

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden.

Von

Dr. phil. nat. **R. v. Erlanger.**

Mit Tafel 25 und 26 und 1 Holzschnitt.

Erster Theil.

Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*.

In einer vorläufigen Mittheilung¹ habe ich schon die Gründe aus einander gesetzt, welche mich dazu bewogen haben, die Entwicklung der *Bythinia* zu studiren. Ich hoffe, im Folgenden wird sich zeigen, dass der Entwicklungsgang dieser Form nicht wesentlich von dem der *Paludina*² abweicht. Jedoch soll stets auf die Unterschiede in der Embryogenese beider Formen eingegangen werden, und ich werde diese Gelegenheit benutzen, um Einiges, was ich in meiner *Paludina*-Arbeit übergangen oder nicht genügend hervorgehoben habe, nachzutragen. Außerdem werde ich die Punkte, in denen meine Resultate von denjenigen SARASIN's³ abweichen, genauer besprechen. Was die Litteratur anbelangt, so verweise ich auf meine Untersuchungen über *Paludina*, wo ich eine ziemlich vollständige Übersicht derselben gegeben zu haben glaube. Das neu Erschienene und jedesmal Besprochene soll in Anmerkungen erwähnt werden.

¹ R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata* (Vorläufige Mittheilung). in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 385—388.

² R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Theil 1 und 2. in: Morph. Jahrb. 17. Bd. 1891 pag. 337—379 Taf. 20—23, pag. 636—680 Taf. 32 u. 33.

³ P. SARASIN, Entwicklungsgeschichte der *Bythinia tentaculata*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 6. Bd. 1882 pag. 1—68 Taf. 1—7.

Diese Untersuchung wurde in Heidelberg angefangen, und so stammt ein Theil meines Materials aus der Umgebung von Heidelberg und vom Rhein bei Nieder-Ingelheim her, wo die Laiche in beliebiger Menge erhalten werden können. Sie wurde dann in England weiter geführt und an der hiesigen zoologischen Station abgeschlossen. *Bythinia* ist hier auch keine seltene Form, und ich hoffe in kurzer Zeit Einiges über die weitere Entwicklung der Niere und die Verhältnisse derselben beim erwachsenen Thier nachtragen zu können, um so mehr als sie in PERRIER'S Arbeit über die Niere der Prosobranchier nicht berücksichtigt worden ist.

Wenn auch *Bythinia* nicht zu der Fauna des Golfes von Neapel gerechnet werden kann, so dürfte diese Arbeit insofern doch in den Mittheilungen der hiesigen Zoologischen Station Platz finden, als ich hier mit dem Studium der Entwicklung und der Anatomie anderer Prosobranchier und Gasteropoden beschäftigt bin, welche mit *Paludina* und *Bythinia* verglichen werden sollen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. BÜTSCHLI für manchen freundlichen Rath, sowie den Bibliotheken der Universität Heidelberg, des Muséum d'histoire naturelle zu Paris und des South Kensington Museum zu London für die Förderung meiner Litteraturstudien über die Entwicklung der Gasteropoden zu danken. Auch der Zoologischen Station zu Neapel bin ich für die ausgiebige Benutzung ihrer Bibliothek und sonstiger wissenschaftlicher Hilfsmittel zu großem Danke verpflichtet.

Methode der Untersuchung.

Ich habe schon hervorgehoben, dass man alle Stadien der Entwicklung von *Bythinia* in beliebiger Menge erhalten kann, während dies für die Anfangsstadien (namentlich Furchungsstadien) bei *Paludina* durchaus nicht der Fall ist. Wenn ich noch erwähne, dass die ersten Entwicklungsstadien von *B.* bis etwa zur Ausbildung des Fußes viel größer sind, als die entsprechenden bei *P.*, und dass die Größenverhältnisse überhaupt nicht so schwanken, wie bei der lebendig gebärenden Form, so glaube ich sämtliche Vorzüge der *Bythinia* aufgezählt zu haben. Dass ihre Embryonen viel undurchsichtiger als die von *Paludina* sind, ist bekannt, jedoch lässt sich an gefärbten und aufgehellten Totopräparaten noch recht viel sehen, und ich schreibe es dieser Methode allein zu, dass ich zu ganz anderen Resultaten gelangt bin, als SARASIN, welcher fast immer nur lebende Eier und Embryonen untersucht hat und von vorn

herein auf das Studium von aufgehellten Totopräparaten verzichtete, im Übrigen aber nahezu ausschließlich die Schnittmethode anwandte. Ich verkenne durchaus nicht den großen Werth der Schnittmethode und hebe besonders hervor, dass ich sämmtliche an ganzen Embryonen gemachten Beobachtungen durch transversale, sagittale und horizontale Schnittserien controlirt habe, glaube aber, dass man eine viel bessere Übersicht und ein besseres Verständnis der topographischen Verhältnisse durch das Studium ganzer Embryonen erhält. Abgesehen davon spart man auf diese Weise dem Leser viel Zeit, indem man durch Abbildung eines Totopräparates, in welche man aus Schnittserien Details eintragen kann, das Wiedergeben einer großen Anzahl von Schnitten vermeidet. Sollte dies nicht möglich sein, so wäre es doch zum mindesten vortheilhaft, von Zeit zu Zeit eine Reconstruction einer Schnittserie zu geben.

Die Untersuchung der Totopräparate ist nach der in meiner *Paludina*-Arbeit angegebenen Methode ausgeführt worden; in der jetzigen Arbeit war die Technik im allgemeinen dieselbe wie dort.

Ich möchte hier noch einen Umstand erwähnen, welcher das Verständnis der Abbildungen in SARASIN'S Arbeit erschwert. Meiner Ansicht nach ist die von ihm benutzte Vergrößerung zu schwach gewesen, außerdem sind fast nirgends Zellgrenzen angegeben, obgleich dieselben nicht schwer zu erkennen sind. SARASIN hebt besonders hervor, er habe jede Schematisirung vermeiden wollen, jedoch ist dies bei einer Zeichnung ganz unmöglich (wenn man von rein histologischen Arbeiten absieht). auch ist die Darstellung der Zellen bei SARASIN in hohem Grad schematisch.

Noch einige Bemerkungen über die von mir angenommene Orientirung, welche nicht unbeträchtlich von derjenigen SARASIN'S abweicht! Wie in meiner *Paludina*-Arbeit bin ich von der erwachsenen Schnecke ausgegangen. Die Kriechsohle des Fußes bezeichnet die ventrale Fläche, und die Achse derselben fällt mit der Längsachse zusammen; demnach wird ein Querschnitt senkrecht auf die Längsachse des Thieres geführt. Ein Frontalschnitt ist parallel zu dieser Längsachse und zu der Fläche der Kriechsohle gelegt, während ein sagittaler Schnitt zwar auch parallel der Längsachse, aber senkrecht zur Ebene der Kriechsohle verläuft. Dabei nimmt der Mund immer das Vorderende ein. Ich habe sämmtliche Embryonen, welche in seitlicher Ansicht dargestellt sind, dem eben aus einander gesetzten Princip gemäß orientirt. Leider habe ich diese Orientirung bei *Paludina* nur theilweise, d. h. für ältere Embryonen, welche schon die Gestalt

der ausgewachsenen Schnecke nahezu erlangt haben, durchgeführt, obgleich sie dort vielleicht noch besser am Platze gewesen wäre.

Bei frontalen Ansichten ist der Embryo mit dem Munde resp. Vorderende nach oben dargestellt. Bei Querschnitten, optischen oder wirklichen, ist der Blastoporus, oder der Fuß, stets nach unten gerichtet. Bei sagittalen und frontalen Schnitten ist dieselbe Orientirung, wie für Totopräparate gebraucht worden.

1. Furchung und Bildung der Keimblätter.

Was die eigentliche Furchung anbelangt, so habe ich den Berichten von RABL¹ und SARASIN nichts Neues zuzufügen. Meiner Ansicht nach sind die etwas schematischen Abbildungen RABL's (von Furchungsstadien der *Bythinia*) klarer als diejenigen von SARASIN, welche namentlich auf den vorgeschritteneren Stadien etwas unklar sind. Ich möchte hier im Gegensatz zu SARASIN betonen, dass *Bythinia* wie alle anderen darauf hin untersuchten Gasteropoden zwei Richtungskörperchen bildet.

Die Furchung von *Bythinia* verläuft ganz wie bei den meisten anderen Gasteropoden. RABL hat den Vorgang von der theoretischen Seite schon beleuchtet.

