weise erklären lässt, sondern noch einige Erscheinungen an Organen aus anderen Thiergruppen, die mit den Schnecken absolut nichts zu thun haben. Ich wage es auszusprechen, dass bei Kenntniss des ursprünglichen Entstehungsortes der Organe in der noch ungedrehten Gastropodenlarve die Umlagerung derselben a priori auf dem Papier construirt werden kann, weil dieselbe mit mechanischer Nothwendigkeit erfolgen muss. Ich werde bei der Entwicklung der einzelnen Organe auf dieses Torsionsgesetz jeweilen zurückkommen müssen. Für jetzt haben wir nur den Darmkanal abzuhandeln und einen Blick auf die äussere Form zu werfen.

Den Körper der Schleife selbst bildet der ausgeweitete Theil des Enddarms, der zum späteren Magen wird. Der Vorderdarm, dessen hinteres Ende die Einmündung der beiden Leberlappen bezeichnet, ist gleich zu Anfang erheblich länger, als der Enddarm. Er dreht sich und mit ihm die beiden Leberlappen und zwar folgender Gestalt: Während der Darm beim Beginn der Torsion erst einen leichten Bogen nach vorn bildet (Fig. 45), mündet der vordere Leberlappen beinahe direkt von vorn nach hinten in ihn ein und umkehrt der hintere Lappen von hinten nach vorn (Fig. 47). Beschreibt nun der Darm die nach obigem Gesetz zu fordernde

Schleife, so müssen in der Folge die beiden Leberlappen sich so drehen, dass ihre Einmündung nunmehr von unten erfolgt und während sie ursprünglich seitlich und über dem Vorderdarm lagen, muss ihre Einmündungstelle jetzt unter den Darm zu liegen kommen. Sie selbst verlieren ihre ursprüngliche kugelige Gestalt und werden zu zungenförmigen Lappen, deren ihrer Ausmündungsstelle entgegengesetzte Enden ihre ursprüngliche Lage beibehalten und deren Körper sich um den unterdessen in die Länge gewachsenen Vorderdarm nach links und unten herumwenden und in dieser Lage in den in gleichem Sinn gedrehten Darm einmünden. Man vergleiche, um sich diese Umlagerung klar zu machen, Fig. 45—47, welche die Lage des Darmkanals rechts vom Embryo und die der Leberlappen klar zeigt, mit den Fig. 106—110, welche uns zunächst zeigen, dass der Mitteldarm (*md*) von der rechten Seite vollständig zur linken übergelagert ist. Sein Vorderende, das ursprünglich die Einmündung der Leberlappen von oben und links aus aufnahm, hat sich nach links und unten gewendet, so dass jetzt der Lappen *vLl* ganz zu unterst und völlig median in die eine weite Höhlung bildende Mitteldarmschleife eintritt. (Fig. 108 *vLl*). Ferner lässt sich aus den beigegebenen Abbildungen leicht erkennen, dass der vordere Leberlappen *vLl* eine Windung bildet, die vorn median über der Mundhöhle beginnt (Fig. 109 *vLl*), dann links seitlich vom Vorderdarm nach unten zieht (Fig. 108 *vLl*), um median unterhalb des Vorderdarms einzumünden. Dass dieser jetzt über dem Leberlappen liegt an seinem hinteren Ende, sehen wir aus Fig. 108, wo seine linke Wand getroffen ist (*vd*) und 109. Auch der hintere Leberlappen wird etwas zungenförmig ausgezogen. Seine Achse, die ursprünglich von hinten nach vorn lief, geht jetzt von hinten nach vorn und links zu und mündet dem vorderen Lappen gegenüber. Fig. 109 bis 111 *hLl*).

Durch das Wachsthum des gesammten Darms in die Länge bei mit seinem Längenwachsthum nicht Schritt haltender Entfernung seiner beiden an das Ectoderm fixirten Enden kommt es, dass, während der Anus dem Mund ursprünglich entgegengesetzt war, er sich demselben relativ nähert und der Enddarm sich nach vorn und etwas nach rechts aussen richtet. Dies hat seine Ursache im Verhalten der ganzen Körperform, das wir jetzt näher ins Auge fassen wollen.

Wir haben gesehen, dass in Folge der Schleifenbildung der weitaus grössere Theil. des Darms mit den Leberlappen eine Drehung nach links unten macht. Dieser Drehung nach links folgt der gesammte Körper des Embryos. So wird zunächst die Schalendrüse nach links verlagert. Dies schon zu einer frühen Zeit, wo erst das anfänglichste zur Bildung der Schleife geschehen war. Am Embryo Fig. 25 sehen wir bei *sdw* eine Zellenwucherung, aus der die Schalendrüse wird oder an deren Stelle sie doch entsteht, für welche Ansicht ich schon oben die Gründe entwickelte. Eine fernere Zellenwucherung findet bei *eccein* statt, welche doch wohl das erste Material zur Bildung des Darmkanals abgeben wird. Nehmen wir nun an, dass die Entodermkugel oben und die stark verdickte Ectodermschale unten diesen nach innen wuchernden und zweifelsohne einen gewissen Druck auf die umgebenden Organe ausübenden Zellen mehr Widerstand entgegensetzen, als die von einer dünnen Ectodermschicht gebildeten Seitenwände des Embryos; nehmen wir ferner an, dass die Entodermkugel nicht eine mathematisch runde sei, sondern auf einer Seite mehr Raum lasse, als auf der andern, so werden die von unten einwuchernden Zellen sich in diesen Raum eindringen und allmählig auch die immer in die Länge wachsende und sich aushöhlende Entodermkugel gewissermassen zur Seite schieben oder besser die eine Seite des Embryos (bei den rechtsgewundenen Schnecken die rechte und umgekehrt) auftreiben, wodurch dann der Längendurchmesser der rechten Seite grösser, als der der linken erscheinen und so nothwendiger Weise die Schalendrüse auch auf die linke Seite zu liegen kommen muss.

Ich sprach schon oben mein Bedauern darüber aus, dass das Material bereits auf die Neige ging, als ich an die allererste Entwicklung des Darmkanals treten konnte. So ist auch die vorgelegene Ansicht nur eine durch die hier beigegebenen Abbildungen schwach zu stützende Hypothese. Die Serie Fig. 26—31 kann nicht beigezogen werden, da zwei Schnitte (28 u. 29) an doch immerhin wichtigen Stellen zerrissen sind. Besser sind die drei aufeinanderfolgenden Schnitte 32—34 durch einen nur wenig älteren Embryo zu brauchen. Wir sehen hier den Entodermsack *en* stark nach der linken Seite gedrängt (Fig. 33 u. 34) und an seiner rechten Seite eine bedeutende Ectodermzellenanhäufung (*ec*). Dabei ist die Schalendrüse noch mehr nach der linken Seite verrückt, als beim vorigen

Embryo. Von jetzt ab tritt die Höhle des Mitteldarmes auf und die eingewucherten Ectodermzellen ordnen sich zu einem Strange, der vom Mitteldarm nach vorn läuft. Es erscheint begreiflich, dass die Stelle des Darms, wo die Schleife sich bildete, durch die Lage der Leberlappen bestimmt war. Es war nicht möglich, dass die Schleife, wenn sie überhaupt zu Stande kommen konnte, an einem anderen Orte sich hätte bilden können, als am Anfangsstück des Enddarms, da eine Schleifenbildung am Vorderdarm wegen des links von ihm gelegenen vorderen Leberlappens nicht möglich gewesen wäre. So kam die Schleife nicht völlig in die Mitte des Darmtractus zu liegen, sondern ziemlich weit nach hinten zu und der ganze Embryo führte eine Drehung aus von rechts nach links, ohne doch in seiner Gesamtheit eine Schleife zu bilden, wie dies hätte zu Stande kommen müssen, wenn der Entodermsack dies nicht gehindert hätte. Die Folgen der Drehung des Körpers werden wir bei Gelegenheit der Entstehung des Nervensystems und der Niere deutlich sehen. Was die Schalendrüse betrifft, so flacht sie sich zum Schalenbette ab, das, wie wohl bekannt, an seinem Rand aufgewulstet ist und allmählig von links hinten nach rechts vorn über den gedrehten Schneckenkörper wachsend, eine Mantelhöhe bildet, welche auf ihrer Aussenfläche die Schale trägt und auf der Innenfläche die Keime treibt. Durch die nun gegebene Drehung des Körpers nach der linken Seite wird beim Weiterwachsen eine Aufrollung der Eingeweide erzielt, welche bei einigen Gastropoden früher, bei anderen später zum definitiven Abschluss kommt, deren Windungen ferner bei einigen weiter, bei anderen enger sind, was bei den einzelnen Gattungen und Arten seine besonderen, speciell zu untersuchenden Ursachen haben mag. Dieser Aufrollung folgt Schritt vor Schritt die Ueberwölbung der Mantelfalte. Der Wendung des Körpers folgen nun auch die Ansaen, deren rechte später fast völlig nach vorn zu liegen kommt (Fig. 37 *rA*), obschon sie ursprünglich ganz auf der rechten Seite lag. (Fig. 26—31).

Die besonders in der Mitte ihrer Entwicklung sehr weiten Mündungsgänge der Leber, die den Charakter von Gängen noch gar nicht tragen, da die Lebersäcke sich sogar etwas erweitert in den Mitteldarm öffnen, schnüren sich später zu den engen Gallengängen ein, ein Vorgang, den ich durch wichtigere Punkte gefesselt, nicht näher untersucht habe.

Wenn wir vermittelst eines elastischen Stranges uns die beschriebene Schleifenbildung klar zu machen suchen, werden wir gleich sehen, dass es nur Sache des Zufalls ist, ob sich die Schleife nach der linken oder nach der rechten Seite schlägt, und wir sollten somit fordern, dass diès nun auch bei den Schnecken Zufall sein müsse, wonach wir bei derselben Species ebensoviele linksgewundene, als rechtsgewundene Individuen finden würden. Dass dies nicht der Fall ist, mag seinen Grund in der bei den einzelnen Gattungen auftretenden Vererbung irgend einer kleinen, nach unten links (bei rechtsgewundenen) oder nach unten rechts (bei linksgewundenen) auftretenden Erhebung des soliden Entodermkörpers haben, wodurch der medianen Zellwucherung des Ectoderms von vornherein eine bestimmte Richtung ertheilt wird und worauf die weitere Schleifenbildung des Embryos nach dem Torsionsgesetz erfolgen kann. Eine solche Vererbung anzunehmen, scheint gewiss um so weniger kühn, als sie ihre Ursache einem untergeordneten Zufalle verdanken kann, der schon darum als sehr untergeordnet erscheinen muss, als ja von ganz nah verwandten Gattungen die einen links, die anderen rechts gewunden sind. So *Physa* und *Limnaeus*, *Ancylus lacustris* und *fluviatilis*, welch' letztere man erst neuerdings in zwei Gattungen gespalten hat, ferner *Clausilia* und *Helix* u. a. m. Dass aber dennoch zuweilen der Zufall noch Geltung hat, sehen wir an dem, so viel mir bekannt, bei allen häufigeren Schnecken beobachteten Vorkommen, dass sich unter sonst rechts gewundenen selten auch links gewundene finden, welcher bis jetzt so räthselhafte Vorgang durch das Torsionsgesetz seine Erklärung findet.

Nachdem ich nun hoffe, dass es mir geglückt sei, den Bau der Gastropoden mit aufgerolltem Eingeweidenucleus auf einfache Weise zu erklären, wird nun die Frage auftauchen, wie es sich nun aber mit den vielen andern verhalte, welche keinen gewundenen Eingeweidesack auf dem Rücken tragen. Ich muss diese Frage so lange unbeantwortet lassen, als ich diese Verhältnisse nicht selbst eingehender untersuchte; denn die bis jetzt vorhandenen Untersuchungen gewähren uns in die feineren Windungsverhältnisse keinen Einblick, da sie nicht auf Schnittserien beruhen. Es kann sich aber immerhin vermuthen lassen, dass bei ihnen für Darm und Leber das Torsionsgesetz zur Geltung kam, während dies für die Körperwandung und die in ihr liegenden Organe (Niere und Herz) nicht der Fall war.

Gleichmässiges Wachstum eines elastischen Stranges in die Länge bei Fixirung seiner beiden Endpunkte erklärte uns die Bildung des so complicirt aussehenden Schneckenkörpers. Es musste somit nichts näher liegen, als sich umzusehen, ob bei anderen Erscheinungen im Thierreich dasselbe Gesetz seine Anwendung finden könne. Da aber, wie leicht begreiflich, in den bisherigen Untersuchungen auf solche Schleifenbildungen wenig geachtet worden war, weil die Bildung einer solchen Schleife nichts zu erklären schien, auch ihre Eigenschaften unbekannt waren, kann ich für viele Fälle nur Vermuthungen aufstellen, wie sie nunmehr Jedem bald zu Sinne kommen werden, wenn er die Darmwindungen eines Sipunculus oder einer Bonellia, die des Seeigels und anderer Echinodermen, die der Pteropoden, Heteropoden und Cephalopoden betrachtet, oder wenn sein Blick auf die Darmwindungen gewisser Ascidien oder Insekten fällt; allein ich halte es für verfrüht, mich des weiteren darüber auszulassen. Nur möchte ich über die Darm- und Herzentwicklung bei den Wirbelthieren ein Kleines beifügen. Was den Darm betrifft, so genügt ein Blick auf die von *Kölliker* in seiner Entwicklungsgeschichte pag. 841 gegebenen Schemata behufs Darlegung der Drehung des Dickdarms um den Dünndarm. Hat diese so gebildete Schleife die Eigenschaften der von mir oben beschriebenen, so muss sie nach dem Torsionsgesetz sich gedreht haben und mit ihr die dem Darm anhaftenden Organe. Ist dies der Fall, so bekommen wir gerade so wie bei den Schnecken, deren rechts gewundene Arten auch links gewundene Individuen aufweisen können und umgekehrt eine mechanische Erklärung des *Situs inversus viscerum*.

