

dermaßen: „Die geflügelten Tierchen begeben sich in enge Rindennisen, hier setzen sie zweierlei Tierchen in Eiform ab, die ihre Umhüllung alsbald abstreifen. Es erscheinen grüngelbe, kleinere, und weißlich grüne größere Tierchen. Die erstern sind 0,5—0,75 mm lang und männlichen, die andern 1 mm lang und weiblichen Geschlechtes, beide ohne Schnabel“. Von einem geflügelten Tiere werden 6—8 solcher Jungen erzeugt, die sich bald nach der Geburt begatten, worauf das Weibchen ein 0,5 mm langes Ei ablegt, welches umgeben von der Haut der abgestorbenen Mutter überwintert.

Der verschiedenen Größe der Geschlechtstiere entspricht auch hier diejenige der „Eier“, aus welchen dieselben kommen.

Die Uebereinstimmung des hier geschilderten Vorganges bei einer Aphide mit dem entsprechenden bei der *Phylloxera* ist ebenso auffallend als für die Deutung des letztern in dem oben angegebenen Sinne maßgebend. Denn bei *Pemphigus spirothecae* ist kein Zweifel mehr möglich, dass die von der geflügelten Form abgelegten Gebilde keine Eier im gewöhnlichen Sinne sein können, sondern mit den Puppen der übrigen Insekten verglichen werden müssen; aus einem Ei schlüpft wohl eine Larve aus, aber nie ein geschlechtsreifes Imago. —

Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden.

- [1] Müller J., Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Pteropoden in: Monatsber. Akad. Berlin, 19, März 1857, S. 180—204, 1858.
- [2] Semper C., Entwicklungsgeschichte der *Ampullaria polita* Desh. nebst Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte einiger anderer Gastropoden aus den Tropen. Gekr. Preisschr. Utrecht 4^o 20 S. 4 Taf. 1862.
- [3] Eisig Hugo, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus* in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 19. Bd., S. 297—324, T. 25, 1869.
- [4] Rabl Carl, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten in: Jena. Zeit. Nat., 9. Bd., S. 195—240, T. 7—9, 1875.
- [5] von Ihering H., Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Helix*, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Phylogenie der Pulmonaten. *ibid.* S. 299—338, T. 17—18, 1875.
- [6] Fol Herm., Sur le développement des Ptéropodes in: Arch. Z. Expér., Tome 4 p. 1—214, T. 1—10, 1875.
- [7] Fol Herm., Sur le développement des Gastéropodes pulmonés *ibid.* Tome 8, p. 103—232, T. 9—18, 11 Fig., 1880.
- [8] Joyeux-Laffaie J., Organisation et développement de l'Oncidie (*Oncidium celticum* Cuv.) *ibid.* Tome 10, p. 225—383, T. 14—22, 1882.
- [9] Rouzand H., Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Montpellier. 8^o. 144 p. 8 Taf. 1885.
- [10] Brock J., Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Ent-

wicklung einiger anderer Organsysteme in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 44. Bd., S. 333—395, T. 22—25, 1886.

- [11] Semper C., Ueber Brock's Ansichten über Entwicklung des Mollusken-Genitalsystems in: Arb. Z. Zoot. Inst. Würzburg, 8. Bd., S. 213—222, 3 Fig., 1887.
- [12] Simroth H., Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung von *Agriolimax laevis* in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 45. Bd., S. 646—663, T. 34, 1887.
- [13] Ganin M., Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken in: Warschauer Universitätsber., 1873, Nr. 1, S. 115—171. [Ref. in: Jahresber. f. Anatomie u. Physiol. (Hofmann u. Schwalbe) 1. Jahrg., S. 355—360.]

Ogleich die Entwicklung der Gastropoden ziemlich oft Gegenstand spezieller Untersuchungen gewesen ist, so ist das Augenmerk bei denselben doch meist auf ganz bestimmte Phasen resp. Organe gerichtet gewesen, während andere Organe sehr stiefmütlich behandelt wurden. Wenn grade zu den letztern das Genitalsystem gehört, so ist dies um so mehr zu verwundern, als demselben im ausgewachsenen Zustande ein ziemlich wichtiger Posten in der Systematik eingeräumt wird. Die meisten Forscher, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Gastropoden beschäftigt haben, begnügen sich damit, die Genitalorgane entweder mit Stillschweigen zu übergehen oder ausdrücklich hinzuzufügen, dass sie keine Beobachtungen darüber gemacht haben. Eine kleine Anzahl gibt einige wenige Notizen, und eigentlich nur drei, Eisig, Rouzaud, Brock haben den Geschlechtsapparat zum besondern Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht, und diese drei weichen in ihren Resultaten so weit von einander ab, wie es nur möglich ist.

Müller [1] beobachtete das Keimorgan (Zwitterdrüse) bei den Pteropoden (*Creseis*) schon sehr frühzeitig. Jedenfalls tritt es bereits vor der Ausbildung der traubigen, sekundären¹⁾ Leber auf. Desgleichen bemerkte Semper [2] dieses Organ bei *Ampullaria* bereits einige Tage vor dem Ausschlüpfen.