Taf. 25 Fig. 1 giebt einen optischen Querschnitt durch die Keimkugel, welche übrigens auch auf Schnitten untersucht wurde. Die Anzahl der Ectodermzellen ist hier viel größer, als bei der Blastula von *Planorbis*; ich schätze sie mindestens auf 60. Betrachtet man dasselbe Stadium vom vegetativen Pol aus, so erkennt man sofort die vier Macromeren, welche bei allen Gasteropoden wiederkehren und die bekannte charakteristische Anordnung zeigen. Bezeichnet man sie in der Figur (Taf. 25 Fig. 2), oben anfangend, im Sinne der Drehung des Uhrzeigers, als 1, 2, 3, 4, so stoßen 1 und 3 unter Bildung einer Furche zusammen, während 2 und 4 durch 1 und 3 von einander getrennt bleiben. Der Verlauf der Entwicklung zeigt, dass 1 das spätere Oralende, 3 das Hinterende, 2 die linke, 4 die rechte Seite des Keims darstellen. Im optischen Querschnitt sind nur 2 und 4 zu sehen, während die Ectodermzellen vom vegetativen zum animalen Pol hin allmählich an Größe abnehmen.

Bis jetzt hatte man stets die 4 Macromeren in dieser Anordnung am vegetativen Pol erkennen können. Nun theilt sich die Zelle 3.

¹ C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. in: Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879 pag. 562—660 Taf. 32—38.

und zwar in der Richtung der Längsachse (Taf. 25 Fig. 3; in der Figur ist die Kernspindel angedeutet, obgleich ich in dieser Arbeit durchaus nicht beabsichtige, auf Kerntheilungen einzugehen, da diese Frage nicht in dem Rahmen derselben liegt und *Bythinia* dafür kein sehr günstiges Object ist). Die auf diese Weise erzeugte Zelle ist die Urmesodermzelle, während die Zelle 3 als Entomesodermzelle bezeichnet werden könnte. Ganz derselbe Vorgang ist von PATTEN¹ bei *Patella* beschrieben worden. Ferner ist zu bemerken, dass die Zelle 3 sich von vorn herein durch eine geringere Menge von Dotterkörnchen auszeichnet, welche natürlich in der Urmesodermzelle noch mehr abgenommen hat.

Nun theilt sich die Urmesodermzelle von Neuem, während die 4 Macromeren, von denen die Zelle 3 die Urmesodermzelle erzeugt hat, ungetheilt bleiben. Die Theilung erfolgt aber jetzt in der Richtung der Querachse, d. h. senkrecht zu der vorhergehenden. Ich habe bloß das Stadium abgebildet, in welchem sie sich schon vollzogen hat (Taf. 25 Fig. 4), obgleich ich sie selbst mit ihren karyokinetischen Erscheinungen wiederholt beobachtet habe. Die Urmesodermzellen sind in der Abbildung der größeren Deutlichkeit halber dunkler gehalten (Fig. 4 *um*). Bald darauf rücken sie in das Innere des Eies hinein, d. h. sie kommen in die Furchungshöhle zu liegen. Gleichzeitig theilen sich alle vier Macromeren, so dass nun (Taf. 25 Fig. 5) acht Entodermzellen an den vegetativen Pol zu liegen kommen.

Von nun ab theilen sich die Urmesodermzellen und erzeugen jederseits einen Mesodermstreifen (Taf. 25 Fig. 6), während vorläufig keine anderen Veränderungen sich abspielen.

Nun bereitet sich das Ei zur Gastrulation vor, indem sich die Entodermzellen von Neuem theilen, das ganze Ei sich abplattet, und die Furchungshöhle dem entsprechend verengert wird. Fig. 7 auf Taf. 25 stellt ein derartiges Stadium von der rechten Seite vor; man kann daraus entnehmen, dass das Ei sich in die Länge gestreckt hat, was schon aus Fig. 5 ersichtlich war, und dass das Entoderm sich als ein mächtiger Ballen in die Furchungshöhle hinein wölbt. Das Mesoderm wird dadurch am hintern Pol zwischen das Ento- und das Ectoderm eingezwängt.

Vergleicht man die Keimblätterbildung der *Bythinia* mit der-

¹ W. PATTEN, The Embryology of *Patella*. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. 1885 pag. 149—174 Taf. 14—18.

jenigen anderer Gastropoden, so stellt sich heraus, dass sie ganz dieselbe ist, wie sie bei fast allen genauer untersuchten Arten beobachtet wurde. Dem von RABL¹ angeführten Verzeichnis von Formen, welche zwei Urmesodermzellen zeigen, die aus einer der Maeromeren entstehen, kann man daher *Bythinia* anreihen. Neuerdings sind die Urmesodermzellen von KNIPOWITSCH² bei *Clione limacina*, einem Pteropoden, nachgewiesen worden, wo sie ganz in derselben Weise, wie bei *Bythinia* entstehen sollen. Auch wäre noch ein anderer Süßwasservorderkiemer, *Neritina fluviatilis*, anzuführen, da RABL die Arbeit von BLOCHMANN³, wie schon von Anderen hervorgehoben wurde, mit Stillschweigen übergeht. Dasselbe dürfte von *Lymnaeus* gelten, so weit ich aus den Abbildungen von WOLFSON⁴ schließen kann. Endlich theilt CONKLIN⁵ mit, dass bei *Crepidula fornicata* das Mesoderm auch durch Theilung einer der vier Maeromeren entsteht, und zwar ebenfalls von der hinteren.

Aus dieser Litteraturübersicht geht hervor, dass die Keimblätterbildung von *Paludina* ziemlich vereinzelt innerhalb der Gasteropoden dasteht. Ich will an dieser Stelle Einiges darüber nachtragen, was ich in meiner schon angeführten Arbeit nicht genug betont habe. Aus den Abbildungen von LANKESTER⁶, BÜTSCHLI⁷, RABL⁸ und BLOCHMANN⁹, sowie aus meinen eigenen Beobachtungen geht hervor, dass *Paludina* die 4 Maeromeren in ihrer charakteristischen Anordnung zeigt (ich selbst habe sie wiederholt gesehen), jedoch haben

¹ C. RABL, Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 pag. 113—252 Taf. 7—10.

² N. KNIPOWITSCH, Über die Entwicklung von *Clione limacina*. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891 pag. 300—303.

³ F. BLOCHMANN, Über die Entwicklung von *Neritina fluviatilis*. in: Zeit. Wiss. Z. 36. Bd. 1881 pag. 125—174 Taf. 6—8.

⁴ W. WOLFSON, Die embryonale Entwicklung des *Lymnaeus stagnalis*. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 26 1880 pag. 79—97.

⁵ E. G. CONKLIN, Preliminary Note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*. in: J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 10 1891 pag. 89—90.

⁶ E. R. LANKESTER, On the Invaginate Planula, or Diploblastic Phase of *Paludina vivipara*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875 pag. 159—166. — Idem, On the Coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. *ibid.* Vol. 16 1876 pag. 377—385 Taf. 25.

⁷ O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge: Über *Paludina vivipara*. in: Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877 pag. 216—231 Taf. 15 u. 16.

⁸ C. RABL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 87. Bd. 3. Abth. 1883 pag. 1—16 Taf. 1.

⁹ FR. BLOCHMANN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gasteropoden. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883 pag. 392—410 Taf. 21 u. 22.

sich dieselben vor der Gastrulation schon getheilt, ohne dass man bei der Gastrula eine Spur von Mesoderm bemerken könnte; hiervon habe ich mich sowohl durch Totpräparate, welche sehr klein und durchsichtig sind, als auch durch Schnitte, welche wegen der außerordentlichen Kleinheit der Eier sehr schwierig anzufertigen sind, sicher überzeugt. Vielleicht wird es noch gelingen, an anderen Arten denselben Bildungsmodus des Mesoderms nachzuweisen: ich selbst hoffe durch Untersuchung primitiverer Formen diese Lücke auszufüllen. Gerade dieser Gedanke hat mich speciell zu vorliegender Arbeit veranlasst, da SARASIN'S Darstellung und sein Leugnen eines wirklichen Mesoderms bei *Bythinia* der Vermuthung eine Stütze gab, dass diese Form hierin von anderen Gasteropoden abweichen dürfte. Übrigens werde ich später nochmals auf dieses Thema zurückkommen müssen.

2. Gastrulation.

Wir hatten das Ei der *Bythinia* auf dem Stadium verlassen, wo sich die abgeplattete Keimkugel zur Gastrulation vorbereitete (Taf. 25 Fig. 7). Es erfolgt nun die Einstülpung der Entodermzellen, wodurch eine typische Invaginations-Gastrula erzeugt wird (Taf. 25 Fig. 8). Dieselbe ist hier von der rechten Seite im sagittalen optischen Längsschnitt dargestellt. Die Abplattung der Gastrula ist sehr ausgesprochen, und die Entodermzellen stoßen in der vorderen Region fast auf das Ectoderm, so dass die Furchungshöhle nur durch einen Spalt angedeutet wird, welcher noch enger ist, als in dem Keime, welcher in Taf. 25 Fig. 7 abgebildet wurde. Weiter bemerkt man, dass die Entodermzellen die dorsale Wand des durch den weiten und sehr langen Blastoporus mit der Außenwelt communicirenden Urdarms bilden. Betrachtet man den Blastoporus von der ventralen Fläche, so zeigt dieser eine ellipsoidische Gestalt, wobei die Hauptachse der Ellipse viel länger als die andere ist. Am Hinterende des Keims wird die Mesodermzelle zwischen das Entoderm und das Ectoderm eingezwängt. Die Mesodermanlage hat etwa ein Drittel der Länge des ganzen Keims. Während sie auf dem vorübergehenden Stadium nahezu parallel der Längsachse¹ war, fängt sie bereits an, sich etwas schräg zu derselben zu stellen, wobei der Mesodermstreifen vom Hinterende nach vorn und dorsalwärts verläuft. Die

¹ Ich meine hiermit die Ebene, welche durch die Längsachse des Blastoporus gelegt ist und der späteren dorsoventralen Achse entspricht.