Dasselbe gilt für das Herz der Wirbelthiere. Gerade bei ihm fällt die charakteristische Schleifenbildung sofort auf und lässt sich vom ursprünglichen geraden Schlauche aus leicht verfolgen. (Man vgl. die Abbildungen in *Kölliker's* Entw. gesch. pag. 901). Die ursprünglich einander entgegengesetzten Enden des geraden Herzschlauchs nähern sich während der individuellen Entwicklung relativ einander und aus der Schleife bilden sich die Kammern und Vorhöfe. Auch der *Situs inversus cordis* findet durch das Torsionsgesetz befriedigende Erklärung. Weiter wage ich auf diese Verhältnisse nicht einzutreten. Ich möchte nur darauf aufmerksam machen, dass es nicht allzuschwer fallen dürfte, die nächstliegenden

mechanischen Hindernisse für ein ruhiges sich in die Länge dehnen des ursprünglich geraden Herzschauches an Hand einer vergleichenden Embryologie aufzudecken. Ich lasse es aber bei diesen Andeutungen bewenden, indem ich hoffe, dass dieser mein Versuch, vermittelt des Torsionsgesetzes ein mechanisches Princip in die Entwicklungsgeschichte hineinzutragen, von den Forschern mit Wohlwollen aufgenommen werden möge. —

Ich darf dieses Capitel der Bildung des Darmeanals und der Leber nicht verlassen, ohne einige Worte über die Litteratur zu sagen. Es sind naheliegende Gründe, die mich veranlassen, nur mit denjenigen Forschern abzurechnen, die durch Schnitte ihre Resultate stützten, da ein Blick in die vorhandene Litteratur genügen musste, um zu erfahren, dass der feineren Erkenntniss der Organentwicklung am lebenden Embryo unüberwindliche Hindernisse entgegen standen.

Bobretzky (l. c.) gibt bei der *Nassa mutabilis* an, dass an der Stelle der als Blastoporus zu deutenden Oeffnung sich Mund und Vorderdarm bilden. Den Mittel- und Enddarm leitet er vom Entoderm ab und stützt seine Behauptung durch die Beobachtung, dass die Zellen, welche die Magenöhle ventral begrenzen, charakteristische Darmdrüsenzellen, d. h. mit vielen kleinen Dotterbläschen versehen seien. Nach hinten verlängert sich der Mitteldarm in einen kurzen blind geschlossenen Anhang, den Enddarm, dessen Entstehung somit auch entodermal ist. Sein hinteres Ende liegt dem Ectoderm eng an. Was *Bobretzky* anfangs als Magensack betrachtete, wird nach ihm später grösstentheils zur Leber. Wie sich aber diese beiden Organe entwickeln, ist nicht mit der nöthigen Klarheit auseinandergesetzt. Aehnlich ist nach ihm die Darmentwicklung von *Fusus*; aber auch hier finden wir die beiden Organe Darm und Leber nicht genügend auseinandergehalten. Die Höhlung des Lebersackes und des Mitteldarms sind zusammengeworfen und dies macht die Entwicklung beider Organe aus ihren Blättern, wie *Bobretzky* sie uns gibt, unklar. Ich könnte wohl das eine oder andere Bild im Sinn meiner Ergebnisse bei *Bithynia* deuten, aber da uns *Bobretzky* nicht Schnittserien durch successive aufeinander folgende Stadien gab, wird jeder Vergleich unsicher. Auch bei *Natica* scheint mir *Bobretzky* aus den schon erwähnten Gründen die Entstehung des Mittel- und Enddarms aus dem Entoderm nicht bewiesen zu haben; ja es erweckt zuweilen den Eindruck, als hätte *Bobretzky* auf die Entwicklung

dieses Darmabschnittes auch aus dem Ectoderm fallen müssen, wenn ihm dies nicht von vornherein als unwahrscheinlich erschienen wäre.

Auf eine Besprechung der Resultate, zu denen *Ray-Lankester*, *Fol*, *Rabl* u. a. kamen, muss ich Verzicht leisten, da sie durch Schnitte entweder nicht oder zu wenig gestützt sind. In einem fernern Abschnitte denke ich mich darüber auszusprechen, inwiefern von Ecto-, Meso- und Entoderm bei der Bithynia überhaupt meiner Erfahrung nach gesprochen werden darf.

Was die Windungsverhältnisse des Schneckenleibes und seiner Organe betrifft, so hat schon *J. G. Carus* dieselben aus der Rotirungsrichtung des Embryos zu erklären versucht, wie ich aus *v. Jhering's* Entwicklungsgeschichte von *Helix* (*Jenaische Zeitschr.* t. IX) erfahre. *v. Jhering* selbst legte sich auch die Frage nach der Ursache der Windungsverhältnisse der Schneckenschale vor und kam zum Schluss, dass dieselbe in der ungleichen Vertheilung der Eingeweide und der dadurch bedingten Asymmetrie des Körpers liege. Was seine Erklärung der Kreuzung der Visceralganglien bei den Prosobranchiern betrifft, so werde ich darauf im folgenden Abschnitte kurz zurückkommen.

IV. Entwicklungsgeschichte des Nervensystems.

Die ersten Anfänge der Entwicklung des Nervensystems zeigen sich zu einer Zeit, da der Embryo das in den Schnitten 45—49 repräsentirte Stadium erreicht hat, das jetzt allgemein als *Trochosphaera* bezeichnet wird. Die Eigenschaften der *Trochosphaera* der Bithynia sind folgende: Der Körper bildet eine leichte Auswölbung nach der linken Seite, die Vorbereitung zur Torsion. Der Darm ist leicht nach vorn gebogen und liegt rechts. Der Vorderdarm ist ausgehöhlt und mit der Mundeinstülpung in Verbindung. Der Hinterdarm sitzt dem Ectoderm an. Die Ansaen stehen stark vor; beide Leberlappen sind ausgehöhlt. Vergleichen wir den Embryo mit dem eines Anneliden, z. B. einer Hirudinee, so zeigt sich folgendes: Das Vorderende der Larve ist durch den Mund, das Hinterende durch die Schalendrüse oder besser den Endpunkt des Darms bezeichnet. Da der letztere noch ungefähr direkt von vorn nach hinten verläuft, kann er mit dem der Annelidentrochosphaera unbedenklich homologisirt werden. Er setzt uns auch in den Stand, an der vorliegenden Bithynienlarve eine ventrale und dorsale Fläche zu unterscheiden.

Die ventrale ist dadurch ausgezeichnet, dass sich an ihrem Vorderende ein Fortsatz erhebt, der im Lauf der Entwicklung immer ansehnlicher wird und auf dessen gegen vorn schauender Fläche sich der Embryo später erhebt und sie als Kriechsohle benutzt. Es ist der Fussfortsatz. Ferner ist die ventrale Fläche der Trochosphaera durch die hintere Fläche des Eingeweidenuclens des späteren Thieres bezeichnet. In Fig. 48 ist diese ventrale Fläche der Trochosphaera mit *ven* bezeichnet. Aus ihr hatte sich zuerst der Darm hervorgebildet, wie wir gesehen haben. In ihr tritt nun nach Ablösung des Darms eine zweite mediane Wucherung auf zur Bildung eines Theiles des Nervensystems. Ich habe diesen Verhältnissen, die sich als die schwierigsten erwiesen, meine ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet, weil einestheils über die Entstehung des Nervensystems grosses Dunkel herrschte und weil andererseits sich es hier zeigen musste, ob wir in den Gastropoden den Typus des Gliederwurms vor uns haben oder nicht.

Bevor ich an die Beschreibung der Entwicklung des Nervensystems trete, muss ich einige Worte über das ausgebildete Nervensystem der *Bithynia* sagen. Dies würde nicht nothwendig sein, wenn dasselbe genau denselben Bau zeigte, wie er von *Cyclostoma* durch *Claparède*, *de Lacaze-Duthiers* und *v. Jhering*, von *Paludina* durch *Leydig* und *v. Jhering* bekannt wurde; allein die *Bithynia* zeigt einige Modificationen, die erwähnt werden müssen. Dabei bemerke ich gleich, dass zur Erkennung dieser Verhältnisse auch die sorgfältigste Präparation mit Scheere und Nadel nichts leistet, weil ein besonderer Umstand hier jede Aussicht auf Erfolg vernichtet. Schneiden wir einer im heissen Wasser getödteten *Bithynia* sorgfältig die Nackenhaut auf und legen wir sie auseinander, so fällt eine um den Schlund und hinter dem Schlundkopf liegende, genau wie Fett aussehende stark lichtbrechende Masse auf von unregelmässiger Form. Diese liegt zwar an der Stelle, wo das Cerebralganglienpaar sich finden muss, bietet aber doch einen ganz andern Anblick dar, als den wir z. B. bei der Präparation eines *Cyclostoma elegans* bekommen, wo alles so eminent klar zu Tage zu bringen ist. Man könnte sich noch am Ende beruhigen, wenn in der besprochenen Masse drei Ganglienpartieen sich unterscheiden liessen, oder wenn nach hinten zwei Nervenstränge abgingen, der eine zum Supra-, der andere zum Subintestinalganglion. Dies ist aber absolut nicht zur Anschauung zu bringen, und wir

sind sonach einzig und allein auf die Schnittmethode verwiesen, welche denn auch folgende Resultate ergab.

Die Erkennung der Beschaffenheit des Nervensystems vermittelst Präparation war darum unmöglich, weil das ganze Organ in ein dickes Polster von Kalkkugeln gehüllt war, welches im frischen Thier das Bild einer Fettmasse hervorrief. Die ganze Kalkmasse stellt ein Doppelpolster dar mit zwei seitlichen Verdickungen, welche letztere über den Cerebralganglien liegen und deren engerer Verbindungsstrang die Cerebralcommissur von oben her bedeckt. Auch um die Pedalganglien herum ist viel Kalk abgelagert. Die Kalkkugeln liegen so dick aufeinander, dass die innersten von Pikrocarmin nicht mehr gefärbt waren. Ganz dasselbe Verhältniss finden wir bei der *Valvata*, deren ganzer Körper von Kalkkugeln überreich durchsetzt ist. Da sich einzeln liegende Kugeln mit Pikrocarmin sehr schön färben, gewähren sie zusammen ein überaus zierliches Bild. Die Masse der Kalkkugelpolster übertrifft die der Ganglien bei weitem und so mag sie den letztern zum nicht geringen Schutze dienen. Was nun die Anatomie des Nervensystems selbst betrifft, so verweise ich auf die beigegebenen Schemata, welche ich durch Combination von Längs- und Querschnitten gewann.

Fig. 122 Tab. VII zeigt das Nervensystem von oben mit Weglassung der Pedalganglien und ihrer Commissuren. Mit *Spengel* (Geruchsorgane und Nervensystem der Mollusken Z. f. w. Z. t. 35) nenne ich die früher Commissuralganglien genannten Ganglien Pleuralganglien, mit *v. Jhering* (vgl. Anat. d. Nervensystems und Phylogenie der Mollusken) das obere (rechte) Visceralganglion Supraintestinal-, das untere (linke) Subintestinalganglion. Dem Vorgehen *Spengel's* ferner folgend nenne ich die Nervenstränge, welche die Ganglien einer Seite unter einander verbinden, Connective die Verbindungsstränge gleichnamiger Ganglien beider Seiten Commissuren, eine von *H. de Lacaze-Duthiers* aufgebrachte practische Bezeichnung.

Vor allem ist nun bei der *Bithynia* hervorzuheben, dass die Pleuralganglien mit den Cerebralganglien völlig verschmolzen sind, so dass eine einzige Masse entsteht (Fig. 122, *C. Pl.*), eine Cerebropleuralmasse, deren vorderer Cerebraltheil eine Commissur über den Schlund nach der anderen Seite schickt, die Cerebralcommissur (Fig. 122 *Cc*). Nach dem unten liegenden

Pedalganglion laufen von der Cerebropleuralmasse zwei Connective, die von einander nur etwa $\frac{1}{25}$ mm entfernt sind und somit nur auf Schnitten erkannt werden konnten. Das vordere ist das Cerebro-pedalconnectif (Fig. 123 *C p*), das hintere das Pleuropedalconnectif (123 *P p*). Der vordern Spitze der Cerebropleuralmasse liegt jederseits das Buccalganglion an, dessen Connectiv zum Cerebralganglion sich an dessen unterer Fläche inserirt (Fig. 123 *bc*). Beide Buccalganglien sind durch eine Commissur verbunden, die unter dem Schlund durchläuft. Die Buccalganglien liegen der hinteren Fläche der Mundmasse an, welche letztere im Lauf der postembryonalen Entwicklung enorm an Grösse zunimmt, während sie in der ersten Entstehung nicht grösser als die Buccalganglien war. Gegen hinten zu geht die Cerebropleuralmasse in die Visceralganglien über und zwar fast ohne sich gegen sie scharf abzusetzen. Wir betrachten zunächst das Supraintestinalganglion, in welches die rechte Cerebropleuralmasse sich fortsetzt. Es liegt genau über dem Darm (Fig. 122 *Spv*). Von ihm geht nach der linken Seite ein Nervenstrang ab, der im linken Kiemenhöhlenwinkel zu einem ziemlich grossen Ganglion anschwillt, dem *Lacaze'schen* Organ oder ganglion olfactorium (*Spengel*) (Fig. 122 *gol*). Weiter liess sich der Strang nicht verfolgen beim erwachsenen Thiere. Das Subintestinalganglion ist mit der Cerebropleuralmasse der linken Seite noch enger verschmolzen, als das Supraintestinalganglion mit der rechten Seite (Fig. 122 *Sbv*). Von ihm läuft ein Nervenstrang weit nach hinten; anfangs liegt er unter dem Darm, dann biegt er nach rechts aus, aber nur in leichtem Bogen, endlich schwillt er zu einem starken Ganglion an am Fundus der Kiemenhöhle, unterhalb der Niere, dem Abdominalganglion (*abd*). Eine Verbindung dieses Ganglions mit dem Supraintestinalganglion kann ich bis jetzt nicht constatiren; doch kann ich an ihrer Existenz nicht zweifeln, da sie bei den andern auf das Nervensystem untersuchten Prosobranchiern nachgewiesen wurde. Die Pedalganglien sind durch eine sehr kurze Commissur mit einander verbunden. Sie entlassen einen Hauptnerven nach vorn und einen nach hinten in den Fuss. Der vordere schwillt an seiner Basis zu einem besondern scharf abgesetzten Ganglion an von der Grösse des Buccalganglions; es mag Propedalganglion heissen (Fig. 123 *Ppg*).

Wir sehen also, dass alle Ganglien des Schlundringes bei der

Bithynia eng mit einander verwachsen sind und ein Freiliegen der einzelnen sich keineswegs kundgibt, wie bei *Cyclostoma*. Gleichwohl haben wir auch hier die deutlichste Kreuzung der Visceralganglien, deren rechtes über und deren linkes unter dem Schlunde liegt. Ihre Verschiebung ist aber immerhin viel geringer, als bei *Cyclostoma*. Diese Verschmelzung erschwerte die Erkenntniss der Entwicklung der einzelnen Ganglienpaare, an die wir nunmehr treten wollen.