Bei *Limnaea* entwickelt sich nach Eisig der ganze Geschlechtsapparat aus 3 vollständig von einander getrennten Keimen: 1) dem Keimorgan mit seinem Ausführungsgang, 2) dem Penis mit dem untern zylindrischen Teile des Vas deferens (fortan Penisteil genannt) und 3) dem Ovidukt mit dem obern (Prostata-) Teile des Vas deferens. Von diesen 3 Keimen entwickelt sich der erstere am schnellsten, sowohl was seine Volumenvergrößerung als auch seine histologische Differenzierung anlangt. Man trifft bereits ausgebildete Geschlechts-

1) Als sekundär kann man diese Leber bezeichnen im Gegensatz zu dem primären Leberschlauche, welcher sich bei jungen Tieren bis in die Spitze der Schale erstreckt, später sich aber rückbildet und die traubige, definitive Leber an seinem, dem Magen zugekehrten Ende in zwei Partien hervorknospen lässt.

produkte in dem Keimorgane an, wenn die Ausführungsgänge (Ovidukt und Vas deferens) noch aus embryonalen Zellen bestehen, mithin an eine Funktion derselben noch nicht zu denken ist. Aehnlich aber wie von den Geschlechtsprodukten sich die männlichen eher ausbilden als die weiblichen, so entwickeln sich auch von den accessorischen Geschlechtsorganen die männlichen früher als die weiblichen. Der Penis zeichnet sich in seiner embryonalen Periode durch ein auffallend großes Volumen aus, und von ihm tritt ein Schlauch ab, der Penis-teil des Vas deferens, welcher sich erst sekundär mit dem vom Ovoseminaldukt¹⁾ abspaltenden Prostatateile des Vas deferens in Verbindung setzt. Der Ausführungsgang des Keimorganes tritt ohne Zweifel auch erst sekundär mit den Leitungswegen, welche aus dem dritten Keime entstehen, in Verbindung, und zwar an der angeschwollenen Spitze desselben, welche sich später wahrscheinlich in die Eiweißdrüse umbildet. Weder Eisig noch Semper²⁾ geben an, aus welchen Keimblättern die einzelnen Organe sich entwickeln.

Nach Ganin [13] entsteht das Epithel der Genitalorgane aus dem Ektoderm. Rabl [4] folgert dagegen aus der Lage und dem Umstande, dass er zu keiner Zeit eine Einstülpung des Hautsinnesblattes in das Entoderm hineinwachsen und dort endigen sah, dass das Keimorgan aus einem der beiden innern Keimblätter hervorgehe. Die ausführenden Teile des Geschlechtsapparates leitet er dagegen aus dem Ektoderm ab und glaubt ihre Anlage in einer Einstülpung desselben am Mantelrande erblicken zu dürfen. Die Trennung der Geschlechtsöffnungen bei den Süßwasser-Pulmonaten ist nach ihm nur auf zwei Wegen zu erklären: entweder hat sich die ursprüngliche Oeffnung in zwei Hälften geteilt, oder es hat sich daneben eine zweite entwickelt.

Nach von Ihering [5] legt sich der Genitalapparat von *Helix* seiner ganzen Länge nach aus dem Mesoderm an und stellt an nahezu reifen Embryonen einen langen, dünnen Faden dar, an dem sich bei

1) Ich finde diesen Namen, der ja auch schon früher gebraucht wurde, bedeutend besser als „Ovispermatodukt“, welcher aus 2 lateinischen und einem griechischen Worte zusammengesetzt ist.

2) Fol [6] sagt von Semper und Eisig: ils „se bornent à dire qu'elle (nämlich das Keimorgan) se détache de la partie postérieure du foie“. Es ist aus dieser Angabe nicht zu ersehen, in welchem Sinne er das Wort „détache“ braucht. Braucht er es im übertragenen Sinne, so hat er Semper und Eisig richtig verstanden, denn dieselben sagen nur, dass sich das Keimorgan von der Leber abhebt d. h. sich von ihr unterscheiden lässt, ohne damit seine Herkunft anzudeuten. Joyeux-Laffaie [8], der vielleicht Semper's und Eisig's Arbeiten nicht im Original gelesen hat, sondern sich nur auf Fol's Angabe stützt, macht aus dieser folgendes: „cet auteur (Eisig), ainsi que Semper, — — —, pense que la glande hermaphrodite se produit aux dépens du foie, dont une partie se détacherait pour lui donner naissance“. Dergleichen zu behaupten ist aber weder Eisig noch Semper in den Sinn gekommen.

genauer Untersuchung schon alle wichtigern Teile nachweisen lassen. Mit dieser Bemerkung dokumentiert er aber zugleich, dass er nicht die ersten Entwicklungsstadien vor sich hatte, mithin zu seiner vorgehenden Behauptung nicht berechtigt war. Die eigentliche Ausbildung der einzelnen Teile ist nach ihm indess postembryonal.

Fol's Untersuchungen an den Pteropoden [6] erstrecken sich nur auf das Keimorgan, dessen Bildung er bei *Creseis* und *Hyalocylis* beobachtete. Während er aber im Texte die Ansicht ausspricht, dass das Keimorgan, welches zwischen Körperwand und dem primären Leberschlauch entsteht, sich von dem letztern abzweige und also ganz entodermaler Natur sei, ändert er im Nachtrage zu seiner Arbeit seine Meinung dahin ab, dass der männliche Teil des Keimorgans vom Ektoderm stamme, diejenige Schicht dagegen, welche zum Ovarium wird und sich zeitlich später entwickelt, durch direkte Spaltung der Wandzellen des primären Leberschlauches entstehe. In seiner Abhandlung über die Pulmonaten [7] behauptet er, dass die Einstülpung, welche Rabl für die Anlage der ausführenden Geschlechtswege halte, der After sei. Ueberhaupt legten sich zur Zeit dieser Einstülpung die Geschlechtsorgane noch gar nicht an¹⁾.