Urmesodermzellen, welche hier nicht mehr deutlich als solche erkennbar sind, liegen zu beiden Seiten der hinteren Urmundlippe. Die eben erwähnten Verhältnisse sind auf einem Frontalschnitt durch das hintere Drittel desselben Stadiums auf Taf. 26 Fig. 1 veranschaulicht. Jederseits ist eine Mesodermzelle (*mes*) getroffen worden, welche, zwischen Entoderm und Ectoderm eingezwängt, zu beiden Seiten des Blastoporus (*b*) in der stark verengten Furchungshöhle (*f*) liegen.

Demnach zeigt die Gastrula von *Bythinia* ganz dieselben Verhältnisse wie bei *Planorbis*. Von derjenigen der *Paludina* weicht sie nur insofern ab, als hier in der Gastrula noch kein Mesoderm vorhanden und der Größenunterschied zwischen den Ecto- und Entodermzellen weit geringer als bei *Bythinia* ist.

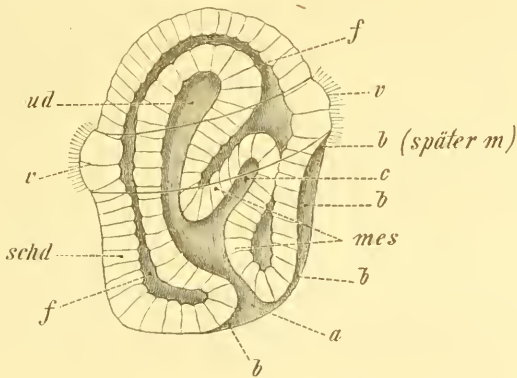
Eine weiter ausgebildete Gastrula ist in Taf. 25 Fig. 9 veranschaulicht. Man blickt auf einen Theil des Blastoporus (*b*), indem das Ei in eine halb quere halb frontale Lage gebracht worden ist. Der Urmund hat eine ellipsoide Form, d. h. er ist in der Mitte breit und läuft nach beiden Enden in eine Spitze aus. Das Ei selbst hat von der Fläche gesehen etwa die Gestalt einer sphärischen Pyramide mit nach vorn gerichteter Spitze. Die Ectodermzellen (*ect*) nehmen vom Urmund ab an Höhe ab, jederseits fällt eine größere Ectodermzelle (*v.v*) in die Augen, welche ein helleres Plasma und im lebenden Embryo deutliche Cilien besitzt: es sind die ersten Velarzellen. Der Blastoporus (*b*) führt in den Urdarm (*ud*). Taf. 26 Fig. 2 stellt einen Frontalschnitt durch dasselbe Stadium vor, welcher durch den Urmund (*b*) geführt worden ist. Das Urdarmlumen ist seitlich comprimirt. Um dasselbe sind die Entodermzellen (*ent*) deutlich radiär angeordnet. Die Furchungshöhle (Taf. 25 Fig. 9 *f*, Taf. 26 Fig. 2) ist, abgesehen von der Gegend jederseits des Urmundes, auf einen Spalt reducirt. Zu beiden Seiten des Blastoporus liegen die beiden Mesodermstreifen, welche eine keilförmige Gestalt besitzen, mit vom Urmunde abgewendeter Spitze. In dem Totopräparat ist jederseits innerhalb der Mesodermstreifen das Cölom (*c*) deutlich zu erkennen, während es auf dem Schnitte nur auf der linken Seite vorhanden zu sein scheint. Im Totopräparat erkennt man ferner am hinteren Ende des Urmundes (man sieht auf das Vorderende des Keimes) zwei etwas größere Mesodermzellen (*um*), welche symmetrisch zu beiden Seiten des Urmundes liegen und wohl den Urmesodermzellen oder Initialen der Mesodermstreifen entsprechen. — Vom nächsten Stadium, welches ich als **A** bezeichnet habe, gilt

im Allgemeinen dieselbe Beschreibung (Taf. 25 Fig. 10, Taf. 26 Fig. 3). Jedoch ist das Velum bereits als ein quergerichteter Gürtel, aus zwei Zellreihen gebildet, zu erkennen, auch sind die Mesodermstreifen länger und das Cölom *c* (Taf. 26 Fig. 3) viel deutlicher geworden. Letzteres entsteht natürlich durch Auseinanderweichen des splanchnischen und des parietalen Blattes des Mesoderms. Hoch interessant ist die Gestalt des Urmundes in diesem Stadium, welches Taf. 25 Fig. 11 in seitlicher Ansicht von rechts darstellt. Der Blastoporus (*b*) erstreckt sich von der Gegend des Velums (*v.v*) als ein langer Spalt, welcher schräg zur Längsachse gerichtet ist, nach hinten. Etwa in der Mitte ist der Zusammenhang mit dem Urdarm erhalten. Taf. 26 Fig. 3, ein frontaler Schnitt durch die eben erwähnte Communication, zeigt die starke seitliche Compression des Urdarmlumens (*ud*) sowie des Blastoporus, welcher auf einen Spalt reducirt ist. Dagegen besitzt der Urdarm eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung senkrecht zur Längsachse, sowie parallel zum Urmundspalt (Taf. 25 Fig. 11, Taf. 26 Fig. 3). Außerdem hat er sich bereits etwas gekrümmt, und zwar mit der Concavität ventralwärts und nach hinten, während sein Lumen vorn und oben (Taf. 25 Fig. 11) weiter als unten und hinten ist. Von der Stelle der Communication des Urdarmes mit der Außenwelt gehen jederseits die Mesodermstreifen ab, in welchen, wie schon erwähnt wurde, das Cölom bereits sehr deutlich ist. Ihre Richtung und Ausdehnung wird durch Taf. 25 Fig. 11 veranschaulicht. Aus derselben und aus Taf. 26 Fig. 3 kann man entnehmen, dass das Mesoderm eine Neigung zeigt, sich auf der dem Urmund entgegengesetzten Seite des Urdarmes durch Auswachsen zu vereinigen. Dabei wäre zu bemerken, dass es von vorn herein am hinteren Pol und am hinteren Ende des Urmundes zusammenhängt, so dass ich nur der Bequemlichkeit halber von zwei Mesodermstreifen rede. Am hinteren Ende des Urmundes bemerkt man am Totopräparat (in seitlicher Ansicht Taf. 25 Fig. 11) eine kleine Grube, während sonst der Urmundspalt (resp. Rinne) sich nach beiden Enden hin verflacht. Diese Grube entspricht der Stelle, an welcher später der After durchbricht, während die Communication des Urdarmes mit der Außenwelt die Gegend bezeichnet, wo der Mund sich anlegt.

Ehe ich die Gastrula verlasse, scheint es mir von Interesse, die Gastrulation und den Urmund der *Bythinia* mit dem entsprechenden Vorgang und dem entsprechenden Gebilde bei *Paludina* zu vergleichen, um so mehr, als ich mir bewusst bin, dieselben in meiner

bereits citirten Arbeit nicht ausreichend berücksichtigt zu haben; auch sollen die Mesodermanlagen beider Formen verglichen werden.

Die im Holzschnitt beigegebene Figur (nach Skizzen von mir und Prof. BÜTSCHLI angefertigt) zeigt einen Embryo von *Paludina*, welcher etwa der Taf. 20 Fig. 3 meiner Abhandlung entspricht, in seitlicher Ansicht, und zwar in solcher Lage, dass man ihn mit dem entsprechenden Stadium von *Bythinia* (Stad. A, Taf. 25 Fig. 11) vergleichen kann. Die Gestalt des Embryos ist im Wesentlichen dieselbe, wie bei dem entsprechenden Stadium von *Bythinia*. Das Velum (*v.v*) ist ebenfalls ein schräg zur Längsachse gerichteter Gürtel, welcher auf der dem Urmund entgegengesetzten Seite die Längsachse halbirt, auf der Urmundseite dagegen etwa das vordere Viertel derselben schneidet. Gleich hinter dem Velum fängt der



Blastoporus (*b*) an und erstreckt sich als eine lange Rinne bis zum hinteren Pol, wo die Communication des Urdarmes (*ud*) mit der Außenwelt erhalten geblieben ist, und noch etwas darüber hinaus bis zu der Stelle, wo die Schalendrüse (*schd*) sich später anlegt. Ich habe gezeigt, dass, wie schon von LANKESTER, BÜTSCHLI und BLOCHMANN (l. c.) behauptet worden war, die Communication einfach als After persistirt. Durch den After (*a*) gelangt man eben sowohl in den Urdarm, der gerade wie bei *Bythinia* nach der Urmundrinne zu concav gekrümmt ist, als auch in das ventral unter dem Urdarm gelegene Cöloin (*c*), welches durch eine Aussackung des Urdarmes entstanden ist.