Wir bemerken schon sehr früh am Embryo links und rechts von der MundEinstülpung und gegen vorn vom Ansatz der Ansaer gelegen zwei Ectodermhöcker (Fig. 26—29 *Sp!*), welche ich aus später zu entwickelnden Gründen die Sinnesplatten nenne. Wie wir an dieser Querschnittserie deutlich sehen, bilden sie beidseits vom Munde eine wohl abgegrenzte Ectodermzellenwucherung. Der erste Schnitt (Fig. 26) gibt uns über sie wenig sicheren Aufschluss, da die Platten hier flach getroffen sind; deutlicher aber zeigen sie sich auf dem folgenden und nachfolgenden. Während auf Schnitt 27 das Ectoderm der rechten Platte gegen innen noch abgegrenzt ist, finden wir auf dem folgenden Schnitte keine Grenze gegen innen zu. Diese tritt erst in Schnitt 30 auf, hier aber in voller Klarheit. Links haben wir das Centrum der Platte in Schnitt 27 und 28 getroffen; im folgenden ist auch die linke gegen hinten zu deutlich abgegrenzt. Ebenso war eine deutliche Grenze des Ectoderms gegen vorn in Fig. 26 zu sehen. Ich habe bis jetzt nur die Stelle bestimmt, wo die Sinnesplatten liegen. Die schon in diesem Stadium hier auftretenden Wucherungen des Ectoderms haben noch keine Bedeutung für das Nervensystem, sondern es entstehen aus ihnen lediglich embryonale Mesodermzellen, die für uns von keiner Bedeutung sind; aber schon jetzt ist an dieser Stelle das Ectoderm in Wucherung gegen innen begriffen und die Stelle gibt sich gegen aussen in einem Höcker kund. In Fig. 32 sehen wir wieder dieselben Platten und ihren Abschluss gegen hinten zu (Fig. 34). Die Wucherung des Ectoderms ist hier gering, aber leicht zu constatiren. Auf Längsschnitten bekommen wir hinsichtlich dieser Verhältnisse selbstverständlich keine brauchbaren Bilder, da die Sinnesplatten dann nur tangential getroffen werden. Während sich nun an diesen Platten längere Zeit hindurch keine Veränderung zeigt und sie sich auch im Stadium der Fig. 45—49 noch nicht wesentlich verändert haben, gewinnen sie in einem etwas weiteren Entwicklungsstadium

ein anderes Ansehen (cf. Fig. 63—67). Die Ectodermhöcker werden höher und geben sich als die zukünftigen Tentakeln zu erkennen. Von ihrer Spitze an bis eine kreisförmig umschriebene Strecke um ihre Basis herum zeigt sich die lebhafteste Kernvermehrung, was man an der helleren Kernfärbung und dem Mangel jeder Abgrenzung des Ectoderms an dieser Stelle sofort erkennt. Die in den Fig. 63—70 abgebildeten Schnitte sind durch das Stadium gelegt, wo die Wucherung der Sinnesplatten völlig deutlich ist. Schon frühere Stadien zeigten sie sehr klar, aber ich hielt es für genügend, die vorliegenden Schnitte allein abzubilden, welche überdies fast mathematisch genau durch die beiden Sinnesplatten gefallen waren. Dies war mir für die späteren, schon gewundenen Embryonalstadien nur dieses eine Mal geglückt. Die Fig. 63—69 stellen sieben aufeinanderfolgende Schnitte dar, worauf ich drei weitere nicht zeichnete und dann wieder den darauf folgenden elften in Fig. 70 noch abbildete.¹⁾ Der Schnitt 63 ist ein Tangentialschnitt und darum nur in seinen Umrissen gegeben. Er zeigt, dass in diesem Stadium die von den Sinnesplatten gelieferten Zellenhaufen sich vorne noch gar nicht berühren. Darüber später noch einige Worte. Der folgende Schnitt 64 zeigt uns nun die Sinnesplatten in lebhaftester Wucherung. Das Ectoderm ist gegen oben und unten als einzellige Schicht abgegrenzt (*ec*). Dazwischen erscheinen an der wuchernden Stelle *spl* die sehr kleinen Kerne heller gefärbt. Das Centrum der Wucherung ist in Schnitt 65 getroffen (*spl*). Auf der linken Seite zeigt sich schon etwas Punktsubstanz in der Mitte des durch Wucherung entstandenen Zellhaufens. Der folgende Schnitt (66) zeigt uns mitten in diesen Zellenhaufen, etwas nach aussen und oben gelegen, zwei Höhlungen, die ein kleines, ziemlich stark lichtbrechendes Körperchen enthalten. Es sind dies die Augen (*au*), deren erste Entstehung durch Einstülpung des Ectoderms ich nicht auffand, während dies *Bobretzky* und *Rabl* geglückt ist. Ueber die erste Entstehung der Gehörorgane weiss ich gar nichts anzugeben.

In Schnitt 67 finden wir das Ectoderm schon wieder völlig abgeschlossen gegen innen zu. Es läuft als einzellige Schicht über die eingewucherten Zellencomplexe hinweg. Der folgende Schnitt traf schon den vorderen Fusslappen *fs*. Er bezeichnet das hintere

¹⁾ Die schräge Stellung der Fig. 65—67 rührt vom Lithographen her und hat keinen Sinn.

Ende der gebildeten Zellenhaufen; denn noch weiter zurück (Fig. 69) erscheint das Zellgewebe bedeutend lockerer und auch die, durch die Sinnesplattenwucherung gebildete Hervorragung des Ectoderms ist hier wieder verschwunden. Eine Ectodermwucherung lässt sich hier nun nicht mehr constatiren; ebenso wenig auf den drei folgenden Schnitten. Schnitt 70 ist nicht wegen der Sinnesplatten abgebildet.

Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium finden wir in den Fig. 71 ff. abgebildet. Die Schnitte waren nicht genau in die Medianebene gefallen, sondern in etwas schräger nach hinten links laufender Richtung, sodass die linke Sinnesplatte zuerst getroffen wurde. Wir sehen hier, dass das eingewucherte Material schon gewisse Formen gewonnen hat. Fig. 71 zeigt, dass die Einwucherung nur noch an der Spitze der Sinnesplatte stattfindet (*Spl*), ferner ist das Auge schon deutlich ausgebildet (*au*) und unter ihm zeigt sich im Umriss schon das künftige linke Cerebralganglion (*IC*) mit etwas Punktsubstanz in seinem Innern. Auf dem folgenden Schnitte (72) sehen wir einen soliden Zellenstrang vom Cerebralganglion nach unten laufen, um sich mit dem von ganz anderswo herkommenden linken Pedalganglion zu verbinden. Schon in Fig. 71 war dieser Strang sichtbar (*Cp*). Unmerklich geht das Cerebralganglion nach hinten in das Pleuralganglion über, was mich so lange befremdet hatte, als ich die innige Verschmelzung dieser beiden Ganglien bei der Bithynia nicht kannte. Ein vom hinteren Theil der Cerebropleuralmasse nach unten gehender Zellstrang (74 *PIC*) mag das Pleuropedalconnectiv ergeben. Auf der rechten Seite sind mir die Verhältnisse nicht klar geworden.

Ein weiteres Stadium sehen wir in den Fig. 81 ff. Auch hier fielen die Schnitte nicht völlig in die gewünschte Ebene, aber sie gaben doch genügend Aufschluss. Wir betrachten wieder allein die linke Seite, wenn gleich mir die Verhältnisse der rechten hier klar wurden. Das Cerebralganglion hat jetzt deutlich Nierenform (81 *ICpl*). Gegen hinten zu verengert sich's etwas, wie der folgende Schnitt zeigt und entlässt einen Zellenstrang nach unten (82 *ICPl*), der wohl das Cerebropedalconnectiv ergibt. Weiter zurück wieder Volumzunahme: der Pleuraltheil der Cerebropleuralmasse, ebenfalls mit Zellenstrang nach unten (Pleuropedalconnectiv). Die nach unten führenden Zellenstränge sind weniger mächtig, als im früheren Stadium. Bemerkenswerth ist jeweilen, wie weit die Cerebropleuralmasse nach

vorne liegt. Während sie anfangs bis an die Mundeinstülpung des Ectoderms reicht, zieht sie sich allmählig mehr und mehr zurück, sodass sie zuletzt hinter den Schlundkopf zu liegen kommt. Dies hat seinen Grund in einem Vorwärtswachsen des Schnauzentheils des Thieres, wodurch auch der, ursprünglich hinter der Gehirnmasse liegende Schlundkopf nach vorne rückt.

Ein ferneres Stadium liegt uns in den Fig. 93 ff. vor. Die Cerebropleuralmasse zeigt sich auf den Fig. 94 und 95, wo das Cerebropedalconnectiv nach unten geht und 96, wo das Pleuralganglion sein Pedalconnectiv nach unten entlässt und gegen innen zu sich mit dem Subintestinalganglion verbindet, was wir später betrachten werden.

Fig. 107 zeigt uns die Cerebropleuralmasse desselben Stadiums von der Seite links (*CPI*), Fig. 111 die der rechten Seite.

Wir sehen also, dass aus den Sinnesplatten das Cerebral- und das Pleuralganglion jeder Seite entstehen und wenden uns jetzt zur Entwicklung der Pedalganglien, deren Herkunft bis jetzt in völliges Dunkel gehüllt war. Betrachten wir den Embryo Fig. 45 ff., so fällt uns eine vom Rücken des Fusses ausgehende mediane Ectodermwucherung auf (Fig. 47 u. 48 *ecp*), die in der Mitte am deutlichsten ist (Fig. 48) und deren Kerne vielfach zwei Kernkörperchen zeigen, was ich in Fig. 48 anzudeuten versuchte. Bei einem andern Embryo gleichen Alters fand ich auch Kernfiguren an dieser Stelle. Die äussersten Zellen dieser Wucherung werden zu embryonalen Muskel- oder Bindegewebszellen. Bedeutend lebhafter wird diese Wucherung in einem wenig ältern Stadium, von der die in den Fig. 50—54 dargestellten Querschnitte ein getreues Bild geben sollen. Während in Fig. 50 von einer Wucherung noch nichts zu sehen, auch der vom Ectoderm umschlossene Hohlraum von Zellen nur spärlich besetzt ist, sehen wir auf dem folgenden Schnitte von der Stelle her, wo der Fussrücken in die hintere Seite des Eingeweidetasches umbiegt, eine sehr lebhaft Kernvermehrung (Fig. 51 *ecp*), wobei fast alle durch helle Färbung sich auszeichnenden Kerne zwei Kernkörperchen führen. Während sich diese Wucherung am Eingeweidetasch nach hinten zu verliert, setzt sie sich am Rücken des Fusses gegen die Fussspitze zu fort (Fig. 52—54 *ecp*). Wieder werden jeweilen die äussersten Zellen zu embryonalen Muskelzellen. Die Wucherung hält sich übrigens nicht allein genau in der medianen Fläche des Fussrückens, sondern verbreitet sich noch etwas über die Seitenflächen des Fussfortsatzes, wie aus

den beigegebenen Figuren deutlich zu sehen ist. Diese Wucherung ist auf Längs- und Querschnitten sehr leicht zu bekommen.

Auf dem Stadium der Fig. 63 ff. zeigt sich der Raum zwischen den Wucherungen der Sinnesplatten und der medianen schon dichter mit Kernen erfüllt. Fig. 70 zeigt uns einen Schnitt durch die mediane Wucherung des Fussrückens. — In der Folge gestaltet sich nun die Sache so, dass die vom Fussrücken einwuchernde Kernmasse, je weiter sie nach vorne kommt, um so tiefer durch eine von unten nach oben sich bildende Furche eingeschnürt wird. An der Stelle, wo sie auf die Mundeinstülpung trifft, theilt sie sich in zwei Hälften, deren jede sich mit den von den Sinnesplatten gelieferten Zellenhaufen durch einen engeren Zellstrang verbindet. Dies zeigen die Fig. 75 ff., die wir nun aber, des leichtern Verständnisses halber, von hinten nach vorne betrachten wollen. Fig. 80 zeigt uns die noch ungetheilte; median eingewucherte Kernmasse; aber schon der folgende Schnitt zeigt die von unten nach oben einschneidende Furche (Fig. 79 *furp*), die in Schnitt 78 sehr tief wird. Schnitt 77 zeigt, dass sie von der hintern Spitze der Zungenscheide (Fig. 77 *zns*) aus ihre Entstehung nahm. Hier trennen sich nun die beiden Schenkel des, gegen hinten zu ungetheilten soliden Zellenstranges von einander und, indem sie auf jeder Seite nach oben biegen, verbinden sie sich durch Commissuren mit der Cerebropleuralmasse.

In der weiteren Entwicklung hört die hintere Fussfläche auf, Material nach innen zu liefern; die solide Kernsäule spaltet sich von vorn nach hinten völlig, und die beiden Schenkel lösen sich von ihrem Mutterboden nach und nach los. Dies sehen wir in den Fig. 83 ff. Sehen wir uns den auf Fig. 83 folgenden Schnitt an, so erblicken wir beidseits der quergeschnittenen Zungenscheide (Fig. 84 *zns*) die Querschnitte der beiden Pedalsäulen, die auf Fig. 85 u. 86 leicht nach rückwärts zu verfolgen sind. Fig. 87 zeigt nun, wie die linke Säule noch mit dem Ectoderm seitlich verschmolzen ist, und dasselbe zeigt uns von der rechten Säule Fig. 88; kurz darauf erfolgt die völlige Loslösung, wie wir aus den Fig. 95 ff. sehen, und jetzt müssen wir auch von Pedalganglien sprechen und nicht mehr von Kernsäulen. Auf Fig. 98 verjüngt sich das rechte Ganglion zu dem nach hinten in den Fuss laufenden Nerven, dessen letzte Spur in Fig. 100 zu sehen ist. Dasselbe geschieht auf der linken Seite von Fig. 100 an. Wir sehen also, dass die Loslösung nunmehr völlig

erfolgt ist. Von der Fläche gesehen hat das Pedalganglion jetzt die in Fig. 106 abgebildete Gestalt (*ped*). Später erst schwillt die Wurzel des von ihm nach vorn abgehenden Nerven in ein Ganglion an, das schon erwähnte Propedalganglion. Die Ablösung der Pedalganglien von ihrem Mutterboden ist in diesem immerhin noch sehr jungen Embryonalstadium (etwa die Hälfte des Embryonallebens), da der Embryo noch nicht die Fähigkeit hatte, sich in die Schale zurückzuziehen, weil der Spindelmuskel noch nicht gebildet war, eine so vollständige, dass die Herkunft der unteren Schlundganglien notwendig so lange dunkel bleiben musste, als nicht Schnittserien durch frühere Stadien gelegt wurden. Ich betone, dass die Produkte der medianen Pedalwucherung von denen der beiden Sinnesplatten ursprünglich complet getrennt waren und verweise deshalb nochmals auf Fig. 50. Nur allmähig rückten die Pedalmassen nach vorn und verbanden sich mit den Cerebropleuralmassen. Die Zeit, wann die Commissuren auftreten, weiss ich nicht genau anzugeben.