Joyeux-Laffuie [8] findet im Gegensatz zu den andern Beobachtern, welche die Entwicklung der Genitalorgane bei den Pulmonaten in eine sehr späte Zeit verlegen, dass sich bei *Onchidium* das Keimorgan bereits sehr früh, ungefähr zu gleicher Zeit wie die Niere, und zwar zwischen dieser und dem After nahe am Mantelrande anlegt. Ursprünglich bildet es nur eine kleine Hervorragung nach dem Innern, schnürt sich aber immer mehr vom Mantel ab und lagert sich schließlich als eine kleine birnförmige Masse neben den Enddarm, bleibt dagegen mit dem Mantel durch einen stielähnlichen Fortsatz in Verbindung. Bis zum Ausschlüpfen des Embryos behält sie ihre Lage bei, rückt aber später während der Wanderung des Mantels von der rechten Seite fort und unter den Magen. Kurz hinterher zeigen sich Vagina, Ovidukt, Eiweißdrüse und Begattungstasche. Ueber die Bildungsweise dieser letztern Organe hat Verf. nichts Sicheres erfahren können, doch glaubt er aus seinen Beobachtungen schließen zu dürfen, dass sie sich aus einer neuen Einstülpung des Ektoderms entwickeln und sich erst später mit dem Ausführungsgange des Keimorgans in Verbindung setzen. Jedenfalls schien ihm der letztgenannte Aus-

1) In derselben Arbeit sagt Fol, dass die Zellengruppe in der Nähe der Niere bei *Limnaea*, welche Lankester für die Anlage der Genitalorgane halte, gar nicht existiere. Ich habe in der betreffenden Publikation Lankester's gar keine Deutung dieser „problematical mass“ seitens des Autors gefunden. Ebenso wenig kann ich in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 22. Bd., S. 285 eine Arbeit von Ganiu über die Entwicklung von Mollusken finden, obgleich nach Fol eine solche dort stehen soll.

führungsgang eine zeitlang frei und ohne Verbindung mit den erstern zu sein.

Nach Rouzeaud¹⁾ [9] ist der ganze Genitalapparat der Pulmonaten das Produkt eines einzigen Keimes, der Primitivknospe, welche ein wenig vor dem Ausschlüpfen des Embryo aus dem Eie an der innern Wand seiner Nackengegend erscheint und anfänglich rapide wächst. Bald darauf entsteht eine zweite Knospe, die Penisknospe, welche bei *Helix* auf der Primitivknospe selbst, ein wenig von der Nackenwand entfernt, bei *Limnaea* dagegen an der letztern selbst in geringer Entfernung von der Primitivknospe hervorsprosst. Verf. glaubt das Verhalten bei *Limnaea* aus einem sekundären Abrücken erklären zu müssen. Die Verlängerung der Primitivknospe über die Penisknospe hinaus teilt sich nun durch zwei Längsspalten in drei von einander geschiedene Gänge, von denen der mittlere den Ovidukt, von den beiden seitlichen aber derjenige, welcher dem Penis zugewendet ist, das Vas deferens, der andere das Receptaculum seminis bildet, indem er sich an seinem der Eiweißdrüse zugekehrten Ende ablöst und frei wird. In der Penisknospe tritt nun ebenfalls eine Spalte auf, welche dieselbe in den eigentlichen Penis und den Penisteil des Vas deferens zerlegt. Die Vereinigung des letztern mit seinem Prostatateile geschieht in der Weise, dass die Spalte der Penisknospe sich an der Wurzel der letztern mit der Spalte, welche den Prostatateil von dem Ovidukte trennt in Verbindung setzt. Das Flagellum entsteht am Penisteile des Vas deferens. Die Eiweißdrüse und das Keimorgan entwickeln sich von dem freien Ende der Primitivknospe aus, bis wohin die Spalten nicht vordringen und dessen Zellen einen embryonalen Charakter bewahrt haben. Das Keimorgan entwickelt sich zeitlich vor der Eiweißdrüse. Später tritt an der Primitivknospe noch eine zweite sekundäre Knospe auf, die Pfeilknospe, aus welcher sich die betreffenden Organe entwickeln. — Die Lumina der einzelnen Teile treten, ebenso wenig wie die vorhin erwähnten Spalten, nicht sogleich in ihrer ganzen Länge auf, sondern inselartig an verschiedenen Stellen, und fließen erst allmählich zusammen. Sie werden auch nicht von Anfang an von einem Epithel ausgekleidet, sondern entstehen dadurch, dass die zentralen Zellen auseinanderweichen oder im Kampfe ums Dasein mit den andern Zellen unterliegen und einer Degeneration anheimfallen. Die Absonderung der betreffenden Sekrete ist nicht etwa eine Thätigkeit der lebenskräftigen Zellen, sondern „die Drüsenfunktion findet statt, wenn das Lebensende über die Zellen hereinbricht. Diese verlieren ihre Individualität, indem sie ihren Inhalt entleeren und spielen auf diese Weise die Rolle von Drüsen“²⁾. —

1) Nicht Rouzeaud, wie Brock beständig den Namen dieses Autors schreibt.

2) In Uebereinstimmung mit dieser Vorstellung steht die Ansicht des Verf. über die sog. Becherzellen: „Es gibt keine Becherzellen, sondern nur einen

Verf. hält die komplizierte Form der Genitalorgane für die ursprüngliche bei den Pulmonaten; die einfachern sind durch Reduktion oder Schwund der einzelnen Teile zu erklären, welcher durch Verdoppelung der betreffenden Organe eingeleitet wird.