Ein Vergleich des Urmundes der *Paludina* mit dem der *Bythinia* ergibt sofort, dass er in beiden Fällen genau dieselbe Lagerung hat, doch ist er bei *P.* etwas länger.

Bei *P.* entsteht der Mund am vorderen Ende der Urmundrinne

gleich hinter dem Velum, ebenso auch bei *B.* (Taf. 25 Fig. 13); der After in beiden Fällen am entgegengesetzten Ende. Der einzige wesentliche Unterschied ist, dass bei *P.* der Blastoporus als After erhalten bleibt, der Mund im Bereiche des Urmundes mit dem Schlunde als eine ectodermale Einstülpung neu gebildet wird, während bei *B.* umgekehrt der After im Bereiche des Urmundes secundär durchbricht und Mund und Schlund direct aus der Urmundrinne hervorgehen (obgleich der Urdarm eine Zeit lang gegen die Außenwelt sich abschließt). Vergleicht man weiter die Mesodermanlage, so ergibt sich, dass sie in beiden Fällen vom Urmunde ausgeht; nur ist sie bei *P.* ganz ventral, bei *B.* dagegen mehr nach hinten gerichtet. Wenn auch bei *B.* keine Communication zwischen Urdarm und Cölom besteht, so erhält man doch auf einem frontalen optischen Schnitt fast genau dasselbe Bild, wie ich es für *P.* im optischen Querschnitt beschrieben habe. Auch bei *B.* macht die Mesodermanlage dann den Eindruck, als ob sie durch Abschnürung vom Urdarm entstanden wäre. Am Anfang meiner Untersuchungen wurde ich sogar durch diesen Umstand veranlasst, eine ähnliche Entstehung des Cöloms bei *B.* anzunehmen, wie ich sie bereits bei *P.* hatte kennen lernen. Ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass das Verhalten der einen Form von dem der anderen ableitbar ist, und neige zu der Ansicht, dass *Paludina* die primitiveren Verhältnisse darbietet, aus denen dann durch immer frühere Differenzirung der Keimblätter der Bildungsmodus durch zwei Urmesodermzellen entstanden ist. Natürlich bleibt diese Anschauung vorläufig noch ganz eine Hypothese.

3. Entwicklung der äusseren Gestalt und des Darmes.

Betrachtet man das auf das Stadium *A* folgende **Stadium B**, so wird man erkennen, dass sich jetzt wichtige Veränderungen geltend machen, welche wohl dazu berechtigen dürften, von dem Keim nunmehr als Embryo zu reden. Taf. 25 Fig. 12 und 13 sowie Taf. 26 Fig. 4 stellen ein derartiges Stadium im optischen Querschnitt von der rechten Seite und auf einem Frontalschnitt vor. Der Embryo hat nicht mehr die Gestalt einer dreiseitigen sphärischen Pyramide (vergleiche Taf. 25 Fig. 12 mit Fig. 10), sondern im Allgemeinen eine eiförmige und zeigt, von der späteren Rückenfläche gesehen, das Velum als einen etwa die Mitte der Längsachse quer schneidenden Gürtel. Jederseits sind nun statt zweier Velarzellen drei viel ansehnlichere vorhanden. Das Ectoderm der in der Abbildung (Taf. 25 Fig. 12) nach oben liegenden Gegend hat im

Allgemeinen stark an Höhe abgenommen und dürfte füglich schon als ein Plattenepithel bezeichnet werden, jedoch sieht man rechts und links gleich vor dem Velum zwei in der Figur dunkler gehaltene Verdickungen des äußeren Keimblattes, welche die Anlagen der Fühler, sowie der Cerebralganglien vorstellen (*cg*), deren weitere Entwicklung aber erst bei der Beschreibung des Nervensystems behandelt werden soll. Dagegen ist das Ectoderm der postvelaren Hälfte höher als ein kubisches Epithel und bildet ein nicht sehr hohes Cylinderepithel. Auch dieses zeigt in der Mittellinie eine schwache Verdickung, welche die Anlage der Schalendrüse (*schd*) vorstellt. Dieselbe ist in der seitlichen Ansicht (Taf. 25 Fig. 13 *schd*) deutlicher.

Der Urdarm, welcher vorn abgerundet endigt, läuft nach hinten in einen Kegel aus, ebenso sein Lumen (Fig. 13). Bei seitlicher Ansicht bemerkt man ferner, dass seine bereits erwähnte Krümmung (vgl. Taf. 25 Fig. 11) stärker geworden ist. Die Urmundrinne hat bedeutend an Länge abgenommen, denn sie fängt gleich hinter dem Velum an, welches auf der ventralen Seite nach hinten gerückt ist und jetzt senkrecht zur Längsachse des Embryos denselben etwa in der Mitte umgürtet. Der in der seitlichen Ansicht veranschaulichte Embryo ist etwas jünger als der in Fig. 12 abgebildete, so dass man jederseits nur 2 Velarzellen sehen kann. Die Urmundrinne hat sich jedoch beträchtlich vertieft und das Ectoderm, welches ihren Boden bildet, stark verdickt. Diese Verdickung (auch in Fig. 12 zu sehen) bezeichnet die Anlage der Mundmasse und des Schlundes (*m*). Legt man eine Frontalschnittserie durch die Stelle (Taf. 26 Fig. 4), so kann man sich davon überzeugen, dass die Verbindung des Urdarmes (*ud*) mit der Außenwelt nicht mehr existirt, mit anderen Worten: der Urdarm hat sich abgeschlossen, und es giebt keinen Blastoporus mehr, wenn man darunter eine Öffnung meint; wohl aber bleibt etwa die Hälfte der Rinne als solche erhalten, und zwar gerade an der Stelle, wo früher die Communication des Urdarmes mit der Außenwelt bestand. Taf. 25 Fig. 4 zeigt auch, dass die Mundanlage unmittelbar auf das Entoderm stößt, ja sich sogar ein Stück weit in die Urdarmwand hineinsenkt. Aus dem Frontalschnitt ist ferner zu entnehmen, dass das Lumen des Urdarmes (*ud*) an Höhe ab-, an Breite zugenommen hat.

Stadium C zeigt weitere Fortschritte in der Ausbildung der Cerebralganglien, Fühler und Schalendrüsenanlagen (Taf. 25 Fig. 14 und 15). Die Schalendrüse ist schon etwas nach links verschoben

(Fig. 14), wodurch sich die erste Spur der nun sich ausbildenden Asymmetrie documentirt. Die Velarzellen (*v.v*) enthalten jetzt ihre charakteristischen Einschlüsse, auf welche ich später zurückkommen will. Das Velarfeld (Fig. 15) hat sich noch weiter nach vorn verschoben; zu beiden Seiten und dorsalwärts vom Mund ragen die Fühleranlagen als Buckel (*fü*) darin hervor, während der Rand des Velarfeldes dorsalwärts vom Mund, d. h. unmittelbar über ihm von zwei großen in die Augen springenden Zellen (*v*) gebildet wird (Taf. 25 Fig. 14). Jetzt kann man auch bei seitlicher Ansicht (Fig. 15) die Anlage des Fußes als eine Verdickung des äußeren Keimblattes ventral und nach hinten vom Mund bemerken. Die Schalendrüsenanlage (*schd*) befindet sich nun dem Munde (*m*) diametral gegenüber. Der Urdarm steht beinahe senkrecht zu der durch Mund und Schalendrüse horizontal geführten Schnittebene. In seitlicher Ansicht (Taf. 25 Fig. 15) nimmt sein Lumen in dorsoventraler Richtung stetig ab, auch ist die Krümmung verschwunden, wie der Vergleich mit Fig. 13 lehrt. Ein Frontalschnitt (Taf. 26 Fig. 5) durch Mund und Schalendrüse zeigt ferner, dass die Gestalt seines Lumens sich weiter verändert hat, indem es von vorn nach hinten abgeplattet und nach den Seiten hin lang gestreckt erscheint. Auf demselben Frontalschnitt bilden die Schalendrüsenzellen ein hohes Cylinderepithel, welches, wenn es etwas flach getroffen ist, leicht die Vorstellung eines mehrschichtigen Epithels erwecken könnte: dieses kommt aber weder bei *Bythimia* noch bei *Paludina* vor. Die Anlage des Schlundes und der Mundmasse (*m*) springt jetzt ventralwärts noch stärker in die Wand des Urdarmes hinein. — Während bisher der Embryo nur unbedeutend, wenn überhaupt, an Größe zugenommen hat, so zeigt schon **Stadium D** eine nicht unerhebliche Größenzunahme. Betrachtet man dasselbe in seitlicher und in ventraler Ansicht (Taf. 25 Fig. 16 u. 17), so erkennt man, dass der Embryo sich nach allen drei Richtungen des Raumes hin vergrößert hat. Das Velarfeld (Fig. 17 *v.v*) besitzt eine mächtige Ausdehnung. Ich will gleich bemerken, dass SARASIN'S Schilderung desselben nicht ganz zutreffend ist, und dass es einen continuirlichen Rand besitzt, an dessen oralem Theil rechts und links die Fühleranlagen (*fü*) hervorspringen, ohne jedoch eigentlich den Verlauf des Velarrandes zu unterbrechen. Ich werde daher von dem SARASIN'schen Ausdruck Ansa absehen, um so mehr als ich nicht mit ihm in der Beurtheilung der Function der Velarzellen übereinstimme, wie später aus einander gesetzt werden soll. Die Anlage des Schlundes und der Mundmasse zeigt ventralwärts