Die beschriebene mediane Wucherung ist nicht die einzige. Schon bei Besprechung der Fig. 50—54 machte ich darauf aufmerksam, dass nach hinten, resp. oben zu an der Ventralseite des Eingeweidenucleus die Pedalwucherung, wie ich sie hinfort nennen will, allmähig sich verliere, und ich hebe hervor, dass dies nicht plötzlich geschieht, sondern hinter ihr zeigt sich das Ectoderm noch erheblich verdickt (Fig. 52—54 *ecv*); doch zeigt diese Verdickung insofern nichts auffallendes, als sie allmähig in die des Schalenbettes übergeht. Zu der Zeit, da die Cerebropleuralmasse schon beginnt, sich etwas zu formen, zeigt sich auch diese Stelle etwas mehr verdickt (Fig. 70 *viv*). In einem weiteren Stadium, da die Pedalsäule sich schon in zwei Schenkel spaltet, beobachten wir folgendes: Die Verdickung, die eben noch genau median lag, erhält eine Neigung von links unten nach rechts oben, wie dies Fig. 78 zeigt. Mit der Pedalwucherung steht sie vorn in Verbindung; gegen hinten endet sie, indem sie sich zu einem Kernhaufen verjüngt, der von unten her eine kleine Einbuchtung zeigt (Fig. 79 *furvi*). Ferner beobachten wir, dass von der rechten Seite dieser Wucherung ein Kernstrang direkt nach oben läuft (Fig. 78 *verb*), wo er an eine Ectodermwucherung stösst, die oberhalb des vordern Leberlappens median entstanden ist. (Fig. 78 *gol*). Bei Vergleichung der aufeinanderfolgenden Schnitte 74—79 wird man finden, dass diese zweite

Wucherung an den Pleuraltheil der Cerebropleuralmasse stösst. Diese zweite mediane Wucherung nun (Fig. 78, 79 *viu*), welche auf die Pedalwucherung nach hinten zu folgt und deren Produkte auch erst dann sich formen, wenn die Pedalganglien schon gebildet sind, ist die Visceralwucherung, und aus ihr gehen hervor das Supra- und Subintestinalganglion. Die mediane Wucherung oberhalb des vorderen Leberlappens ergibt das ganglion olfactorium (*Lacaze'sches Organ*);¹⁾ der Verbindungsstrang (Fig. 78 *verb*) ergibt den vom Supraintestinalganglion zum Riechorgan verlaufenden Nerven. Nach vorn verbinden sich die Visceralganglien mit der Cerebropleuralmasse ihrer Seite.

Schon etwas anders liegen die Verhältnisse in dem nun folgenden Stadium, wo die Visceralganglien sich von ihrem Mutterboden abzulösen beginnen. Wir sehen schon bei den Pedalganglien, dass das rechte sich früher löst, als das linke (vgl. Fig. 87 u. 88). Dies scheint auch bei den Visceralganglien der Fall zu sein. Die mediane Wucherung ist noch deutlich auf Schnitt 87 *viu*, aber gegen rechts zu schon am Erlöschen. Die Neigung der Wucherung von links unten nach rechts oben ist in diesem Stadium um ein wenig bedeutender, als im vorigen. (Man vgl. Fig. 79 u. 87, welche beide das hintere Ende der Wucherung zeigen).²⁾ Nach vorne zu setzt sich der linke Theil der Visceralwucherung in einen Kernhaufen fort (Fig. 86 *sbi*), welcher an einen Kernstrang stösst (Fig. 85 *verbpsb*), der nach vorn zum Pleuraltheil der Cerebropleuralmasse läuft. Wir haben also in Fig. 86 *sbi* das Subintestinalganglion, das mit dem Pleuralganglion der linken Seite sich verbindet. Der rechte Theil der Visceralwucherung setzt sich in diesem Stadium nach vorne nicht mehr fort, wie Schnitt 86 und 85 uns zeigen. Auf Schnitt 84 aber zeigt sich schon wieder der Beginn einer Kernanhäufung bei *spi* und diese geht in das unregelmässig, fast strangartig geformte Gebilde (Fig. 83 *spi*) über, das sich in einen nach oben und unten laufenden Kernstrang (Fig. 83 u. 82 *verbspi*) fortsetzt. Dies ist das mit der Cerebropleuralmasse seiner Seite eng verbundene Supra-

¹⁾ Ueber den Ort der Entstehung des ganglion olfactorium kam ich nicht ganz in's Klare. Es könnte auch an der rechten Seite des Embryos in Verbindung mit dem Supraintestinalganglion entstanden und dann nach links hinübergerückt sein. Dafür sprechen einige Schnitte.

²⁾ Die Stellung der Schnitte 85—87 ist der Tafel angepasst. Eigentlich sollte die Fusssohlenfläche in der Horizontalen liegen. Ebenso Fig. 76 u. 77.

intestinalganglion. Aus der Vergleichung der Fig. 83 u. 84 erkennt man leicht, dass der von ihm nach oben laufende Verbindungsstrang vorne am Darm resp. über ihm nach der linken Seite hinüberläuft. Er endigt in der nunmehr schon etwas nach links verschobenen Ectodermwucherung, aus der das ganglion olfactorium (*gol*) wird (Fig. 82).

Die Visceralwucherung setzt sich in diesem Stadium nach hinten nicht weiter fort, wie Schnitt 88 zeigt, dessen Lage ebenso geneigt hätte gezeichnet werden sollen, wie die des Schnittes 87. Im folgenden Stadium liegen die Sachen recht ähnlich. In Fig 93 *spi* haben wir das Supraintestinalganglion, von dem der Verbindungsstrang zum ganglion olfactorium über dem Darm nach links läuft. (Fig. 95 *gol*). Dieses ist nun völlig nach links verlagert, und von ihm aus geht ein kleiner Kernstrang nach links unten in die Gegend der Pleuralpartie der linken Cerebropleuralmasse (Fig. 95 *ne*).

Das Subintestinalganglion (*sbi*) sehen wir deutlich auf Schnitt 96 links mit dem linken Pleuralganglion verbunden, rechts mit der jetzt gleich zu betrachtenden Abdominalwucherung. Fig. 97 zeigt noch einen Tangentialschnitt des Ganglions, während die Visceralwucherung selbst verschwunden ist; denn die in Fig. 98 an dieser Stelle dicht gelagerten Kerne gehören dem hinteren Mantelrande an und haben mit der Visceralwucherung nichts zu thun.

Wir kommen nunmehr zur hintersten und zeitlich letzten medianen Ectodermwucherung, der Abdominalwucherung. Die Visceralwucherung des Embryos 71 ff. setzte sich gegen hinten in eine allmählig gegen rechts und oben verlaufende Ectodermwucherung fort. Nachdem im darauf folgenden Stadium die Visceralwucherung sich gegen hinten abgegrenzt hatte und das Supraintestinalganglion auch schon von ihr losgelöst war, während das Subintestinalganglion allein noch an ihr haftete, zeigt sich gegen hinten zu eine Wucherung des Ectoderms, die unten rechts begann (Fig. 89 *abdw*) und sich direkt nach oben zog, wie der folgende Schnitt zeigt (Fig. 90 *abdw*). Dies ist die fast rechtwinklig zur Pedalwucherung und in einem Winkel von etwas mehr als 45° gegen die Visceralwucherung geneigte Abdominalwucherung. Aus ihr geht das im hinteren Winkel der Kiemenhöhle gelegene Abdominalganglion (*v. Jhering*) hervor (Fig. 91 u. 92 *abd*). In dem folgenden Stadium sehen wir die untere Partie der Wucherung sich zu einer Art von Ganglion

gestalten (*uabd* Fig. 96), das mit dem Subintestinalganglion in Verbindung tritt und nach oben durch eine lockere Kernstrasse (*Kstr*) mit dem Abdominalganglion verbunden ist (Fig. 97, *abd*). An letzteres treten viele embryonale Muskelzellen, und es gewährt so ein eigenthümliches Bild.

Dieselben Verhältnisse erkennen wir auf Längsschnitten. Betrachten wir Schnitt 107, so sehen wir, dass das Cerebralganglion vom Pleuralganglion noch ziemlich deutlich abgesetzt ist. Dieses letztere setzt sich auf Schnitt 108 durch eine starke Commissur (*verbpsb*) fort in das auf Schnitt 109 getroffene Subintestinalganglion (Fig. 109 *sbi*); dieses setzt sich wieder fort durch eine Commissur (*com*) auf Schnitt 110 in das untere Abdominalganglion (Fig. 111 *uabd*) und dieses läuft senkrecht nach oben in das obere Abdominalganglion (Fig. 112 *abd*).

Andererseits geht vom rechten Pleuralganglion (Fig. 111 *rpl*) eine Commissur (Fig. 111 *verbplsp*) nach oben zum Suprainintestinalganglion, das auf Schnitt 109 (*spi*) sich zeigt und sich nun durch eine Commissur (Fig. 108, 107 *verbspi*) mit dem auf Schnitt 106 getroffenen ganglion olfactorium verbindet (*gol*). Ueber dem Suprainintestinalganglion zieht von links nach rechts eine kleine Furche.

Ich muss hier einschalten, dass bei der Untersuchung des Nervensystems des ausgewachsenen Thieres ich das bei obigen Embryonen so deutliche untere Abdominalganglion völlig vermisste. Ohne weitere Anschwellung läuft vom Subintestinalganglion der Nerv an den Fundus der Kiemenhöhle, wo er auf ein grosses Ganglion stösst. Es ist somit wahrscheinlich, dass das von mir sogenannte untere Abdominalganglion nur den letzten Rest der Abdominalwucherung bildet, welcher wie auch der der Visceralwucherung verschwindet, nachdem er freilich nur ein einziges Ganglion gebildet hatte. Es gibt übrigens auch Formen, die zwei Abdominalganglien besitzen.

Damit sind wir mit dem Nervensystem noch nicht zu Ende. Wir sehen nämlich, dass zur Zeit, da die Sinnesplatten in ihrer lebhaftesten Wucherung begriffen sind, auch die Wandung eines schon gebildeten Organes selbst zu wuchern beginnt, nämlich der Mundeinstülpung, wie sich das an der hellen Färbung und dichten Lagerung der Kerne und dem Mangel jeder Grenzlinie an der Stelle vor und hinter der Mündung der Zungenscheide in den Schlund deutlich zu erkennen gibt. (Fig. 67 u. 68 *bcw* u. *zknc*). Noch deutlicher wird dies im folgenden Stadium (Fig. 74 u. 75

zknw, 76 *bcw*). Die Wucherung hinter der Zungenscheide wird vom Oesophagus geliefert (cf. 76 *bcw*) und wird zu den Buccalganglien; diejenige vor der Zungenscheide wird theils von ihr, theils von der hinteren Wand der MundEinstülpung geliefert und wird zum paarig angelegten Zungenknorpel. Dies wird evident bei der Betrachtung der Fig. 82 u. 83 des nachfolgenden Stadiums. Hier ist die Substanz der Buccalganglien mit der Wand des Oesophagus noch völlig verschmolzen. (Fig. 82 u. 83 *bc* u. *zkn*). Im folgenden Stadium ist schon Abgrenzung erfolgt; die Zungenknorpel haben schon jetzt ein etwas eigenthümliches Aussehen (94 *zkn*). In Fig. 95 *zkn* ist ihre hintere Seite tangential getroffen. Auf Längsschnitten sind diese Gebilde nicht klar zu bekommen.

Um den Leser rasch über die definitive Lage dieser Gebilde zu orientiren, bilde ich einen Längsschnitt durch ein erst kurze Zeit aus dem Ei geschlüpftes Thier ab. (Fig. 114 tab. VII). Wegen der seitlichen Lage dieser Organe konnte ich natürlich keinen Medianschnitt brauchen. Die Seitenwand des Oesophagus, sowie der Zungenscheide ist jedoch mit getroffen (Fig. 114 *vd*, *zns*). Die Cerebropleuralmasse (*C. pl*) ist hinter das Buccalganglion gerückt, welchem sie früher zur Seite lag.

Um nun die Ergebnisse kurz zusammenzufassen, so bekamen wir folgendes: Zwei seitlich vom Mund gelegene Sinnesplatten lieferten Cerebral- und Pleuralganglien. Eine ventral gelegene mediane Einwucherung lieferte successive von vorn nach hinten: 1) Zwei Pedalganglien, 2) zwei Visceralganglien, 3) ein Abdominalganglion. Die ersten verbanden sich secundär mit den Cerebral- und Pleuralganglien, die zweiten mit den Pleuralganglien, das dritte mit den zweiten; indirekt die zweiten durch das Pleuropedalconnectiv auch mit den ersten (Pedalganglien). Die Verbindung zwischen den einzelnen Paaren war ursprünglich als eine mediane Wucherung vorhanden, wurde dann gelöst und knüpfte sich secundär neu in der angegebenen Weise. Das Buccalganglienpaar entsteht aus dem Oesophagus und endlich das Ganglion olfactorium rechts oder dorsal median. —

Nach der Darlegung dieser Verhältnisse ist es gewiss keinem der Leser dieser Abhandlung entgangen, dass das Nervensystem der *Bithynia* in seiner Entwicklungsweise uns bis ins einzelne den Annelidentypus repräsentirt. Immerhin halte ich es für nothwendig, die einzelnen Punkte, worauf es hier ankommt, besonders noch durchzugehen, schon darum, weil ja meine Deutungen doch auch subjektive sein könnten.