Broek [10], dessen Untersuchungen sich allerdings nur auf eine einzige Species [*Agriolimax agrestis* (L.) Mörch] erstreckt haben, gelangte zu völlig andern Resultaten. Er fand die erste Anlage der Geschlechtsorgane bei Larven, welche unmittelbar vor dem Ausschlüpfen standen. Sie wurde durch einen feinen, aber bereits mit deutlichem Lumen versehenen Zellstrang, den primären Geschlechtsgang, dargestellt, der sich sowohl an seinem vordern wie an seinem hintern Ende in die Mesodermzellen verlor. Zu keiner Zeit konnte Broek an seinen Schnittreihen etwas einer ektodermalen Einstülpung vergleichbares wahrnehmen, und er bezeichnet daher die Ableitung des primären Geschlechtsorganes aus dem Ektoderm als vollkommen irrig. Das Keimorgan, dessen histologische Differenzierung sich verhältnismäßig erst spät vollzieht, entsteht zur Zeit des Ausschlüpfens gleichfalls aus dem Mesoderm und tritt erst später mit dem ihm entgegenwachsenden primären Geschlechtsgange durch den Zwittergang in Verbindung. Letzterer bildet sich ebenfalls aus dem Mesoderm und zwar ungefähr gleichzeitig auf der ganzen Strecke seines Verlaufes; doch wird die Mitte von ihm später deutlich als seine beiden Enden. Das erste Organ, welches sich am primären Geschlechtsgange anlegt, ist der Penis, und darauf folgt die Bildung des Atriums. Die nächsten drei wichtigen Veränderungen, welche sich vollziehen, deren zeitliche Reihenfolge aber unter einander an keine feste Regel gebunden zu sein scheint, bestehen in der Differenzierung des Vas deferens, der Ausstülpung des Penisblindsackes und der Spaltung des primären Geschlechtsganges in zwei Kanäle, den „weiblichen“ und den „männlichen“ Gang. Endlich erfolgt auch der Durchbruch der äußern Geschlechtsöffnung. Das Vas deferens, welches am Fundus des Penis als kleine Ausstülpung entsteht, wächst an der Wand desselben in die Höhe, dem weiblichen Gange entgegen, und öffnet sich unter Resorption der Berührungsstelle der beiderseitigen Wände in jenen. Der männliche Gang löst sich an seinem hintern Ende vom weiblichen Gange ab und verschwindet spurlos, während der weibliche Gang sich zum Ovoseminaldukt und Ovidukt umbildet. Das Receptaculum seminis entsteht als eine Ausstülpung des Penis und ist also als ein Derivat desselben aufzufassen. — Der vorübergehend abgespaltene Gang kann nach Broek nur das Homologon der männ-

becherförmigen Zustand der Epithelzellen, welcher eintritt, wenn durch teilweise Ruptur der Zellwand das Lebensende über die Zellen hereinbricht“. Die auf solche Weise untergehenden Epithelzellen werden durch Elemente aus der subepithelialen Schicht, welche einen embryonalen Charakter bewahrt, ersetzt.

lichen ausführenden Geschlechtswege der nächst verwandten hermaproditischen Formen, nämlich der Opisthobranchier, sein. Da nun dieser „männliche“ Gang bereits bei den Stylommatophoren verschwindet, so kann der männliche Gang der Basommatophoren, deren Genitalorgane doch von denjenigen der Stylommatophoren abzuleiten sind, nicht demjenigen der Opisthobranchier homolog sein, und seine Entstehung ist so zu denken, dass die Samenrinne nebst Prostata (das Produkt der weiblichen Leitungswege) mit samt dem Penis der Stylommatophoren sich von den weiblichen Leitungswegen abtrennen und der Penis selbständig nach außen durchbricht. Es würde also die einzige Genitalöffnung der Stylommatophoren nur der weiblichen Öffnung der Basommatophoren homolog sein. Der Penis und das Vas deferens der Pulmonaten ist daher nicht den betreffenden Organen der andern Gastropoden homolog, sondern stellt eine innerhalb dieses Phylums erworbene Neubildung dar.

Alle diese Spekulationen, welche Brock auf den verschwindenden männlichen Gang der Stylommatophoren aufgebaut hat, werden von Semper [11] über den Haufen geworfen, indem derselbe nachweist, dass Brock eigentlich nur beobachtet hat, dass sich der männliche Gang an seinem hintern Ende vom weiblichen Gange ablöst. Ganz genau an derselben Stelle liegt aber nachher das Receptaculum seminis. Was war also natürlicher, als anzunehmen, dass letzteres aus ersterem hervorgegangen sei? Wenn Brock nicht zu diesem einfachen Resultat gelangt ist, so hat das darin seinen Grund, dass er in den Entwicklungsstadien das Receptaculum seminis mit einem drüsigen Anhang des Penis, dem Homologon des Liebespfeilsackes, verwechselt hat, wie Semper aus Brock's eignen Figuren und Angaben nachweist. Dass der sog. „männliche“ Gang sich thatsächlich in das Receptaculum seminis umwandelt, dafür sprechen nicht nur die Untersuchungen von Rouzaud, sondern auch nicht selten auftretende Hemmungsbildungen, bei welchen das Receptaculum seminis mit dem „weiblichen“ Gange durch ein Divertikel in Verbindung bleibt. Dieses Verhalten, wovon Semper einen Fall bei *Helix* anführt, ist überdies für *Onchidium* und *Vaginulus* das normale.

Auch Simroth [12] ist der Ansicht, dass der verschwindende männliche Gang zum Receptaculum seminis wird. Letzteres ist durchaus nicht als Derivat des Penis aufzufassen, wie aus seiner Lage im allgemeinen und aus seiner Entwicklung zu ersehen ist. Bei Formen wie *Amalia marginata* und *Vitrina ruivensis* z. B. bildet es einen Anhang des Oviduktes und schmiegt sich demselben in frühern Stadien genau so an, wie in Brock's Figuren der männliche dem weiblichen Gange. — Die Rouzaud'sche Angabe von der Kontinuirlichkeit der Anlage des Genitalapparates sucht Simroth, Brock gegenüber, aufrecht zu erhalten, indem er annimmt, dass es dem letztern nur nicht geglückt sei, dieselbe zu beobachten. Die Erklärung, wie dies