eine Verdickung, den Anfang der Radulatasche (Taf. 25 Fig. 17). Der Urdarm (*ud*) selbst hat eine etwa birnförmige Gestalt, mit etwas nach hinten und ventralwärts gerichteter Spitze; dieselbe lässt den eigentlichen Darm, d. h. Magen, Enddarm (wenn man bei Mollusken überhaupt von einem solchen sprechen kann) und den hinteren Leberschlauch aus sich hervorgehen, während der weitaus größere Theil des Urdarmes später den mächtigen vorderen Leberschlauch bildet. Weiter hat sich die Schalendrüse (Fig. 16 u. 17 *schd*) eingestülpt, und ihre Zellen scheiden bereits die Schale als ein feines Häutchen ab. Bei ventraler Ansicht (Fig. 16) fallen zwei weitere Veränderungen auf, welche ich hier nur erwähnen will, da sie noch ausführlicher besprochen werden sollen: die Cerebralganglien (*cg*) haben sich von dem ectodermalen Mutterboden abgelöst, und der Ausführgang der Urnieren (*u*) ist als eine ectodermale Einstülpung auf beiden Seiten am hinteren Velarrande und ventralwärts davon entstanden.

Das folgende **Stadium E** würde dem jüngsten von SARASIN in toto abgebildeten Embryo entsprechen¹ und wird von mir nur im Querschnitt dargestellt (Taf. 26 Fig. 7), und zwar ist nur die rechte Hälfte des Schnittes gezeichnet, da die linke derselben nahezu spiegelbildlich ähnlich ist. Der Schnitt soll hauptsächlich dazu dienen, die Sonderung von Leber und Magen aus der Urdarmanlage zu illustriren. In der oberen Hälfte des Schnittes erkennt man die mächtigen Leberzellen (*l*), welche sich nur durch ihre Deutolecith-einschlüsse von den Urdarmzellen der früheren Stadien unterscheiden, während in der unteren Hälfte die Magenwandzellen (*ma*) ein hohes Cylinderepithel ohne Einschlüsse bilden. Vergleicht man die Deutolecithtropfen mit den Einschlüssen der Velarzellen, so wird man durch ihre Ähnlichkeit überrascht. Beide machen ganz den Eindruck einer geronnenen Flüssigkeit und unterscheiden sich nur durch die relative Größe der Velareinschlüsse; die Concremente, welche SARASIN in diesen beschrieb, halte ich für dichtere Flüssigkeitserinnsel und sehe sie in den Leberzellen ebenfalls. Auch bei *Paludina* zeigen Leber und Velarzellen ähnliche Flüssigkeitseinschlüsse, und da sowohl bei *Bythinia* (wie die Folge zeigen wird), als auch bei *Paludina* ein echtes inneres Urnierenpaar vorhanden ist, so möchte ich die erwähnten Velareinschlüsse wie die Lebereinschlüsse für Reservestoffe ansprechen, welche bei der Resorption der

¹ Wenn ich von seiner Figur 118 absehe.

Velarzellen wieder in Fluss gebracht und als Baumaterialien benutzt werden.

Ehe ich weiter gehe, will ich kurz die Angaben SARASIN's über die eben besprochenen Stadien mit den meinigen vergleichen, da dieselben stark von einander abweichen. Mein Stadium *A* dürfte der SARASIN'schen Pseudokeimkugel, *B* und *C* seiner Pseudogastrula, entsprechen¹. Wenn auch SARASIN das Mesoderm noch vor der Gastrulation auf Schnitten richtig erkannt hat, so hat er doch weder dessen Ursprung, noch dessen weitere Entwicklung durchschaut. Er lässt es in der Pseudoblastula mit dem Ectoderm eine einzige vielkernige Lage bilden. Den engen Urmundspalt hat er übersehen, sowie auch die Urmundrinne und das Velum, dagegen glaubte er dieses an der echten Keimkugel nachgewiesen zu haben, was mir nicht gelungen ist. Weiter lässt er die Urdarmhöhle nach dem Pseudokeimkugel-Stadium verschwinden und hat sie bei der Pseudogastrula ganz vermisst. Mir scheinen nun beide Namen, Pseudoblastula und Pseudogastrula, überflüssig; sie würden etwaige Verwirrungen nur fördern, nicht abschaffen. Während SARASIN diese Stadien nur auf Schnitten von der echten Blastula und Gastrula unterscheiden konnte, ist es wirklich ganz leicht, mit einer guten Lupe die gefärbten und aufgehellten Stadien zu erkennen, wie dies mir stets möglich war. Ich muss zugeben, dass bei *Bythinia* der Urmund gegen den Urdarm sich wirklich abschließt, was bei *Paludina*, trotz der gegentheiligen Vermuthungen und Behauptungen, nicht der Fall ist. Jedoch sind die Beziehungen von Mund- und Afteranlage zur Urmundrinne so interessant, dass sie wohl eine besondere Besprechung verdienten. SARASIN beschreibt ferner eine ectodermale Entstehung des Enddarmes, während ich dieselbe sowohl für *P.* als auch für *B.* entschieden in Abrede stellen muss. Die Abwesenheit eines ectodermalen Enddarmes oder Proctodäums ist sicherlich für die Mollusken charakteristisch und bildet einen Fingerzeig für ihre nahe Verwandtschaft mit den Plattwürmern, welche überhaupt keinen After besitzen, wenn man die Nemertinen nicht zu den Plathelminthen stellt. Das Persistiren des Urmundes als After bei *Paludina* und die eben besprochenen Beziehungen von Mund und After zum Blastoporus bei *Bythinia*, sowie das Verhalten von *Planorbis*, welches jedenfalls dem von *B.* entsprechen dürfte, bestätigen die Annahme, dass man bei den Mollusken, wie bei verschiedenen

¹ L. c. Taf. 1 Fig. 21.

anderen Ordnungen des Thierreichs, Mund und After als aus der Urmundrinne hervorgegangene Bildungen sich zu denken hat.

Ich habe bereits erwähnt, dass schon auf dem Stadium *C* die Schalendrüse eine Verschiebung nach links erfahren hat; diese hat auf dem Stadium *D* zugenommen; auf dem Stadium *E* befindet sich die Schalendrüse mit der bereits abgesonderten Schale (*sch*) ganz auf der linken Seite des Hinterendes, wie ein Querschnitt (Taf. 26 Fig. 8) zeigt. Derselbe Querschnitt veranschaulicht die Bildung des vorderen (*lv*) und hinteren Leberschlauchs (*lh*) sowie des Magens *m*, welche, wie schon aus einander gesetzt wurde, mit dem Endabschnitt des Darmes aus dem Urdarm hervorgehen.

Das Stadium *F* (Taf. 25 Fig. 18), welches in toto von der rechten Seite dargestellt ist, giebt eine sehr gute Vorstellung von allen diesen Verhältnissen. Der Embryo hat sich bedeutend in die Länge gestreckt, der Fuß springt stärker vor, und die Ectodermverdickung seiner Anlage ist schon auf dem Stadium *D* verstrichen. Die Schalendrüse mit der Schale liegt ganz auf der linken Seite; ihre vordere Grenze ist in *schd*¹ schwach angegeben. Die Schlundanlage ist in ein langes Rohr (*ö*) ausgewachsen, deren Lumen jetzt in offener Verbindung mit dem Magen (*ma*) steht, während an der ventralen Seite der Mundmasse die Radulatasche als eine Ausstülpung des Schlundrohrs dentlich zu erkennen ist. Von dem Magen aus gelangt man durch zwei weite Öffnungen in den vorderen (*lv*) und hinteren (*lh*) Leberschlauch. Enddarm und After (*b*) liegen bei dieser Ansicht rechts, nicht weit vom Hinterende, jedoch ist der After noch nicht vollständig durchgebrochen; eine außerordentlich feine Ectodermschicht verschließt noch den postgastralen Abschnitt des Darmes. Auch ist schon die Lage des Velarfeldes von der sich stärker ausbildenden Asymmetrie beeinflusst worden, indem es ebenfalls mehr auf die linke Seite rückt. Ein wenig älteres Stadium, *G*, etwas von der rechten Seite und von der ventralen Fläche gesehen (Taf. 25 Fig. 19), veranschaulicht nochmals die Topographie der vom Urdarm abstammenden Organe.