Was zuerst die Entstehung der Cerebropleuralmasse anlangt, so zeigte ich, wie an jeder Seite des Kopftheils, da wo später die Tentakeln entstehen, das Ectoderm nach innen wuchert und die Cerebropleuralmasse liefert; ferner das Auge, denn Fig. 66 zeigt, dass es mitten in der Wucherung drin liegt, wahrscheinlich auch die Otocyste, denn die Fig. 83 u. 84 ergeben, dass sie auf der linken Seite des Thieres dem Auge direct anliegt (nur $\frac{1}{50}$ mm. Entfernung). Auf der rechten Seite liegen $\frac{3}{50}$ mm. zwischen beiden Organen. Der Nachweis der ersten Entstehung der Otocyste ist mir schon darum nicht gelungen, weil ich sie erst dann erkannte, als schon ein Otolith in ihr gebildet war. Jedenfalls liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass sie der Pedalwucherung entstamme. Die beiden seitlichen Wucherungen, aus denen die Gehirnganglien werden, nannte ich darum Sinnesplatten, weil sie mit den von *Semper* bei Anneliden gefundenen völlig sich decken. Nur gelang es mir nicht, nachzuweisen, ob und wieviel Nervensubstanz zur Bildung der Cerebropleuralganglien von der Pedalwucherung geliefert werde. Diese Fragen zu lösen, dürfte Bithynia nicht das geeignete Objekt sein, da die eingewucherten Kernmassen sich anfangs nicht scharf genug gegen einander abgrenzen. Was ich so bei der Bithynia Sinnesplatten nenne, ist von anderen Forschern schon bei anderen Mollusken gesehen und bei Planorbis von *Rabl* geschnitten worden. Obleich seine Schnitte den vollständigen Beweis liefern, dass wir es hier mit zwei von einander getrennten Ectodermwucherungen zu thun haben, spricht *Rabl* immer nur von einer Scheitelplatte, was um so unbegreiflicher erscheint, als er auch am lebenden Embryo zwei solcher Platten zeichnet, freilich durch einen ganz kleinen Zellenstrang verbunden, dessen Existenz aber füglich durch Schnitte bewiesen werden sollte. Längsschnitte, welche ich durch Embryonen verschiedenen Alters legte, ergaben ausnahmslos, dass eine mediane Wucherung des Ectoderms nicht existire. Zwar hebe ich gerne hervor, dass auch über dem Munde das Ectoderm zuweilen sich mehrschichtig zeigte und gegen innen zu durch keine Grenze abgeschlossen war. So Fig. 48, allein diese Wucherung ist von der der Sohlenfläche (*fs*) nicht zu unterscheiden und liefert, wie diese, nur embryonale Muskelzellen, wie denn überhaupt in diesem Stadium fast das ganze Ectoderm nach innen wuchert. Sobald aber die Bildung des Nervensystems auftritt, hört auch das Ectoderm oberhalb der MundEinstülpung zu

wuchern auf und grenzt sich wie zahlreiche andere Mesodermelemente liefernde Ectodermstellen gegen innen zu scharf ab. Von einer Wucherung, wie wir sie an der Ventrallinie der Trochosphaera und den Sinnesplatten entstehen sahen, ist oberhalb des Mundes gar nicht die Rede. —

Ich könnte nun, was die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems betrifft, ein langes Verzeichniss der Ansichten geben, die über seine Entstehung bei Mollusken publicirt worden sind; aber ich unterlasse es, wie ich es auch bei anderen Organen unterliess, weil mir dies mehr historischen Werth zu haben scheint. Nur noch einige Worte über *Bobretzky's* auf Schnitte gegründete Ergebnisse, welcher zum Schlusse kommt, dass das Nervensystem aus dem Mesoderm entstehe. Nun findet er aber bei der, wie er annimmt, ersten Anlage des Nervensystems schon auch die Otocyste mit dem Otolithen, welche letzterer doch erst sich zeigt, wenn die Pedalganglien sich schon fast völlig losgelöst und über den Sinnesplatten das Ectoderm sich ebenfalls fast gänzlich geschlossen hat. So suchte er vergeblich nach Ectodermwucherungen, die in dem von ihm untersuchten Stadium bereits abgelaufen waren.

Rabl legte durch die Sinnesplatten gute Schnitte, blieb aber dabei stehen, an diesen Stellen eine Ectodermwucherung überhaupt constatirt zu haben, ohne weiter nachzuforschen, was denn eigentlich aus ihr werde. Um die Entstehung der Fussganglien zu sehen, suchte er an den Seiten des Fusses, wo er keine Ectodermwucherung finden konnte.

Was nun die successiv von vorn nach hinten aufeinanderfolgenden medianen Ectodermwucherungen der Bauchfläche der Trochosphaera betrifft, so kann es doch kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie die Bauchganglienreihe der Anneliden oder besser die Bauchganglienreihe der *Bithynia* repräsentiren. Die ihnen vorangehende zusammenhängende Ectodermwucherung, von der sich allmählig von vorn nach hinten die einzelnen Ganglienpaare lösen, ist der Bauchkeimstreif der Trochosphaera.

Der Einwurf, warum denn die Visceralganglien sich nicht direkt mit den Pedalganglien verbinden, scheint mir weniger Gewicht zu haben, wenn wir bedenken, dass jedes Bauchganglienpaar sich zuerst vom Keimstreif völlig löst und erst secundär mit anderen Ganglien wieder in Verbindung tritt. So ist auch die definitive Verbindung der Visceral- mit den Abdominalganglien, wie wir gesehen

haben, eine secundäre. Was nun die Ursachen sein mögen, weshalb die Visceralganglien nur indirekt mit den Pedalganglien sich verbinden, weshalb auch nicht direkt unter sich, wie dies die Pedalganglien secundär thun, scheint mir noch nicht discutirbar zu sein. Der etwaigen Auffassung, dass das Pleuralpaar das zweite Bauchganglienpaar sein könnte, welches dann gegen vorn mit dem Pedal-, gegen hinten mit dem Visceralpaar verbunden wäre, steht entgegen, dass es sich schon (Fig. 71 ff.) erkennen lässt, da das von der Pedalwucherung gelieferte Material sich erst in zwei Theile zu spalten beginnt. Uebrigens sollte doch bei einer weiteren Untersuchung dieses Gegenstandes auf diese Frage ganz besonders Rücksicht genommen werden. — Ich vermute nun auch, dass die Ventralfläche der Gastropodentrochosphaera der Kriechsohle von Chiton entspricht. — Die von einigen Forschern aufgefundenen Querverbindungen der Pedalnerven einiger Gastropoden können nicht für Segmentation sprechen, wenn meine Ansicht vom Bauchkeimstreif der Bithynia sich als die richtige erweist. —

Meinen Untersuchungen zufolge haben wir somit eine aus drei Ganglienpaaren bestehende Bauchganglienkette (Pedal-, Visceral-, Abdominalganglien), ein aus zwei Ganglienpaaren bestehendes Gehirn (Cerebral- und Pleuralganglien), ein aus dem Anfangstheil des Oesophagus entstehendes Buccalganglienpaar und ein unpaares, dorsal liegendes Riechganglion.

Wenn wir für die Buccalganglien bei den Würmern Homologien suchen, so müssen wir uns vor allem erinnern, dass sie durch eine, unter dem Schlund durchgehende Commissur unter einander und durch Connective mit den hinter ihnen liegenden Cerebralganglien verbunden sind. Betrachten wir die von *Semper* gegebenen Schemata des Nervensystems der Würmer (Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg t. III tab. XV 8—12), so muss uns auffallen, dass wir im Buccalschlundring der Schnecken den Vagus der Anneliden vor uns haben. Sollte sich bei den Würmern vielleicht auch zeigen lassen, dass der Vagus bei ihnen aus der Oesophaguswandung entsteht, da *Semper* (pag. 251) bemerkt, dass bei *Polynx*, *Nephtys* etc. der Vagus zwischen der Darmmuskulatur und dem Darmepithel, ja nicht selten sogar im Darmepithel selbst liegt? Dann wäre die Uebereinstimmung eine vollkommene. Diese Deutung des Buccalringes

der Schnecken als Vagus der Würmer gehört übrigens, wie ich ausdrücklich bemerke, nicht mir zu, sondern meinem Lehrer, Herrn Professor *Semper*.

Was endlich das dorsal und median gelegene Riechganglion betrifft, so sprach ich oben von einer kleinen, über dem Suprainestinalganglion gelegenen Furche, die sich auf Längsschnitten wie ein Grübchen ausnimmt (vgl. Fig. 108 ff.). Was sie zu bedeuten hat, weiss ich nicht. Sollte sie vielleicht identisch sein mit dem von *Fol* beim *Limax*embryo gefundenen Nackengrübchen? (*Fol*, Gastérop. pulmon. Archiv. de zool. exp. t. VIII. pl. 17 u. 18 Fig. 13).

Aus dem bei Gelegenheit der Darmentwicklung dargestellten Torsionsgesetz ergibt sich die Erklärung für die Stellung der Visceral- und Abdominalganglien auf die einfachste Weise; doch habe ich über die Drehung der ventralen Fläche der Trochosphaera, aus der der Keimstreif entsteht, noch ein paar Worte zu sagen. Bei der Bildung der Schleife durch den Darm bleiben seine beiden Enden nicht völlig in der Lage gegen einander, welche sie ursprünglich hatten, sondern die ganze Ventralseite wendet sich um $c 90^{\circ}$ von median unten nach rechts oben. Dies hängt zusammen mit der zunehmenden Bildung und Vergrösserung der Schleife, welche bewirkt, dass der Enddarm und mit ihm die Körperfläche, an der er haftet, nach oben und links gezogen wird. Wenn wir unsern Gummistrang vornehmen und mit ihm die Schleife bilden, so sehen wir, dass die Spannung durch die letztere nicht so vollständig ausgeglichen ist, dass nicht ein Druck nach hinten und oben links hin, oder wenn wir das Vorderende ins Auge fassen, nach unten und vorn links hin zurückbliebe, denn die Schleife sucht sich unermüdlich zur geraden Linie zurückzukrümmen. Diesem Zuge folgt beim Embryo die Keimstreifseite, welche die beiden Enden des Darmkanals mit einander verbindet. Schon beim Gummistrang können wir die Spannung dadurch mildern, dass wir das eine Ende aus der medianen Lage dem andern gegenüber nach der linken Seite zu rücken lassen und damit ahmen wir nach, was beim Embryo geschieht. Es ist nun ohne weiteres klar, dass Organe, welche aus dem Keimstreif entstehen, auch umsomehr aus der ventralen Lage zusammt mit ihm verschoben werden, je weiter entfernt sie von seinem dem Mund zu gelegenen Ende, das wir der Einfachheit halber als fixirt annehmen wollen, zur Entstehung kommen. Nehmen wir an, es bezeichne die

Fusssohle die Medianlinie des spätern Thieres (was beiläufig gesagt, nicht ganz richtig ist, wobei ich mich aber jetzt nicht länger aufhalten will), so werden die ganz vorn entstehenden Pedalganglien in die Mittellinie zu liegen kommen. Die weiter zurückliegenden Visceralganglien werden schon schräge Stellung erhalten, deren Richtungswinkel zu den Pedalganglien von ihrer Entfernung abhängt. Noch schräger werden die Abdominalganglien entstehen. Dies ist in der That so der Fall, aus ihrer Entstehungsstelle erklärt sich aufs einfachste ihre definitive Lage. Dabei ist auch die Zeit der Entstehung in Betracht zu ziehen. Lösen sich Visceral- und Abdominalganglien schon vor der Keimstreiftorsion von ihrem Mutterboden los, so tritt keine Verlagerung derselben ein.

Ebenso wurde auch das Riechorgan aus der medianen Lage völlig nach links verrückt. Diese Wanderung, sowie die der andern Ganglien macht man sich am Besten verständlich, wenn man die Ganglien in ihrer ursprünglichen Lage auf einen Gummi strang oder Schlauch malt und die Torsionsschleife mit ihm bildet. Ich denke, die Sache ergibt sich aus dem schon bei der Darmentwicklung Gesagten klar genug, dass ich nicht weitere Worte darüber zu sagen brauche.

• Schon *v. Jhering* hat in seiner vergleichenden Anatomie des Nervensystems die Stellung der Visceralganglien zu erklären versucht und später *Spengel* (Geruchsorg. und Nervensystem Z. f. w. Z. t. 35); doch gelang es diesen Forschern nicht, die mechanische Nothwendigkeit dieser Verschiebung darzuthun.

V. Larvenherz, Niere und definitives Herz.

Ueber das Larvenherz nur wenige Worte. Es liegt im Nacken des schon mit der Anlage des Nervensystems versehenen Embryos etwas seitlich rechts. (Fig. 116, tab. IV *nhz*). Zugleich mit ihm sieht man auch das definitive Herz (*hz*) pulsieren, doch correspondiren beide nicht miteinander. Auf Schnitten erhielt ich nichts, was ich bestimmt auf das Nuchalherz hätte beziehen können. Vielleicht haben wir in dem auf Fig. 109 und 110 mit *org* bezeichneten Körper das besprochene Organ zu sehen. Specielle Nachforschungen habe ich nicht daraufhin angestellt. In Fig. 110 sehen wir vor ihm ein anderes Gebilde liegen, das ich zuerst auf das Larvenherz bezog, dessen Lage aber nicht recht mit der am lebenden Embryo beobachteten

Nackenherzlage zusammenstimmen will (Fig. 110 *x*). Seine Aussenwand wird von den früheren Ansaezellen eingenommen; es selbst bildet eine Höhlung, in der ein sternförmig verästelter, mit mehreren Kernen versehener Protoplasmakörper liegt. Ich sehe keinen Grund, das scharf markirte Gebilde des gut conservirten Embryos für künstlich zu halten.

Niere. Zu gleicher Zeit, da sich in der Trochosphaera das Nervensystem zu bilden beginnt, legt sich auch die Niere an und zwar als eine an der rechten Seite des Embryos gelegene Ectodermverdickung mit nach vorn gerichtetem dickern Theil. Ich habe die Lage dieser Verdickung durch das Schema Fig. 118 tab. VII *nier* versinnlicht. Die erste Ectodermverdickung dieser Stelle sieht man auf den Schnitten 56 u. 57 *renv.* Was an ihnen rechts liegt, ist am Embryo selbst links. Denken wir uns den Embryo auf den Fussfortsatz gestellt, so ist die Stelle *v* vorn, sonst dorsal, wenn wir beim Embryo die MundEinstülpung vorn nennen. Deutlicher ist die Ectodermverdickung auf dem Fig. 59 *nier* abgebildeten Schnitte, der durch ein wenig älteres Stadium geht. Der Embryo wurde von hinten nach vorn geschnitten; deshalb ist hier auch in Wirklichkeit rechts, was auf dem Bilde rechts ist, ebenso wie bei den nun folgenden Schnitten, die wir jetzt betrachten wollen. (Fig. 60—62). Die Nierenverdickung (Fig. 61 *nier*) zeigt hier am dicken Theile eine gegen ihren Körper zu blind geschlossene Höhlung, welche aber, wie der folgende (62) Schnitt uns zeigt, frei in den von embryonalen Muskelzellen eingenommenen Mesodermalraum mündet. Dies geschieht an der noch ungedrehten oder nur wenig nach links ausgewölbten Trochosphaera. Mit der Torsion kommt nun auch die Niere nach links zu liegen und zwar so, dass ihr, in der Trochosphaera nach vorn resp. nach oben schauender Fundus sich nach links und etwas nach hinten wendet, so dass sie nun quer zu liegen kommt. Der Weg, den sie zurücklegte war der aller andern, der Torsion unterworfenen Organe, nämlich die Resultierende zweier Kräfte: des Längenwachsthums des Embryonalkörpers von vorn nach hinten und der Drehung desselben von rechts nach links. Mit der Volumenzunahme des Körpers hält auch die Niere Schritt, und indem sie länger wird, höhlt sie sich aus. Fig. 97 zeigt uns dieselbe im Längsschnitt (*nier*). Während sie nach links und hinten wandert, wölbt sich die Mantelfalte über sie weg, und so liegt sie schliesslich hinter

der Umbiegungsstelle derselben. Durch den Embryo gelegte Längsschnitte zeigen sie jetzt im Querschnitt. (Fig. 111 u. 112 *nier*). Von nun an bilden sich in ihr Quer- und Längsbalken und -wände, die spätere complicirte innere Struktur vorbereitend.