gekommen sei, und warum der Zwittergang in der Mitte später sichtbar wird als an seinen beiden Enden, lautet folgendermaßen: Durch die vom distalen Ende ausgehende Anlage der Genitalorgane „wird auf die dahinter liegenden, indifferenten Zellmassen des Mesoderms eine Anregung, ein Druck, ein Stoß ausgeübt, der sich gradlinig fortpflanzt und so weit reicht, bis er an irgend einer freien, sagen wir Cölomfläche des Blastems Grenze und Widerstand findet. Wie eine Welle sich kaum sichtbar auf der Oberfläche oder noch weniger deutlich in einer Flüssigkeit fortpflanzt, am Ufer aber durch höhern Ausschlag sich erst bemerklich macht, so wird die Zwitterdrüse sichtbar, bevor es gelingt den ganzen Zusammenhang in der Genitalanlage zu erblicken. Wie aber eine Welle (und trotz des veränderten Mediums scheint mir der Vergleich völlig zu passen) in einer Flüssigkeit bei gradliniger Fortpflanzung die Nachbarteile mit einbezieht, je näher desto stärker, so dass der Choc nach den Seiten unmerklich ausklingt, so muss selbstverständlich in der graden Linie zwischen distalem Ende und Zwitterdrüse eine gewisse Zellverdichtung vorhanden sein, die nach den Seiten allmählich abschwilt; erst später isoliert sich der Strang. Man könnte noch weiter gehen in dem Vergleiche: wie eine starke Welle, einmal erregt, sich über die Wasseroberfläche ausbreitet, so dass ihre Höhe und Sichtbarkeit mit der Entfernung vom Ausgangspunkte abnimmt, und wie trotzdem am Endpunkte, dem Durchschnittspunkte der Stoßlinie mit dem Gegenufer, ein starker sichtbarer Ausschlag erfolgt, so nimmt die Zelldichte vom distalen Gange ab, ist in der Gegend des Zwitterganges kaum noch bemerklich, findet aber im Endpunkte der Zwitterdrüse ihren sehr lebhaften Ausdruck. Dass die Zwitterdrüse an einer freien Fläche (die auf geringen Spaltraum begrenzt sein kann) entsteht, wird bewiesen durch ihre sofortige feste Umhüllung mit einer Bindegewebshaut; die gleich anfangs starke Pigmentierung ist auf den in der Art der Anlage gegebenen Druck oder Stoß zurückzuführen, für den sie umgekehrt zum Beweis dient, wie denn das Pigment im Schneckenkörper (und anderswo) auf besonders andauernde Reize oder Stöße, die meist vom Blutumlauf ausgehen, zurückzuführen ist“. — Man kann nicht leugnen, dass dieser Simroth'sche Erklärungsversuch unsere Augen für ungeahnte Dinge öffnet. Man wird wohl schwerlich etwas Bedenkliches darin finden können, dass es Rouzaud gelungen ist, diese Entwicklungswelle in Form eines soliden Stranges zu präparieren. Wer weiß, was die in Entwicklungsschwingungen begriffenen Mesodermzellen, als Rouzaud sich ihnen mit Schere und Pincette nahte, bewogen haben mag, zu einem festen Kanale zu erstarren? Wir überlassen es den Spekulationen Simroth's, dies ausfindig zu machen. Wird der Entwicklungsgang nicht durch neugierige Zoologen gestört, d. h. bleibt das Tier am Leben, so ist es natürlich, dass die Entwicklungswelle von der Bindegewebshaut des spätern Keimorganes wieder

zurückgeworfen wird und wieder an die distale Knospe anschlägt; von da wird die Welle wieder zur Bindegewebshaut zurückgeworfen und so fort, bis die Welle durch Ausbreitung allmählich flacher werden und schließlich ganz aufhören wird. Das Ende vom Liede würde wieder der status quo ante Entwicklungswelle sein. Da es aber auf diese Weise nicht zur Bildung eines Kanales kommen würde, die doch nun einmal auf dem Entwicklungsprogramme steht — und das werden wohl die Mesodermzellen wissen — so werden sie, vielleicht wenn sie von der ewigen Schwingerei schwindelig werden, sich aneinander festhalten, festkleben, und der Kanal ist fertig. Dass die Bindegewebshaut vor Aerger über das sinnlose Anstoßen der Mesodermzellen schwarz wird, ist ihr wirklich nicht übel zu nehmen.

Dass das Keimorgan nicht gleich an seiner definitiven Stelle entsteht, sondern erst allmählich nach hinten rückt, sucht Simroth durch die verschiedene Lage desselben bei nahe verwandten Formen zu beweisen, indem er annimmt, dass es bei denjenigen Tieren, wo es weiter nach vorn liegt, in seiner Wanderung nach hinten von den andern Organen aufgehalten worden ist. Gegen die Broek'sche Auffassung des Penis als eines von den Pulmonaten neu erworbenen Organes macht er geltend, dass derselbe sich zuerst von allen Organen entwickelt, ein Umstand, der doch auf eine alte Vererbung hinzuweisen scheint. Betreffs der Bildung des Vas deferens schließt er sich Rouzand an, weil nach dem Broek'schen Entwicklungsmodus es nicht zu erklären sei, warum das Vas deferens, anstatt den direkten Weg zum Ovidukt zu wählen, sich in der ganzen Länge seines definitiven Verlaufes erst dem Penis und nach der Umbiegung ebenso dicht dem Ovidukt anschmiegt.