Der schon besprochene Querschnitt durch das Stadium *E* (Taf. 26 Fig. 8), ein Querschnitt durch Stadium *F* (Fig. 9), und zwei Querschnitte durch Stadium *G* (Fig. 10 u. 11) zeigen die Ausbildung der Schale (*sch*), des Schalenfalzes (*schf*), von welchem ich bereits bei *Paludina* gesprochen habe, und des Mantelwulstes (*mw*). Es lässt sich daraus entnehmen, dass die Schale allmählich ein viel größeres Areal des Hinterendes bedeckt.

Das folgende **Stadium H** zeigt die Bildung der Mantel- oder Kiemenhöhle, welche wie bei *Paludina* durch Wachstum des Mantelrandes zu Stande kommt. Fig. 20 auf Taf. 25 zeigt ein solches Stadium von der rechten Seite, an welchem zunächst die Verschiebung des Velarfeldes (*v.v.*) nach links zu sehen ist, auf welche schon SARASIN aufmerksam machte. Weiter wäre noch die Anlage des Deckels (*d*) zu erwähnen, welcher bekanntlich von einer Deckelschalendrüse, genau so wie die Schale, gebildet wird. Die Mantelhöhle (*mh*) liegt ganz auf der rechten Seite und wird durch Hervorwölben des Mantelwulstes, welcher von hinten nach vorn auswächst, gebildet. Wie bei *Paludina* kommt der After auf ihren Boden zu liegen, indem der Mantelwulst jene Gegend der Bauchfläche zuerst überwölbt, auf welcher der After nun nach außen mündet. Ich stellte auf Schnitten fest, dass schon auf diesem Stadium der After durchgebrochen ist. Nun nähert sich die Gestalt des Embryos immer mehr derjenigen des ausgewachsenen Thieres, wie **Stadium I** (Taf. 25 Fig. 22) lehrt. Das Velarfeld ist ganz auf die linke Seite gerückt, und in *v* sieht man die Stelle, welche der rechten Ansa SARASIN's entspricht, in der Mittellinie des Rückens liegen. Am Rande des Feldes springen die Tentakel als Kegel hervor. Der Fuß (*fu*) plattet sich schon zur Kriechsohle ab und zeigt auf der dorsalen und hinteren Fläche den Deckel (*d*). Der Eingeweidesack ragt deutlich auf der linken Seite hervor und ist ganz von der Schale (*sch*) geschützt. Der Ösophagus hat eine sehr ansehnliche Länge erreicht und führt ziemlich weit dorsal und am Hinterende, an der mit *x* bezeichneten Stelle, in den Magen (*ma*). Die mächtige Leber nimmt mit ihren beiden Schläuchen, von denen der ansehnlichere vordere sich bereits in zwei theilt, die ganze Länge des Thieres ein. Auch die Mantelhöhle, an deren Boden der After (*a*) ausmündet, ist viel ansehnlicher geworden und zeigt inwendig die Anlagen der Kieme (*k*) und des Osphradiums (SPENGL'schen Organs, *sp*) als Hervorwulstungen ihrer ectodermalen Wand. Taf. 25 Fig. 21, **Stadium K**, giebt eine Ansicht des beschalteten Hinterendes von vorn, woraus die gegenseitige Lage der besprochenen Organe deutlich hervorgeht. Die dorsale Hälfte des Präparats wird fast ganz von der Mantelhöhle (*mh*) in Anspruch genommen; etwa in der Mittellinie zieht der Kiemenwulst (*k*), in welchem schon einzelne Plättchen deutlich werden, parallel zum oberen Rande der Höhle hin; links, und vor demselben ragt das Osphradium (*sp*) als ein mächtiger Wulst hervor. Der Magen (*ma*) liegt links unten und verlängert sich in den schräg nach rechts und

dorsalwärts ziehenden Enddarm, welcher ganz rechts durch den After (*a*) in die Mantelhöhle mündet. Rechts und ventral liegt die Leber (*l*).

Endlich zeigt Taf. 25 Fig. 23 den ältesten von mir in dieser Arbeit berücksichtigten Embryo (**Stadium M**) von der linken Seite. Der Embryo hat sich bereits in die Schale (*sch*) zurückgezogen. Die Tentakel (*fü*) sind deutlich als solche erkennbar und tragen an ihrer Basis die Augen (*au*), innerhalb welcher die Linse (*li*) zu sehen ist. Die Mantelhöhle (*mh*) erstreckt sich bis etwa in die Mitte der Schale. In ihr zieht die Kieme (*k*), welche in zahlreiche Blättchen zerfallen ist, von vorn nach hinten in einem dorsalwärts convexen Bogen bis zur Leber hin. Ventralwärts und links von der Kieme sitzt das Osphradium (*sp*) an der inneren Kiemenhöhlenwand.

Der ganze hintere Theil der Schale wird von der Leber ausgefüllt, welche in drei Lappen *l*¹, *l*², *l*³ zerfallen ist, und nur den dorsalen Theil für den Magen (*ma*) frei lässt; *x* ist der optische Querschnitt des Ösophagus, während dorsal und ganz auf der rechten Seite der After (*a*) in die Mantelhöhle (*mh*) mündet. Weiter wäre noch ein bis jetzt nicht besprochenes Organ, das Nuchal- oder Embryonalherz (*eh*) zu erwähnen, welches in der Figur zwischen Osphradium und Kieme durchschimmert.

Das Nackenherz entsteht als eine ectodermale Blase auf der rechten Seite des Embryos in der hinteren Leibeshälfte auf dem Stadium *G* und ist in Taf. 26 Fig. 10 und 12 *eh* auf Querschnitten veranschaulicht. Fig. 12, dem Stadium *I* entnommen, lehrt, dass es sich jetzt innerhalb der Mantelhöhle befindet. Auf dem Stadium *M* wird es von zahlreichen senkrecht zur Längsachse gerichteten spindel-förmigen Muskelzellen durchsetzt, welche die Contractionen ausführen. Das Embryonalherz ist von SARASIN beschrieben und auch auf Schnitten richtig abgebildet worden, jedoch war es ihm selbst zweifelhaft, ob das, was er auf Schnitten dafür hielt, wirklich diesem Gebilde entspreche. Ein Embryonalherz in der Nackengegend kommt bei zahlreichen marinen Vorderkiemern vor.

Ein Vergleich der eben aus einander gesetzten Vorgänge mit den entsprechenden bei *Paludina* ergibt nur unwesentliche Unterschiede. Die Bildung der verschiedenen Abschnitte des Darmes ist in beiden Fällen principiell dieselbe, nur hat bei *Bythinia* der Mund mehr als der After seine Beziehungen zum Blastoporus beibehalten, während das umgekehrte Verhalten bei *Paludina* beobachtet wurde. Sonst

wäre nur noch die mächtigere Ausdehnung des Velarfeldes bei *Bythinia* hervorzuheben, welches eben deshalb von der sich ausbildenden Asymmetrie in seiner Lage stärker beeinflusst wird. Ich habe schon aus einander gesetzt, warum ich im Gegensatze zu SARASIN den Velarzellen keine exeretorische Function zuschreibe, da, wie der Abschnitt über die Urniere zeigen wird, dieselbe in keinem Zusammenhang mit dem Velum steht. Will man mit SARASIN die Zellen der Ansa den eigenthümlichen Velarzellen der Süßwasserpulmonaten, und diese mit BÜTSCHLI¹ und FOL² den Velarzellen der marinen Gasteropoden gleichsetzen, welchen BOBRETZKY³ die Function einer äußeren Urniere zuschrieb, so dürfte dies nur aus morphologischen, nicht aus physiologischen Gründen geschehen. Ich glaube mit RABL⁴, dass diese Zellen nichts weiter als Velarzellen sind, und stütze mich dabei auf eigene Beobachtungen an ganzen gefärbten und aufgehellten Embryonen, sowie an Schnitten von *Paludina*, *Bythinia* und *Planorbis*. Über die äußeren Urnieren der marinen Formen kann ich vorläufig kein Urtheil abgeben, da ich dieselben noch nicht untersucht habe: ich erlaube mir bloß die Vermuthung auszusprechen, dass auch diese, wie schon RABL behauptet hat, nur Velarzellen sind. Diese Vermuthung stütze ich dadurch, dass ich an einer freischwimmenden, offenbar zu einer (nicht näher bestimmbar) Gasteropodenart gehörigen Larve am lebenden Präparate deutliche innere Urnieren beobachtet habe, auf deren Bau ich in dem Abschnitte über die Urniere (pag. 397) zurückkommen werde. Ich habe die damals am Canal (in Calvados) angefertigte Skizze mit Abbildungen verglichen und gefunden, dass sie eine große Ähnlichkeit mit den von SELENKA⁵ beschriebenen Larven von *Tergipes claviger* zeigte.