Definitives Herz. Im Stadium der Fig. 62 mündet die Nierenhöhle in den Mesodermalraum, der noch gar nichts besonderes zeigt. Hier entsteht nun durch Anordnung der Mesodermzellen ein Hohlraum, der contractil ist und zum Herzbeutel wird; doch erhielt ich keine Schnitte durch ein Stadium, wo lediglich ein Hohlraum hier existirt hätte ohne eine in ihm stattfindende Zellenwucherung behufs Bildung des definitiven Herzens. Während der Hohlraum bloß ein Gebilde mesodermaler Muskelzellen war und somit sehr an ein Larvenherz erinnert, bin ich über die Herkunft des in ihm sich bildenden Zellencomplexes nicht ganz ins Klare gekommen. Brauchbare Bilder von diesen Verhältnissen bekam ich erst im Stadium der Fig. 93 ff. Hier müssen wir uns einige Schnitte betrachten. Während Schnitt 95 uns noch das ganze Lumen der Kiemenhöhle *Kh* zeigt, finden wir auf Schnitt 96 den Boden derselben rechts und oben tangential getroffen (*bod*). Auf dem folgenden Schnitt (97) finden wir von der Kiemenhöhle nur noch links ein Stück (*Kh*), während von der Hinterwand derselben ein dreimaschiges Netz von Zellen sich erhebt (*h*), auf dessen Mitte, wie wir auf dem folgenden Schnitt (Fig. 98, *q*) sehen, eine Zellenkugel sitzt, die mit der linken und rechten Herzbeutelwand (denn die Höhlung, worin die Kugel sich befindet, ist der Herzbeutel) durch zwei Zellenstränge in Verbindung steht, deren linker (*l*) die direkte Fortsetzung des Stranges *l* der Fig. 97 ist, der rechte (*n*) aber die Fortsetzung des Stranges *n* der Fig. 97. Auf dem folgenden Schnitt (99) hört der Strang *l* auf. Von der Kugel aber geht ein fernerer Strang *t* nach oben an die Herzbeutelwand, während Strang *n* sich zur Masse der Kugel selbst verdickt; oder mit anderen Worten *n* + *q* bildet einen soliden Zellenstrang, der gegen vorn in kleinere Zellenstränge (*l*, *s*) ausläuft, gegen hinten rechts an der Wand des Herzbeutels ansitzt und an dieser Stelle einen kleinen Fortsatz *t* nach oben entläßt. *hb* ist der Herzbeutel. Aus diesem, ungefähr rechtwinklig zur Nierenrichtung orientirten Zellenstrang *q* wird das definitive Herz. Ob es seine Bildung der Kiemenhöhlenwand oder der Herzbeutelwand oder etwa gar der Niere verdankt, weiss ich nicht zu sagen. Im eben be-

sprochenen Stadium scheint sich der Strang schon aushöhlen zu wollen. Da die verdickte Kiemenhöhlenwand *br* (Fig. 96 etc.) zur Kieme wird, wird *s* (Fig. 97) vielleicht zur Kiemenvene. Auf Längsschnitten durch dasselbe Stadium erfahren wir folgendes: In Schnitt 107 ist der links liegende hohle Theil des Herzbeutels getroffen (vgl. 100 u. 99 *hb*). Der folgende Schnitt (108) zeigt uns schon den Zellstrang *q*, der eine nach dem Herzbeutel sich öffnende Höhlung zu tragen scheint; doch kam ich darüber nicht ins Klare. Hinten steht er mit dem Herzbeutel in Verbindung, ebenso durch einen Zellstrang gegen vorn, der dem in Fig. 98 mit *l* bezeichneten entsprechen mag. Auf dem nun folgenden Schnitt 109 sehen wir in *q* die an die rechte Herzbeutelwand sich setzende Basis des Kernstranges *q*. Die beiden Räume (1 u. 2 Fig. 108 u. 109) entsprechen den in Fig. 97 u. 98 quergeschnittenen. Der hintere Raum 3 (Fig. 109) ist dem in Fig. 100 geschnittenen Raume 3 gleichzusetzen. Der vom Zellstrang *q* nach hinten laufende *t* entspricht dem gleichbezeichneten auf Fig. 99. Der mit *l* auf Fig. 108 bezeichnete dem gleichbezeichneten auf Fig. 97 und 98. Fig. 110 zeigt uns die rechte Wand des Herzbeutels und der folgende Schnitt ergibt, dass direkt darauf das Lumen der Niere folgt.

Aus dieser Darstellung ist mit Sicherheit nur zu entnehmen, dass an Stelle des Herzens zu einer Zeit, wo die Niere schon eine kleine nach dieser Stelle sich öffnende Höhlung hatte, noch nichts lag, als mesodermale Muskelzellen. Später weitet sich hier ein Hohlraum aus, in dem zugleich ein solider Zellenstrang entsteht, der fast rechtwinklig zur Niere steht und im Ganzen nach der Kieme gerichtet ist. Dies ist das definitive Herz. Die sehr auffälligen Pulsationen an der Herzstelle der Embryonen jüngeren Stadiums (cf. Fig. 116 *hz*) werden vom Herzbeutel ausgeführt, obgleich derselbe bei der Contraction in der Mitte sich einschnürt und so den Eindruck des Herzens selbst hervorruft; denn zu dieser Zeit hat das Herz selbst noch eine viel geringere Grösse, ja es zeigt der solide Herzcyylinder noch kaum den Beginn einer Durchbohrung. Es dürfte der Herzbeutel hier die Funktion eines Larvenherzens ausüben.

Meine Angaben über die Entstehung der Niere aus dem Ectoderm auf der rechten Seite des Embryos stimmen mit den von *Bobretzky* an *Fusus* gemachten Beobachtungen genau überein. Ferner sah *Bobretzky* das definitive Herz aus einer Anhäufung von

Mesodermzellen entstehen. *Bütschli* sah den Herzbeutel pulsiren und in ihm das Herz entstehen. *Rabl* lässt die Niere aus dem Mesoderm entstehen; aber seine Beweisführung ist eigenthümlich. Er fand bei einem Embryo zu beiden Seiten des Enddarms grosse indifferente Mesodermzellen. Bei einem etwas älteren Embryo fand er dieselben zu einem Häufchen angeordnet. Bei einem noch etwas älteren fand er wieder das Ectoderm ununterbrochen über diese Zellen weglaufen, womit er nunmehr bewiesen glaubt, dass die bewussten Zellen nicht vom Ectoderm stammen. (Entw. gesch. d. Teller-schn. pag. 629). Sie sollen dann zur Niere werden.

VI. Einige Worte über die Bildung von Muskulatur, das Wachsen des Mantelrandes und den Deckel.

Was die Bildung der Muskulatur betrifft, so lässt sich diese am Spindelmuskel bequem sehen. Im Embryo Fig. 106 ff. bereitet sich die Bildung des Muskels eben vor, indem sich die Mesodermzellen bogenförmig zusammen ordnen (108 u. 110 *mu*). Zugleich fängt an dieser Stelle das Ectoderm an, neues Material zu liefern. Die einwuchernden Zellen legen sich in Bogenform neben einander und daraus entsteht der Spindelmuskel. Ebenfalls durch lebhaftes Ectodermwucherung vom Deckelbette aus kommt um diese Zeit, da das Nervensystem schon völlig gebildet ist, der bei Prosobranchiern vorkommende Deckelknorpel zu Stande, der öfters, besonders bei der Valvata mit Kalkkugeln reichlich durchsetzt ist.

Um das Wachsen des Mantelrandes zu zeigen, verweise ich auf Fig. 70. Hier sehen wir bei *mlf* die lebhafteste Ectodermwucherung und zugleich lässt der Schnitt die Form erkennen, in der die Falte weiter wächst. Später büsst ihr Ectoderm an Dicke bedeutend ein.

Der Deckel endlich legt sich nicht als ein Plättchen an von der Form, wie er später erscheint, sondern er zeigt sich zu Anfang schnecken-schalenartig gewunden bei der Bithynia. (Fig. 120 u. 121 tab. VII *dk*). Erst secundär legen sich concentrische Schichten um ihn an. Der anfangs eingeschlagene Bildungsplan, der Analogieen bei anderen Prosobranchiern hat, wird verändert.

VII. Ueber die Keimblätter der *Bithynia*.

Was die Keimblätter der *Bithynia* betrifft, so will ich mich kurz fassen; gleichwohl kann ich einige Bemerkungen nicht unterdrücken. Ich will zunächst einiges über die einzelnen Blätter sagen, wie sie allgemein als Ecto-, Meso- und Entoderm unterschieden werden.

Das Ectoderm ist eigentlich, so lange der Embryo sich entwickelt, nie in Ruhe. Schon bei der *Gastrula* sehen wir seine Kerne sich vermehren (Fig. 22 *vm*). Nach ihrem Schluss finden wir die eine Seite der Pseudokeimkugel in lebhaftester Wucherung (Fig. 23 *ec*). Auch noch in der Pseudogastrula (25) ist von einer einzelligen Ectodermlage nicht zu sprechen und so geht die Kernproduktion von diesem Blatte nach dem Innern an allen Orten fort. Oefters erscheint das Ectoderm mehrschichtig, aber dabei gegen das Mesoderm scharf abgesetzt. (Vgl. die Fig. 45—49 u. a. m.) Vor der Entstehung des Nervensystems finden wir es nur selten einschichtig; dabei bemerke ich, dass die Angaben sich nicht nur auf Schnitte von $\frac{1}{50}$ mm., sondern auch auf solche von $\frac{1}{100}$ mm. gründen. Erst vom Stadium der Fig. 63 ff. an beginnt das Ectoderm sich durchweg als eine einschichtige und meist bewimperte Zellenlage zu zeigen, aber auch hier gibt es Material zu Muskel- und Bindegewebszellen ab, sobald es nöthig wird; so am Mantelrand (Fig. 70 *mlf* und an anderen Stellen). Wie wir oben sahen, gibt es noch ganz spät Material ab zur Bildung des Spindelmuskels und Deckelknorpels. (Ich sehe natürlich von den aus ihm sich entwickelnden Organen hier ab.) Mit andern Worten: von einem selbständigen, vom Ectoderm wohl geschiedenen Mesoderm ist bei der *Bithynia* gar nicht die Rede. Alle Organe bilden sich entweder direct oder indirekt aus, vom Ectoderm zu diesem Behufe eingewuchertem Material, mit Ausnahme eines einzigen Organes: der Leber; aber merkwürdiger Weise entsteht auch der Darm aus dem Ectoderm. Von einer Entstehung des Mesoderms aus einer Zelle am Gastrulamund, wie z. B. *Rabl* es beschreibt, fand ich gar nichts. Wohl vermehren sich die Ectodermzellen an dieser Stelle, aber das ist alles. Die Mesodermelemente entstehen überall. Wie oft hatte ich mich nicht zu Anfang von Ectodermwucherungen täuschen lassen und zerbrach mir den Kopf über ihre Bedeutung und wurde doch nichts aus denselben als

embryonale Muskelzellen. Wenn somit von der Existenz eines selbständigen mesodermalen Blattes nicht gesprochen werden kann, so noch viel weniger von einer Spaltung desselben in ein Haut- und Darmfaserblatt und demnach eben so wenig von einer ächten Leibeshöhle wie bei den Wirbelthieren. Allerdings legen sich Zellen um den Darm, die späterhin wahrscheinlich zu seiner Muskulatur werden (Fig. 110, 111 *hd*), aber dies spricht nicht für ein gesondertes Darmfaserblatt, und zudem können diese Zellen durch Wucherung der Darmwandung entstanden sein, denn sowohl Mittel- wie Enddarm sehen wir öfters in lebhaftester Kernproduktion begriffen. (Siehe die für solche Wucherungen besonders instruktiven Bilder 54—58 *mesw*). So weiss ich auch nichts davon, dass der Herzbeutel die letzte Spur einer ächten Leibeshöhle sei.

In grosser Verlegenheit befinde ich mich in Hinsicht auf das Entoderm. Die Erfahrung, dass das so genannte Blatt bei der *Bithynia* gar nicht dem Darm den Ursprung gibt, liess mich auf den Verdacht fallen, dass das bei der *Gastrula* allgemein Entoderm genannte Blatt gar nicht dem beim Hühnchen so genannten Blatte entspreche. Zwar lag es nahe, an eine solche Gleichstellung zu denken, solange man glaubte, dass die *Gastrulahöhle* ein Darm sei und dass dieser in den definitiven übergehe. Da sich aber zeigt, dass diese Höhlung auch durch einen mächtigen Nahrungsdotter vertreten sein kann, der durch Knospung sich mit einer Hülle von kleinen Zellen umgibt, da sich ferner bei der *Bithynia* ergab, dass die *Gastruladarmzellen* gar nicht zum Darm werden, sondern zur Leber, so musste der Gedanke gerechtfertigt erscheinen, ob nicht am Ende die Zellen, welche die *Gastrulahöhle* auskleiden, dem Dotter des Hühnereis entsprächen und das bis jetzt sogenannte Ectoderm dem Blastoderm des Hühnereies, das sich bei dem letzteren dann in 4 Blätter spaltet, welche Spaltung aber beim Blastoderm des Schneckeneies unterbliebe.