Trotz der vorhin erwähnten Bedenken teilt er doch die Ansicht von der Neuerwerbung des Penis bei den Pulmonaten, weil sich mit dieser Hypothese erklären lässt, warum bei den mit einfacher gebauten Genitalorganen versehenen Amalien und Vitrinen keine komplizierteren embryonalen Zwischenformen in der Entwicklung der Geschlechtsapparate auftreten. Die einfachen Genitalorgane sind eben die ursprünglichen und nicht durch Reduktion aus den komplizierteren hervorgegangen. In den rein weiblichen Exemplaren von *Agriolimax laevis*¹⁾ sind Tiere zu erblicken, welche in anbetracht der Genitalien der Urform der Pulmonaten besonders nahe stehen. Es scheint nun auch verständlich, warum bei Arioniden die weiblichen Endwege zu Kopulationsorganen umgebildet²⁾ sind; sind sie doch die ursprüng-

1) Bei denen er trotz des Vorhandenseins eines Receptaculum seminis Parthenogenese vermutet!

2) In einer frühern Arbeit äußert sich Simroth (Zeitschr. f. wiss. Zool., 42. Bd., S. 243 u. 244), dass, so viel ihm bekannt sei, keine Schnecke weiter existiere, und es fehle vielleicht überhaupt an einem weitem Beispiele im Tierreiche, — (wir glauben das auch) — wo die weiblichen Endwege in den

lichen Zwitterwege, zu denen Vas deferens und Patronenstrecke erst nachträglich hinzutreten.

Es thut uns leid, dass wir Simroth's Freude, endlich einmal in der Hypothese von Brock einen Erklärungsgrund für seine eigentümlichen Anschauungen gefunden zu haben, nicht teilen können. Indem Semper nachwies, dass Brock's Behauptung von dem Verschwinden des männlichen Ganges vollständig in der Luft schwebt, hat er derselben das Fundament und somit jede Existenzberechtigung entzogen. Unbegreiflich bleibt es nur, wie Brock auf so unsicherer Grundlage eine Hypothese aufbauen konnte, zumal er es ausdrücklich sagt, dass er unendlich bedaure, den Leser über das Schicksal der sekundären Genitalgänge in Ungewissheit lassen zu müssen, mithin die Lücke in seinen Beobachtungen selbst deutlich empfunden hat. Mit Recht sagt Brock, dass es in Deutschland und England heutzutage so allgemein üblich sei, an die Darstellung neuer Thatsachen theoretische Betrachtungen zu knüpfen, dass sich kein Autor deswegen besonders zu entschuldigen brauche. Aber abgesehen davon, dass Brock gar nicht über neue „Thatsachen“ verfügt, ist es auch mindestens vorteilhaft, theoretische Betrachtungen anzustellen, ehe man an eine Arbeit herantritt. Da nun doch einmal die Landgastropoden von den Süßwassergastropoden und schließlich von den Meeresgastropoden abzuleiten sind, so hätte Brock mindestens doch den Versuch machen müssen, den Penis der Pulmonaten auf denjenigen der Meeresgastropoden und zwar speziell der Opisthobranchier zurückzuführen, und erst nach dem gänzlichen Missglücken dieses Versuches hätte er eine selbständige Erwerbung bei den Pulmonaten voraussetzen dürfen. Hätte Brock den verlangten Versuch gemacht, so würde er gesehen haben, dass eine Zurückführung des Penis etc. der Pulmonaten auf denjenigen der Opisthobranchier nicht nur gelingt, sondern vorzüglich gelingt; freilich muss man bei der Anstellung dieses Versuches noch einige andere Organe der Gastropoden als die Genitalorgane berücksichtigen. Statt dieses zu thun, beschränkt sich Brock aber nur auf eine einzige Species, und noch dazu auf eine solche, welche sich am allerwenigsten zu einer derartigen Untersuchung eignet, wie Simroth hervorhebt. Wäre es nicht natürlich gewesen, dass Brock, nachdem er zu so durchaus unerwarteten Resultaten gelangte, doch wenigstens noch eine andere Species zum Vergleiche herangezogen hätte?

Doch nehmen wir einmal an, Brock hätte seine Hypothese besser fundiert, als es in Wirklichkeit der Fall ist, so würden wir ihm sehr Penis umgebildet würden. In Konsequenz von dieser Auffassung legt sich Simroth auch die Frage vor, ob nicht überhaupt bei *Arion* die Begattung aus weiblichem Antriebe erfolge.

verbunden sein, wenn er uns z. B. mit Hilfe derselben erklären wollte, warum das Vas deferens einen so unnützen Bogen beschreibt, indem es erst an den Penis sich anschmiegt, bis zu dessen Wurzel verläuft, und dann sich ebenso enge an den Ovidukt anschmiegend von dessen Wurzel aus nach hinten verläuft. Nach Brock's Hypothese müssten wir erwarten, dass das Vas deferens sich zugleich mit der Bildung des Penis vom Ovidukt abzweigte oder doch auf dem kürzesten Wege denselben aufsuchte. Wenn man annimmt, dass der Penis der Pulmonaten demjenigen der Opisthobranchier entspricht, so ist dieser Verlauf des Vas deferens, der sogar noch bei den erwachsenen Pulmonaten ziemlich deutlich bestehen bleibt, ganz selbstverständlich, denn der Penisteil des Vas deferens ist die ursprüngliche Rinne auf dem Penis selbst, und wenn diese sich als ein Kanal abschnürt, so kann sie das nur von dem Penis in seiner ganzen Länge thun. Die Schilderung, welche Rouzaud von der Entwicklung dieses Teiles gibt, würde also genau den erwarteten Verhältnissen entsprechen, und Eisig's Figuren 11—13, wo das Ende des Penisteiles des Vas deferens immer mit dem Penis in Zusammenhang bleibt, würden sehr gut in demselben Sinne zu deuten sein. Ja wir glauben sogar, dass Brock's eigne Beschreibung dieser Auffassung nicht widerspricht. Brock sagt nämlich, dass das Vas deferens auf der größten Strecke seines Verlaufes in das mesodermale Blastem der Penisumgebung mit eingeschlossen ist und aus diesem Grunde einer eignen Wandschicht entbehrt.