Was die Entwicklung der Mantelhöhle anbelangt, so verdient hervorgehoben zu werden, dass ihre erste Anlage von vorn herein auf der rechten Seite liegt und ganz einheitlich ist; die Gründe für diese Abweichung von *Paludina* sollen im Abschnitt über die Entwicklung der Niere (pag. 400) aus einander gesetzt werden.

¹ O. BÜTSCHLI, l. c.

² H. FOL, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. in: Arch. Z. Expér. Tome 8 1880 pag. 103—232 Taf. 9—18.

³ N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877 pag. 95—169 Taf. 8—13.

⁴ C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. in: Morph. Jahrb. 5. Bd. 1879 pag. 562—660 Taf. 32—38.

⁵ E. SELENKA, Entwicklung von *Tergipes claviger*. in: Niederländ. Arch. Z. 1. Bd. 1871 pag. 1—10 Taf. 1 u. 2.

4. Entwicklung des Mesoderms und seiner Derivate.

Wir hatten das Mesoderm auf dem Stadium *A* verlassen, wo es in Taf. 25 Fig. 10 zwei an ihrer Basis zusammenhängende Cölomsäcke bildete, deren seitliche Ansicht in Fig. 11 veranschaulicht wurde¹. Stadium *B* zeigt schon in verschiedenen Richtungen Fortschritte, indem die Cölomsäcke (Taf. 25 Fig. 12) noch stärker ausgewachsen sind und eine sehr deutliche Cölomhöhle erkennen lassen (Taf. 26 Fig. 4 *cc*). Querschnittserien lehren, dass die bislang in der dorsalen Mittellinie getrennten Mesodermanlagen sich vereinigt haben.

In Stadium *C* haben sich die Cölomsäcke in dieser Gegend bereits aufgelöst (Taf. 25 Fig. 14 und Taf. 26 Fig. 5), während das Cölom zu beiden Seiten des Mundes (*m*) noch deutlich sichtbar bleibt (Taf. 25 Fig. 15). Auch nehmen die Mesodermzellen schon die Spindelgestalt an, und legt sich das parietale Blatt dicht an das Ectoderm, das splanchnische an die Wand des Schlundes und des Urdarmes an. Diese Gestaltsveränderung der Zellen betrifft zunächst nur die Gegend, welche dorsal von der Mundanlage liegt (Taf. 26 Fig. 5). Darauf nimmt eine immer größere Anzahl von Mesodermzellen die Spindelgestalt an, wie Stadium *D* (Taf. 25 Fig. 17) zeigt, doch geschieht dies nur in der vorderen ventralen Gegend, wo die Spindelzellen eine dem Ectoderm anliegende, mehrere Lagen dicke Schicht bilden, indem sie zwischen dieser und dem Urdarm einen Raum zur Bildung des Ursinus (*sz*) frei lassen. Dieser Sinus entspricht dem vorderen Ursinus von *Paludina* und führt wie dieser Pulsationen aus. Auf dem nächstfolgenden Stadium *E* haben fast alle Mesodermzellen die Spindelgestalt angenommen und durchsetzen ganz unregelmäßig den Raum zwischen Ectoderm und Darm (Taf. 26 Fig. 8). Auf dem Stadium *D* dagegen bildet das Mesoderm eine starke Anhäufung von unregelmäßig polygonalen Zellen kurz vor dem nach abwärts gerichteten verdünnten Ende des Urdarmes (*e*) (Taf. 25 Fig. 17 und Taf. 26 Fig. 6). In dem Querschnitt Fig. 6 bemerkt man in der Anhäufung auf beiden Seiten noch die Cölomhöhle, während auf der linken Seite die Mesodermzellen dorsalwärts von dem Cölomsack sich abzulösen anfangen.

a. Urnieren.

Eben an dieser Stelle findet die Anlage des secernirenden Theiles der Urniere aus Mesodermzellen statt, und zwar schon auf dem

¹ Wie schon erwähnt wurde (pag. 354), ist die Cölomanlage eine einheitliche unpaare Bildung wie bei *Paludina*.

Stadium *C*. Das anfangs solide Häufchen von Mesodermzellen bildet wie bei *Paludina* ein Lumen in seinem Innern aus und setzt sich (Taf. 26 Fig. 5 *u*) mit dem durch Einstülpung des Ectoderms entstandenen Ausführgang in Verbindung. Damit ist die Urniere fertig; sie bildet jederseits im Embryo eine Röhre, deren proximales Ende mesodermaler Herkunft ist, während der größere distale Theil, oder Ausführgang, ectodermal ist. Wie bei *Paludina* ist die Röhre hier von vorn nach hinten gerichtet und mündet ventralwärts vom Rande des Velarfeldes aus (Taf. 25 Fig. 16 *u.u*). Die Ausführöffnung ist also einfach, nicht doppelt, wie SARASIN aus seinen Schnittserien geschlossen hat, und ist schon auf Totopräparaten, natürlich auch auf Schnitten, deutlich als solche zu erkennen (Taf. 26 Fig. 7 *u*). Eben so wenig wie bei *Paludina* konnte ich eine innere Öffnung auf Schnitten nachweisen, auch an Totopräparaten vermochte ich nichts davon zu sehen. Das innere Ende der Urnieren wird von größeren Mesodermzellen, welche sich weniger intensiv als die übrigen färben, gebildet. Aufhängezellen, wie ich sie bei *Paludina* beschrieb, habe ich hier nicht beobachtet. — Die Urniere erreicht im Laufe der Entwicklung keine höhere Ausbildung, als die eben beschriebene, obgleich noch auf Stadium *I* der ausführende Theil beiderseits deutlich erhalten ist. Ihr inneres Ende scheint sehr bald nach Stadium *E* rückgebildet zu werden.

Bei *Paludina* weicht die Entstehung der Urniere in so fern von der eben aus einander gesetzten ab, als die rein mesodermal angelegte Urniere das Ectoderm durchbricht und auf diese Weise eine Öffnung nach außen erhält; jedoch bildet sich später, wie ich hier nachtragen will, eine kurze Einstülpung des Ectoderms, wodurch die Mündung an das innere Ende einer kurzen ectodermalen Röhre zu liegen kommt. Welcher Modus von beiden der primitivere ist, vermag ich augenblicklich nicht anzugeben. In meiner *Paludina*-arbeit hatte ich hervorgehoben, dass, wenn bei dieser Form keine innere Öffnung der Niere vorhanden wäre, dieser Umstand an das Verhalten der Endigungen des Excretionssystems der Plattwürmer erinnern würde. *Bythinia* erscheint als eine weitere Stütze für diese Behauptung. Sollte wirklich allen Prosobranchiaten eine innere Öffnung der Urniere abgehen? FOL¹, DE MEURON² und SARASIN³ haben

¹ Loc. cit.

² P. DE MEURON, Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix*. in: Compt. Rend. Tome 98 1884 pag. 693.

³ P. & F. SARASIN, Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltonii* Reeve. in: Ergebn. Nat. Forsch. Ceylon 1. Bd. 1888 pag. 33—69 Taf. 6—8.

eine innere Ausmündung der Urniere für die Pulmonaten beansprucht, während BÜTSCHLI¹ dieselbe nicht nachweisen konnte und RABL² ihre Existenz für *Planorbis* in Abrede stellte. Ich selbst habe *Planorbis* in toto und auf Schnitten untersucht und in einer vorläufigen Mittheilung³ erwähnt, dass eine innere Mündung wirklich besteht und nicht terminal, wie bis jetzt angenommen wurde, sondern etwas seitlich von dem proximalen Ende der Urniere liegt, welches von dem schon durch FOL beschriebenen Zellhaufen bedeckt wird. Sicherlich wäre es wünschenswerth, die Urniere der marinen Prosobranchier genauer zu untersuchen, doch will ich gleich erwähnen, dass die von mir skizzirte Urniere der nicht näher bestimmten beschalteten Gasteropodenlarve genau dieselbe Gestalt, wie diejenige der Süßwasserpulmonaten zeigt. Ich vermuthe daher, dass bei derselben eine innere und äußere Mündung vorhanden war, jedoch habe ich damals keine Beobachtungen darüber gemacht, da ich mit der Untersuchung von Infusorien beschäftigt und in der Entwicklungsgeschichte der Gastropoden noch ganz unbewandert war. Ich hoffe bald Weiteres in Bezug auf diesen Punkt mittheilen zu können.

b. Herzbeutel und Niere.