Ich bin weit davon entfernt, diese Vermuthung zur Behauptung erheben zu wollen; denn mir mangeln schlagende Beweise und der Behauptungen, dass der *Gastrulamund* in den definitiven übergehe, sind noch viel zu viel; aber mir scheint, dass verschiedene Entwicklungsvorgänge ausser bei Mollusken auch bei Insekten z. B. u. a. m. leichter verständlich würden, wenn sich zeigen sollte, dass die bis jetzt mit Entoderm bezeichnete Zellschicht den das Blastoderm lie-

fernden Dotter repräsentirte, der dann vom Blastoderm, sei es durch Embolie oder durch Epibolie umschlossen würde. Was aus dem Nahrungsdotter dann jeweilen würde, wäre verschieden; bei einigen die Leber, bei anderen vielleicht auch etwas Darm, bei wieder andern gar nichts. Der Gegensatz der Blätterbildung durch Invagination und Delamination würde dann verschwinden, wir hätten eben überall Delamination in quantitativen Unterschieden.

Nun noch ein Wort über meine Keimkugel und Pseudo-keimkugel. Ich habe das Wort Keimblase, das den Säugethieren entnommen ist und von *Bischoff* stammt, mit Absicht vermieden, obgleich meine Keimkugel blasenförmig ist. Die *Bischoff'sche* Keimblase aber entspricht meiner Pseudokeimkugel; nur ist in ersterer der Nahrungsdotter schon fast aufgelöst, während er bei der Pseudokeimkugel eine solide Kugel bildet und dann zur Leber wird.

Damit schliesse ich meine Bemerkungen über die Keimblätter und zugleich diese Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*.

Figurenerklärung.

- Fig. 1—20. Furchungsstadien.
Fig. 21. Keimkugel.
Fig. 22. Gastrula.
Fig. 23. Pseudokeimkugel.
Fig. 24 u. 25. Pseudogastrula.
Fig. 26—31 }
Fig. 32—34 } Querschnittserien.
Fig. 35—38 }
Fig. 39—43. Längsschnittserie. ¹⁾
Fig. 44. Ein Längsschnitt.
Fig. 45—49. Längsschnittserie.
Fig. 50—58. Querschnittserie.
Fig. 59. Einzelner Querschnitt
Fig. 60—62. Querschnittserie.
Fig. 63—70. Querschnittserie. Zwischen 69 und 70 fehlen drei Schnitte.
Fig. 71—80. Querschnittserie.
Fig. 81—92. Querschnittserie.
Fig. 93—105. Querschnittserie.
Fig. 106—112. Längsschnittserie.
Fig. 113. Ein Längsschnitt zur Demonstration der Leberzellen.
Fig. 114. Ein Längsschnitt, um das Centralnervensystem zu zeigen.
Fig. 115. Ganzer Embryo nach einem Lackpräparat.
Fig. 116. Ganzer Embryo n. d. L.
Fig. 117. Schleife eines Gummistranges von oben gesehen. Die rothe Linie ist die dorsale, die blaue die ventrale.
Fig. 118. Umrisszeichnung zur Demonstration der Nierenlage und einer Schnittrichtung.
Fig. 119. Umrisszeichnung zur Demonstration einer Schnittrichtung.
Fig. 120. Deckelbett und Deckel.
Fig. 121. Deckel in der ersten Anlage.
Fig. 122. Nervensystem von oben.
Fig. 123. Nervensystem von der Seite.
Fig. 124. Länge, in der ein Millimeter bei der angewandten Vergrößerung erscheint.

¹⁾ Dass in der Nummerierung der Figuren die Zahl 42 fehlt, beruht auf einem Versehen, welches ich zu entschuldigen bitte.

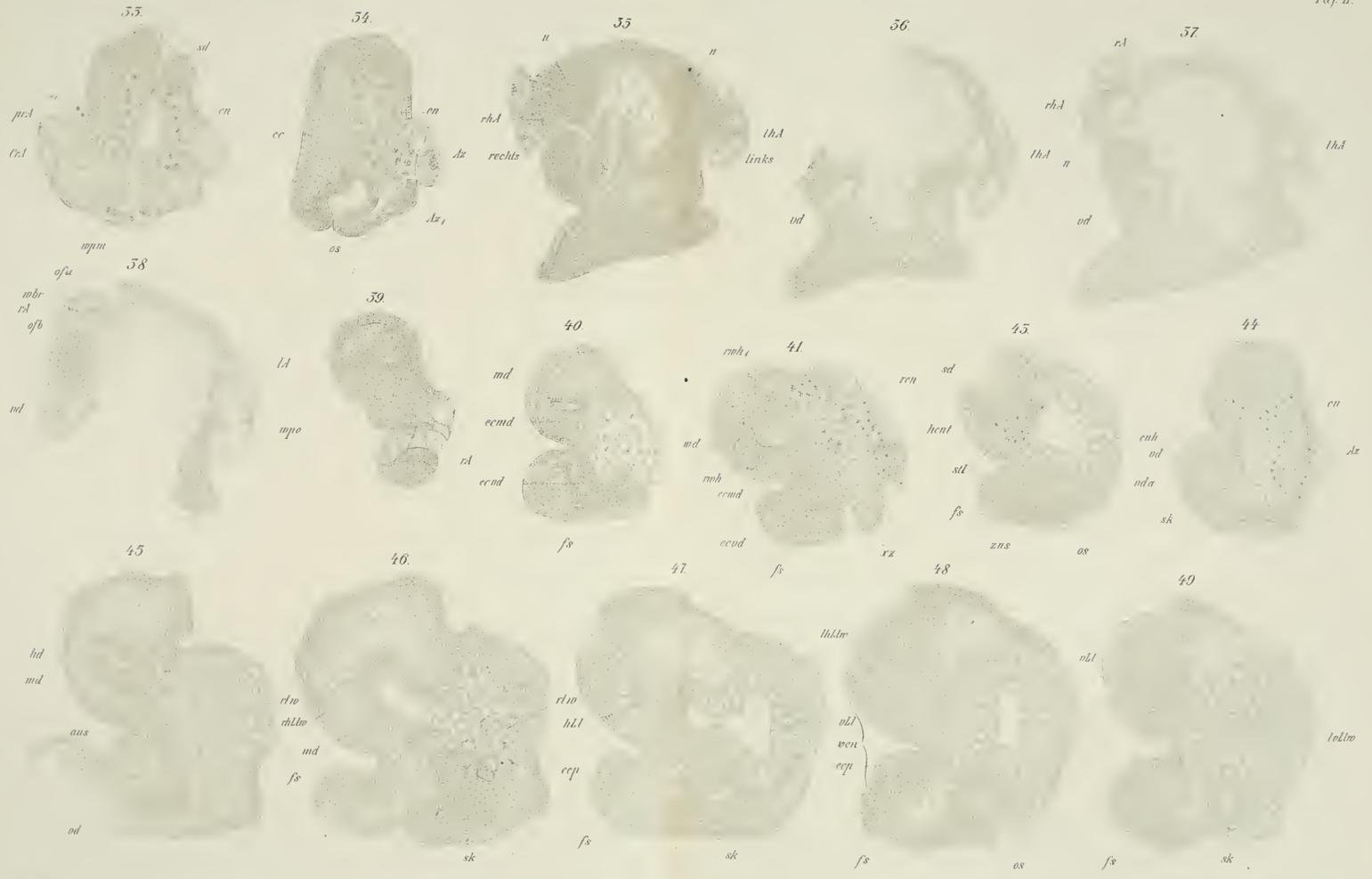
Figurenbezeichnung.

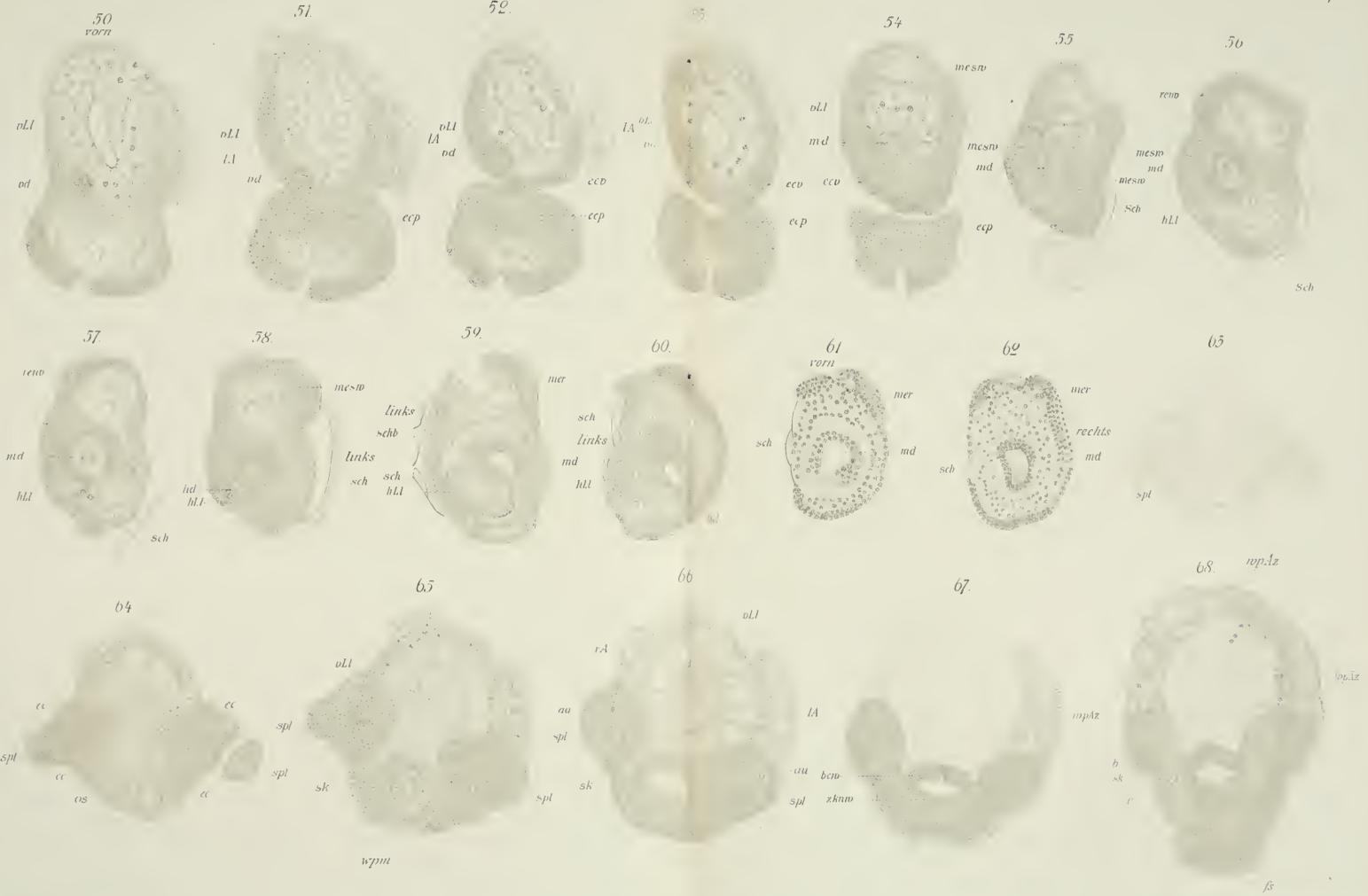
Vorbemerkung: Die Bezeichnung der Figuren 1—20 ist in dieses Verzeichniss nicht aufgenommen. Man vergleiche darüber den Text. Ebenso sei wegen der bei der Beschreibung des embryonalen Herzens angewandten Buchstaben und Zahlen auf den Text verwiesen.

- | | |
|---|---|
| <p><i>A</i> Ansa.
 <i>aAz</i> Aeussere Ansazellen.
 <i>abd</i> (oberes) Abdominalganglion.
 <i>abdw</i> Abdominalwucherung.
 <i>au</i> Auge.
 <i>aus</i> Aushöhlung des Vorderdarms.
 <i>Az</i> Ansazellen.
 <i>Bbc</i> Buccalcommissur.
 <i>bc</i> Buccalganglien.
 <i>BCc</i> Buccalconnectiv.
 <i>bew</i> Buccalwucherung.
 <i>bod</i> Boden der Kiemenhöhle.
 <i>br</i> Kiemen.
 <i>Cc</i> Cerebralcommissur.
 <i>com</i> Commissur zwischen dem Subintestinal- und Abdominalganglion.
 <i>con</i> Concretion.
 <i>Cp</i> Cerebropedalconnectiv.
 <i>Cpl</i> Cerebropleuralmasse.
 <i>CrA</i> Ansazelle mit mehreren Concretionen.
 <i>dec</i> dorsales Ectoderm.
 <i>dk</i> Deckel.
 <i>dkb</i> Deckelbett.
 <i>dR</i> dunkel gefärbter Ring.
 <i>ec</i> Ectoderm.
 <i>eccin</i> Ectodermeinstülpung.
 <i>ecmd</i> Ectodermwucherung zur Bildung des Mitteldarms.
 <i>ecp</i> Ectodermwucherung des Fussrückens.
 <i>ecv</i> Ectodermwucherung der Ventralfläche des Embryos.
 <i>ecvd</i> Ectodermwucherung zur Bildung des Vorderdarms.
 <i>ein</i> leichte Einbuchtung.</p> | <p><i>en</i> Entoderm.
 <i>enh</i> Entodermhöhle.
 <i>fs</i> Fuss.
 <i>fur</i> Furchungshöhle.
 <i>furp</i> In die Pedalmasse schneidende Furche.
 <i>furvi</i> Furche in der Visceralwucherung.
 <i>gol</i> ganglion olfactorium.
 <i>grw</i> } grössere Zellen im Ectoderm.
 <i>grz</i> }
 <i>hb</i> Herzbeutel.
 <i>hd</i> Enddarm.
 <i>hent</i> Hinterer Entodermfortsatz.
 <i>hl</i> kleine Höhle.
 <i>hLl</i> hinterer Leberlappen.
 <i>hz</i> definitives Herz.
 <i>iAz</i> innere Ansazellen.
 <i>Kh</i> Kiemenhöhle.
 <i>kr</i> Kiemen.
 <i>krn</i> Kernfigur.
 <i>kstr</i> Kernstrasse.
 <i>lA</i> linke Ansa.
 <i>lC</i> linkes Cerebralganglion.
 <i>lCPl</i> linke Cerebropleuralmasse.
 <i>lHA</i> Höhlung der linken Ansa.
 <i>lHLw</i> linke Wand des hinteren Leberlappens.
 <i>lVLw</i> linke Wand des vorderen Leberlappens.
 <i>lPl</i> linkes Pleuralganglion.
 <i>md</i> Mitteldarm.
 <i>mesw</i> Ectodermwucherung zur Mesodermbildung.
 <i>mlf</i> Mantelfalte.</p> |
|---|---|