Gehen wir jetzt zu einer andern „Thatsache“ Brock's über. Der primäre Genitalgang legt sich aus dem Mesoderm an. Warum? weil er sich an seinem vordern und hintern Ende in die Mesodermzellen verlor, das kann doch nur heißen, dass Brock den Gang verloren hat; ein anderer hätte ihn vielleicht nicht verloren. Jedenfalls kann damit aber doch nur gesagt sein, dass Brock nicht genau den Ort angeben kann, wo er aufhört, mithin in keiner Weise berechtigt ist, die Ableitung des primären Geschlechtsganges aus dem Ektoderm für vollständig irrig zu erklären. Dass dieser Geschlechtsgang sich jetzt im Mesoderm befindet (wobei nicht ausgeschlossen ist, dass das vordere verlorne Ende sich bis zum Ektoderm erstreckte) und erst später nach außen durchbricht, ist durchaus nicht im Sinne von Brock zu verwerthen, da es bekanntlich oft genug im Tierreich vorkommt, dass ektodermale Organe (resp. deren Keimstätte) sich tief in das darunter liegende Gewebe einsenken, sich dort an geschützter Stelle ausbilden und dann erst wieder nach außen hervorbrechen. Umgekehrt würden wir Brock sehr dankbar sein, wenn er uns ein Beispiel vorführen wollte, wo ein Haftorgan, und nur als solches kann phylogenetisch der Penis bei den Gastropoden entstanden sein, sich zweifelsohne aus dem

Mesoderm entwickelt. Wenn aber wirklich Brock gar nichts auffälliges in dem mesodermalen Ursprunge des Penis etc. fand, so musste ihm doch das deutliche Lumen im primären Gange den Verdacht nahe legen, dass er nicht die erste Anlage des Ganges vor sich hatte.

Wir könnten nun noch mit Simroth die so frühe Anlage des Penis gegen Brock ins Feld führen, welcher derselbe völlig ratlos gegenüber stehen muss, während es sich aus phylogenetischen Vorbetrachtungen ergibt, dass der Penis der Meerestgastropoden nächst dem Keimorgane das erste Organ sein muss, welches sich entwickelt, und das mithin auch bei den Pulmonaten, wenn es das ererbte Organ ist, mit am frühesten auftreten wird. Es ist auch nicht recht einzusehen, warum Brock zu einer so eigentümlichen phylogenetischen Erklärung der beiden Genitalöffnungen der Basommatophoren greift (worin er, wie wir oben gesehen haben, in Rabl und Rouzaud Vorgänger findet). Ist es nicht sehr gut denkbar, dass die Basommatophoren sich von den Stylommatophoren (oder umgekehrt) abgezweigt haben, ehe die beiden opisthobranchialen Genitalöffnungen zusammengerückt waren? Im ganzen genommen glauben wir, das Eisig und Rouzaud viel eher bei ihren Untersuchungen über die Entwicklung der Genitalorgane bei den Pulmonaten das Richtige getroffen haben, als ihr Nachfolger Brock.

Wenn wir nun aus den verschiedenen Angaben über die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden uns eine zusammenfassende Anschauung bilden wollen, so geraten wir in arge Verlegenheit. Die Genitalorgane entwickeln sich nach v. Ihering, Rouzaud und Simroth aus einem, nach Rabl, Joyeux-Laffaie und Brock aus zwei, nach Eisig aus drei gesonderten Keimen. Von den einzelnen Organen entsteht das Keimorgan nach Rabl (?) und Fol (partim) aus dem Entoderm, nach Rabl (?), v. Ihering und Brock aus dem Mesoderm, nach Ganin, Fol (partim) und Joyeux-Laffaie aus dem Ektoderm. Semper, Eisig, Rouzaud und Simroth bezeichnen nicht genau das betreffende Keimblatt, doch dürften die beiden ersteren zu einen der beiden ersten Gruppen, die beiden letzten der dritten Gruppe zuzuzählen sein. Die Genitalwege und die accessorischen Organe entstehen nach v. Ihering und Brock aus dem Mesoderm, nach Rabl, Joyeux-Laffaie [Eisig (?), Rouzaud (?), Simroth (?)] aus dem Ektoderm. Das einzige Mittel, uns aus diesem *embarras de richesse* zu helfen, besteht darin, dass wir uns aus den verschiedenen Meinungen diejenigen heraussuchen, welche uns am besten begründet zu sein scheinen. Aus phylogenetischen Betrachtungen, welche wir, auf die vergleichende Anatomie gestützt, anstellen können, ergibt sich, dass der Penis ursprünglich mit der Genitalöffnung nichts zu thun hat, vielmehr als ein schwellbares Haftorgan nur in der Nähe des Kopfes oder Fußes auftreten kann, weil nur dort Vorrichtungen