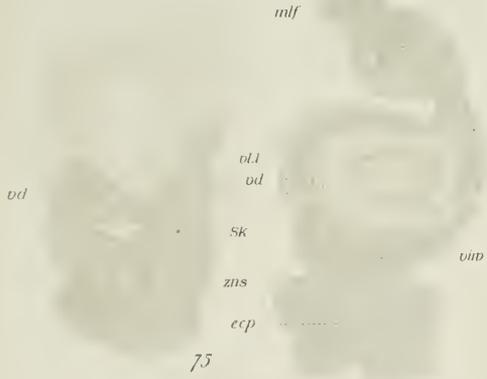
- mu* Spindelmuskel.
n Nervensystem.
ne vom gangl. olfact. ausgehender Kernstrang.
nhz Nackenherz.
nier Niere.
ofa }
ofb } Oeffnungen der Ansaе.
org fragliches Organ.
os definitiver Mund.
ot Otocyste.
Pc Pedalcommissur.
ped Pedalganglien.
PlC Pleuropedalconnectiv.
plverb Verbstrang zw. d. linken Pleural- und dem Subintestinalganglion
Pp Pleuropedalconnectiv.
Ppg Propedalganglion.
prA Ansazelle mit Protoplasma u. Kern.
prlz protoplasmaleere Zellen.
prot Protoplasma.
rA rechte Ansa.
ren rechte Entodermsackwand.
renv Nierenverdickung.
rhA Höhlung der rechten Ansa.
rhLlw rechte Wand des hinteren Leberlappens.
rlw rechte Wand des vorderen Leberlappens.
rpl rechtes Pleuralganglion.
rwh rechte Wand des hinteren Entodermsackfortsatzes
Sbi Subintestinalganglion.
sch Schale.
schb Schalenbett.
sd Schalendrüse.
sdF Schalendrüsensfortsatz.
sdw Schalendrüsenswucherung.
sk Schlundkopf.
skw Schlundkopfwand.
spi Supraintestinalganglion.
spl Sinnesplatten.
stl Ansatzstelle des Entodermsackfortsatzes.
tent Tentakel.
uabd unteres Abdominalganglion.
ueb Uebergang der rechten Ansa in's Entoderm.
vd Vorderdarm.
vda Anfangstheil des Vorderdarms.
vdw Wandung des Vorderdarms.
vel Velum.
vent vorderer Fortsatz der Entodermmasse.
verb Verbindungsstrang zw. d. gangl. olf. und der Visceralwucherung.
verbspi Verbindungsstrang zwischen dem ganglion olfactorium und dem Supraintestinalganglion.
verbpsp Verbindungsstrang zwischen dem rechten Pleural- und dem Supraintestinalganglion.
verbpsab Verbindungsstrang zwischen dem Supraintestinalganglion und der Abdominalwucherung.
verbpsb Verbindungsstrang zwischen dem linken Pleural- und dem Subintestinalganglion.
viv Visceralwucherung.
vkv ventrale Kernvermehrung.
vLl vorderer Leberlappen.
vm Kernvermehrung am Umbiegungsrand der Gastrula.
wbr Wimperbrücke.
wpAz wimpernde Ansazellen.
wpm wimpernde Mundzellen.
wpo Wimperöffnung.
x fragliches Organ.
xz künstliche Risse.
zb Zellen am Umbiegungsrand der Keimkugel.
zkn Zungenknorpel.
zknw Zungenknorpelwucherung.
zns Zungenscheide.
zw Zellen am Umbiegungsrand der Keimkugel.







69



70.

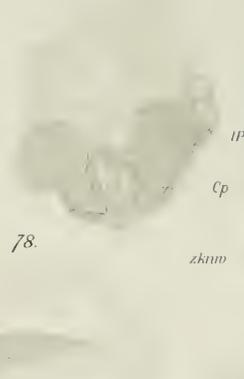
71.



72.



73.



74



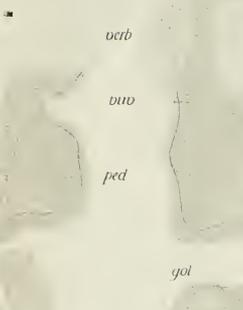
75



76.



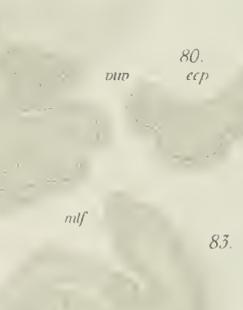
77



78.



79



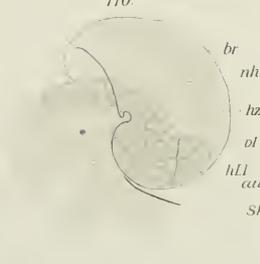
80.

ecp

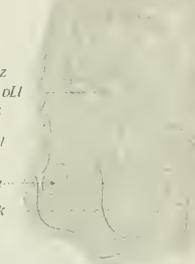
115.



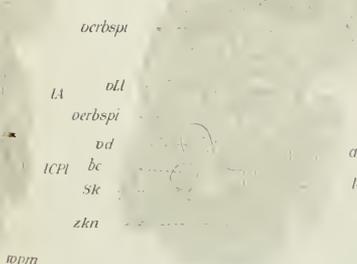
116.



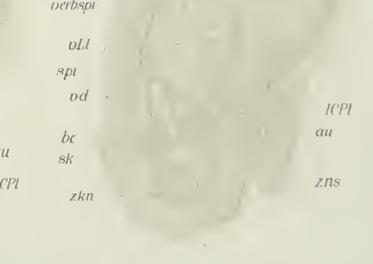
81.

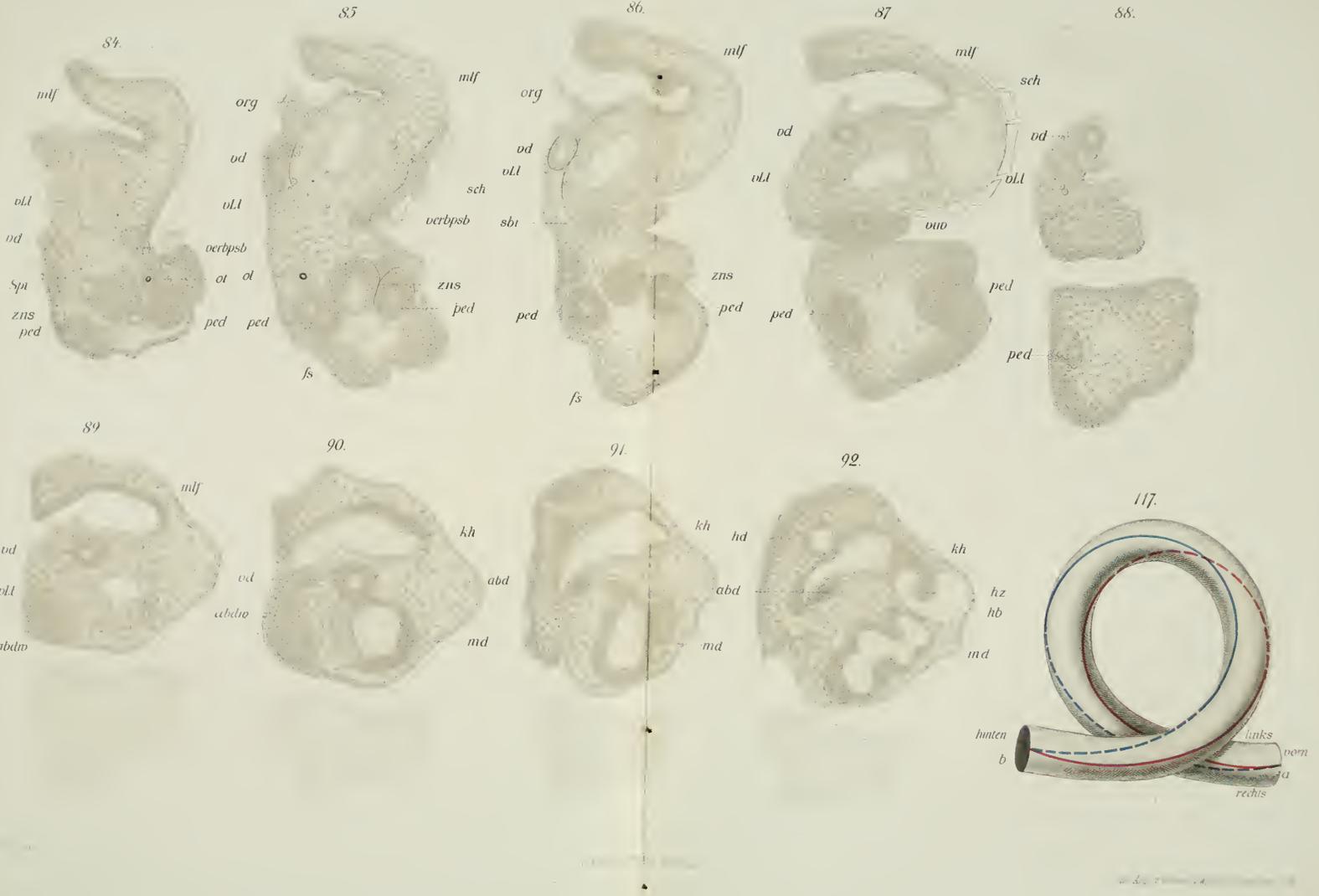


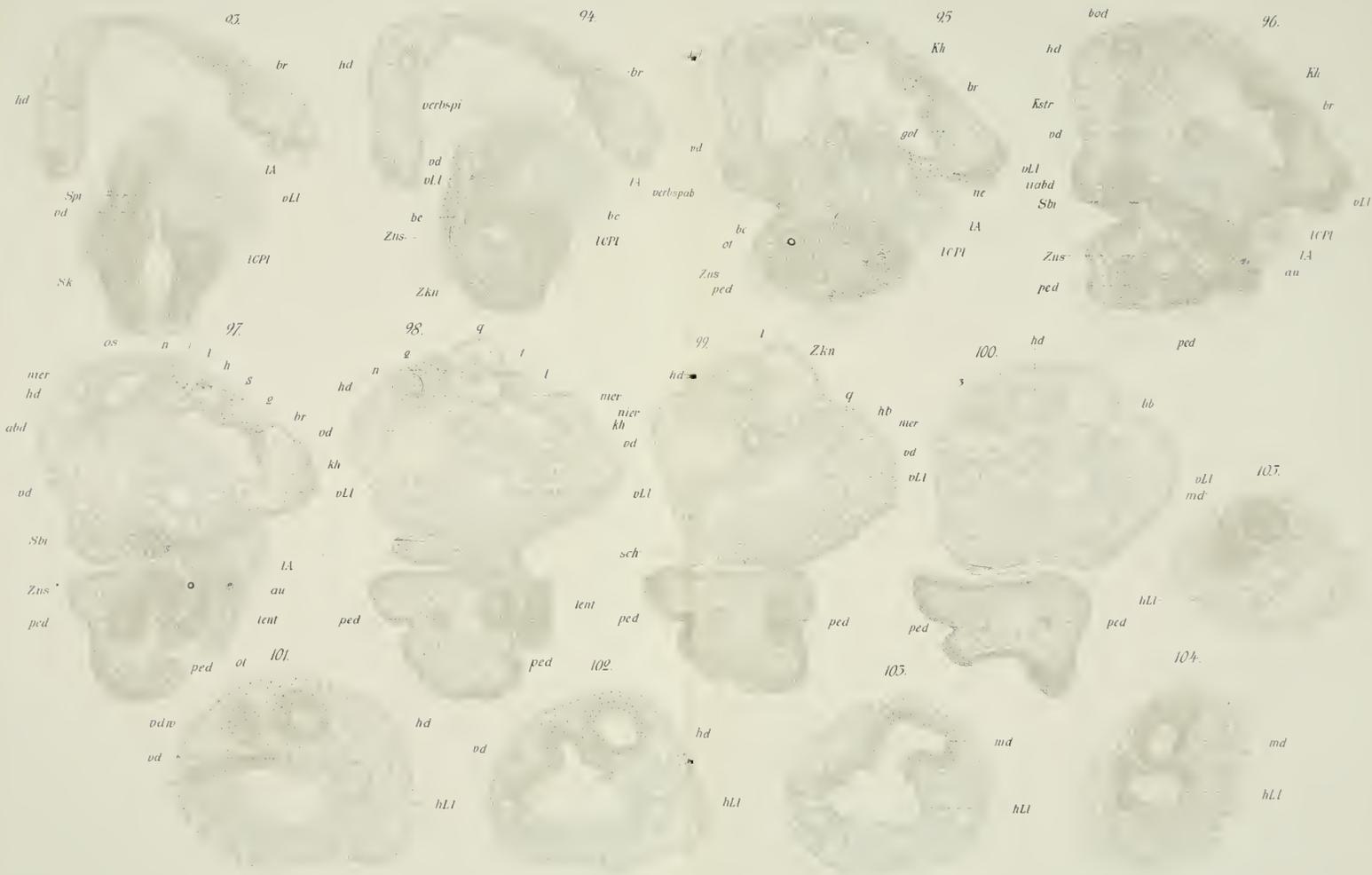
82.



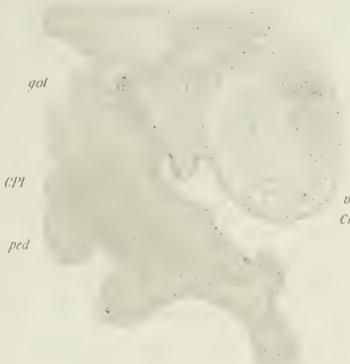
83.







106.



107.



108.



109.



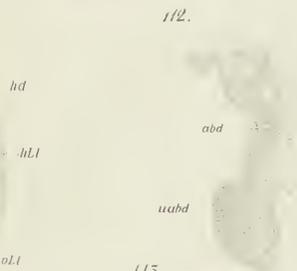
110.



111.



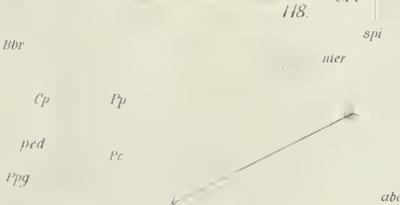
112.



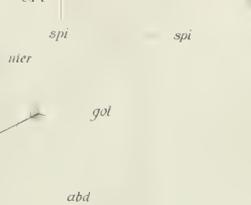
114.



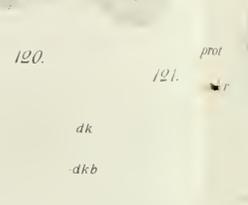
117.



118.



120.



121.



1 mm

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologisch-Zoatomischen Institut in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Sarasin Paul Benedict

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. 1-68](#)