vorhanden sind, bestimmt abgegrenzte muskulöse Organe zu schwellen¹⁾, während die Genitalöffnung ursprünglich tief in der Mantelhöhle liegt. Als ein schwellbarer äußerer Körperanhang kann der Penis wohl kaum seinen Ursprung wo anders als aus dem Ektoderme hernehmen. Was den Bildungsort des Keimorganes betrifft, so gibt natürlich darüber die vergleichende Anatomie keinen Aufschluss, aber die meisten Chancen als Ursprungsstätte dürfte wohl das Mesoderm haben, da es in der Lage ist, am längsten den embryonalen Charakter zu bewahren. Je später sich das Keimorgan bildet, desto eher dürfte man vermuten, es aus dem Mesoderm entstehen zu sehen. Dass es sich durch Abspaltung aus Zellen bildet, welche bereits nach einer ganz bestimmten Richtung hin, z. B. zu Leberzellen, sich differenziert haben (Fol), können wir unmöglich glauben. Was den Zeitpunkt seines Auftretens anlangt, so müssten wir aus theoretischen Gründen erwarten, es zuerst vor allen andern Geschlechtsorganen sich bilden zu sehen. So wäre es auch zu erklären, dass viele von den Forschern, welche über seine Entwicklung berichten, über die der andern Geschlechtsorgane schweigen, offenbar weil noch nichts davon zu sehen war. Rouzaud's Angabe über Bildung des Keimorganes kann in keiner Weise etwas Ueberzeugendes für uns haben, da die erste Anlage dieses Organes sicher so klein sein wird, dass sie an nicht durchsichtigen Tieren wohl kaum durch Präparation, sondern nur an Schnittserien studiert werden kann. Ueber das Auftreten des Penis nach dem Keimorgan und vor den andern Organen haben wir uns schon oben geäußert.

Inbezug auf die Genitalöffnung und die accessorischen Organe (exkl. Penis und Vas deferens) liegen die Verhältnisse schwieriger. Die Bildung derselben könnte so vor sich gehen, dass sich von dem Keimorgane ein Kanal entwickelt, nach dem Ektoderm hinwächst und dann durchbricht. Dann könnte sich vom Ektoderm her ein Schlauch entgegen einstülpen und den erstern unterwegs treffen. Drittens könnte aber auch das Keimorgan seine Produkte durch Dehiszenz in einen Kanal entleeren, welcher vom Ektoderm oder einem andern Keimblatt stammend irgend ein Sekret nach außen führt. Sehr wenig Wahrscheinlichkeit würde die besondere Bildung eines Ausführungskanales aus dem Mesoderm haben, welcher weder von dem Keimorgan noch vom Ektoderm ausgeht. Aus der Verlegenheit über das Mutterkeimblatt des Endes der Genitalwege könnte uns das Verhalten helfen, welches übereinstimmend Rouzaud und Brock für die Pulmonaten beschreiben, dass nämlich hier Penis sowohl wie die uns im Moment interessierenden Organe sich in Gemeinschaft von einem Keime aus bilden. Wären die betreffenden Organe Dependenzen des

1) Ein näheres Eingehen auf diesen Punkt muss ich mir hier versagen. Im übrigen sprechen für die Entstehung des Penis an diesem Orte noch andere Gründe, die ich bei einer andern Gelegenheit berücksichtigen werde.

Keimorganes, so würde nicht recht einzusehen sein, warum sie sich von diesem lostrennen und ihre Entwicklung mit einem ektodermalen Gebilde, denn als solches ist vorderhand (abgesehen von den unzulänglichen Angaben Brock's) der Penis anzusehen, vereinigen sollten. Wenn dagegen der Penis im Laufe der Phylogenie sich der Genitalöffnung nähert (oder umgekehrt), der beide umgebende Bezirk der Körperoberfläche als Atrium in die Tiefe sich senkt, so ist in dieser örtlichen Vereinigung nichts Wunderbares zu erblicken. Wenn also das Ende der Genitalwege nicht zum Keimorgan gehört, so kann man wohl kaum ein anderes Keimblatt für seine Entstehung verantwortlich machen, als das Ektoderm. Zu dem besagten Ende würden aber auch die accessorischen Organe bis zur Eiweißdrüse hinab inkl. gehören.

Wir würden uns also aus den einzelnen Angaben folgende Zusammenstellung machen: Erst legt sich das Keimorgan aus dem Mesoderm an (wegen des Ortes: Brock, wegen der Zeit: Eisig, Joyeux-Laffuie). Dann stülpt sich der Penis aus dem Ektoderm ein (wegen des Ortes: Rabl, Jouyeux-Laffuie, Rouzard (?), Simroth (?), wegen der Zeit: Eisig, Joyeux-Laffuie). Dann verbindet sich das Keimorgan mittels des Zwitterganges, der ein Teil von ihm ist (Eisig, Joyeux-Laffuie), mit dem Ende des Genitalganges (wegen der Zeit: Brock), und der Penis mit ebendemselben durch das Vas deferens (wegen der Zeit: Brock). Zum Schluss entwickeln sich die accessorischen Organe und Drüsen.

Man könnte hier jedoch den Einwand erheben, dass die einzelnen Organe sich bei verschiedenen Gastropodengruppen zeitlich verschiedenen und auch aus andern Keimblättern entwickeln können. Natürlich muss man die Möglichkeit hiervon zugeben, zumal was die zeitliche Aufeinanderfolge betrifft. Sehen wir doch, dass bei den Pulmonaten das Atrium, welches phylogenetisch das zuletzt entstandene Organ sein muss, sich zuerst differenziert, eine Erscheinung, welche wohl in der oben angedeuteten Weise zu erklären ist und zum Schutze der andern sich entwickelnden Organe eintritt. Was den zweiten Punkt, die Abstammung aus den Keimblättern anlangt, so halten wir eine Variation innerhalb Klasse für ganz unwahrscheinlich.

In seiner vorläufigen Mitteilung (in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1884. S. 499—504) hatte Brock angegeben, dass sich das Keimorgan und die ausführenden Organe aus einem und demselben mesodermalem Blastem entwickeln, in seiner ausführlichen Abhandlung gibt er zu sich getäuscht zu haben und tritt für eine gesonderte Anlage der beiden Teile ein. Vielleicht würde er, wenn er die Untersuchungen noch einmal aufnehmen wollte, auch noch finden, dass sich der primäre Geschlechtsgang aus einer ektodermalen Einstülpung entwickelt.

P. Schiemenz (Neapel).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1887-1888

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Schiemenz Paulus

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. 748-761](#)