Wie bei *Paludina* sind die gegenseitigen Beziehungen dieser beiden Organe so innig, dass sie nur im Zusammenhange besprochen werden können.

Wir hatten gesehen, dass bei Stadium *D* das Mesoderm in der Gegend vor der eigentlichen Darmanlage eine mächtige Anhäufung bildete (Taf. 26 Fig. 6), in welcher auf beiden Seiten die Cölohmöhle (*c*) zu erkennen war. Diese Anhäufung ist die gemeinsame Anlage von Herzbeutel und Niere. Während dieselbe hier eine medial-ventrale Lagerung und eine große Ausdehnung besitzt, so wird sie auf dem folgenden Stadium *E* in ihrer Ausdehnung sehr reducirt, da jetzt die Auflösung des Mesoderms stark zugenommen hat, und die Herzbeutelnierenanlage (Taf. 26 Fig. 8 *n*) ist in Folge der sich ausbildenden Asymmetrie bereits auf die rechte Seite gerückt. Außerdem ergibt die Untersuchung von aufgehellten Totopräparaten und von Schnittserien, dass die Anlage mehr und mehr dem Hinterende sich nähert. — Auf Stadium *E* ist noch kein Lumen in der Anlage

¹ Loc. cit.

² Loc. cit.

³ R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Vorl. Mitth. 2. Theil. in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 280—283.

zu sehen, aber schon auf *F* habe ich es beobachtet, und zwar scheint es mir von vorn herein doppelt zu sein (Taf. 26 Fig. 9 *n*). Das mehr dorsalwärts und nach vorn gelegene Lumen ist sehr deutlich, während das andere zuerst außerordentlich fein auftritt.

Das folgende Stadium *G* giebt Aufschluss über Wesen und Bedeutung dieser Lumina, während Taf. 25 Fig. 18 (Stad. *F*) die noch einheitliche Herzbeutel-Nierenanlage im ganzen aufgehellten Embryo zeigt. Taf. 25 Fig. 19 zeigt die Herzbeutel-Nierenanlage in situ. Dieselbe hat sich bereits in der Mitte eingeschnürt. Das vordere Lumen (*p*) ist rundlich und entspricht der Herzbeutelhöhle, während das hintere (*n*) mehr langgezogen und halbmondförmig gekrümmt ist; es entspricht dem Lumen der dauernden Niere.

Die Richtigkeit dieser Darstellung wird durch Schnittserien belegt, wie die zwei Querschnitte Taf. 26 Fig. 10 und 11 lehren. Diese sind einer und derselben Serie entnommen. Der vorderste (Fig. 10) ist durch das Pericardlumen geführt und zeigt die Herzbeutelanlage (*p*) dicht gegen den Enddarm (*e*) gepresst, und zwar darüber gelegen. Die Herzbeutelwand ist bedeutend dünner als die Nierenwand, wie der weiter hinten geführte Schnitt 11 beweist, auf dem die Niere (*n*) durchschnitten ist; diese liegt ebenfalls dorsal vom Enddarm. Stadium *H* (Taf. 25 Fig. 20, Ansicht von der rechten Seite) illustriert die Verschiebung in der Lage von Niere und Herzbeutel, welche in Folge der sich ausbildenden Asymmetrie sich jetzt dorsal vom Enddarm befinden, während der bei Stadium *D* beschriebene Zellhaufen, aus dem beide Organe hervorgegangen sind, ventral und in der Mittellinie lag. Herzbeutel und Niere machen daher dieselbe Wanderung bei *Bythina*, wie bei der ebenfalls rechts gewundenen *Paludina* durch.

Waren bis jetzt Herzbeutel und Niere am ganzen Embryo am besten von der rechten Seite zu sehen, so ändert sich dies bei Stadium *I*, auf welchem beide Organe in einer Ansicht von links dargestellt sind (Taf. 25 Fig. 22). Das Pericard (*p*) hat jetzt eine größere Ausdehnung als die Niere (*n*), während auf Stad. *H* beide noch ziemlich gleich groß waren. Weiter ist noch zu bemerken, dass beide Organe ganz am Hinterende liegen, und dass die Niere nach vorn auf den Boden der Mantelhöhle (*mh*) stößt.

Bis zum Stadium *II* inclusive ist es mir nicht gelungen, eine Communication des Nierenlumens mit dem Herzbeutel oder mit der Niere nachzuweisen. Beide sind aber auf Stadium *K* (Taf. 25 Fig. 21) am Totopräparat zu erkennen. Entfernt man die vordere Hälfte des Embryos und blickt auf die Schnittfläche des beschalteten Hinterendes, so erkennt

man die Niere (*ni*) am hinteren Boden der Mantelhöhle (*mh*). Sie besitzt eine sehr merkwürdige Gestalt. Ihr Lumen erinnert jetzt an dasjenige eines T-förmig durchbohrten Hahnes. Der eine Schenkel desselben (*fd*) ist nach oben gerichtet und endigt blind, er stellt den Fundus der Niere vor; auch ist hier das Epithel der Nierenwand am dicksten. Der rechte Schenkel steht nahezu senkrecht auf demjenigen des Fundus und ist demgemäß horizontal gerichtet; er öffnet sich in die Mantelhöhle und entspricht folglich dem Ureter. Der dritte Schenkel (*pe*) endlich zieht schräg nach unten und links und öffnet sich in den Herzbeutel (*p*), welcher auf der linken Seite liegt und jetzt mehr als doppelt so groß wie die Niere (*ni*) ist.

Die Mündung der Niere (*ni*) in die Mantelhöhle (*mh*) ließ sich bereits auf Schnitten bei Stadium *K* constatiren und ist auf Taf. 26 Fig. 13 nach einem sagittalen Schnitt dargestellt (*nr*). Diejenige der Niere (*ni*) in den Herzbeutel (*p*) auf Stadium *I* (*pe*), welches nur unbedeutend jünger als *K* ist, wurde in Taf. 26 Fig. 15 nach einem Schrägschnitt dargestellt. Endlich zeigt Stadium *M* (Taf. 25 Fig. 23), wie ich glaube, die definitiven Lagerungsbeziehungen von Kieme (*k*), SPENGL'schem Organ (*sp*), Niere (*ni*), Herzbeutel (*p*) und den übrigen Eingeweiden. Auf weitere Details des Baues der Niere und ihres Ausführgangs will ich hier nicht eingehen, da sie eine Untersuchung des ausgewachsenen Thieres erfordern würde, für welche ich augenblicklich weder Zeit noch Material besitze.

SARASIN hat die Anlagen von Niere und Herzbeutel richtig erkannt, giebt aber für jene einen ectodermalen Ursprung an, während er den Herzbeutel ganz zutreffend für mesodermal erklärt. Dies erklärt sich dadurch, dass er, wie ich schon aus einander gesetzt habe, Herkunft und Entwicklung des mittleren Keimblattes verkannt und offenbar auf dem Stadium, wo sich die Niere anlegt, Ectoderm und Mesoderm nicht aus einander gehalten hat. Weiter übersah er den Zusammenhang der Nieren- und Herzbeutel-Anlage, da er nur an Schnitten untersucht hat. Über die beiden Öffnungen der Niere sagt er gar nichts, auch schildert er die Bildung des Herzbeckels ziemlich unklar.

Aus meiner Darstellung ergibt sich eine ziemliche Übereinstimmung zwischen *Bythinia* und *Paludina* in der Entwicklung von Herzbeutel und Niere, welche in beiden Fällen aus einer gemeinsamen mesodermalen Anlage hervorgehen. Die Unterschiede lassen sich auf den rascheren Entwicklungsgang von *Bythinia* zurückführen. *Paludina* bietet offenbar primitivere Verhältnisse dar, weil sie eine

rudimentäre (vor der Torsion) linke Niere und den Ausführgang derselben besitzt, welcher später zum Ausführgang der Geschlechtsdrüse wird. Beide Bildungen fehlen bei *Bythinia*. Auch ist hier von vorn herein kein Zusammenhang zwischen Nieren- und Herzbeutel lumen vorhanden, wohl aber ist die Anlage beider Organe eine kontinuierliche. Es scheint mir, dass bei *Bythinia* kein Ureter wie bei *Paludina* vorhanden ist, sondern dass die Niere einfach in die Mantelhöhle mündet. Später dürfte sich wohl dieser Abschnitt etwas specialisiren, doch kann ich vorläufig keine positiven Angaben darüber machen. So viel ich weiß, ist dieser Punkt beim erwachsenen Thier nicht näher untersucht worden.

c. Herz.

Das Herz legt sich bereits auf dem Stadium *I* an und entsteht, genau wie bei *Paludina*, aus einer rinnenförmigen Einstülpung der Herzbeutelwand dicht in der Nähe der Niere. Dieser bei *Paludina* und *Bythinia* vorübergehende Zustand bleibt nach PLATE¹ bei *Dentalium* dauernd erhalten, wo das Herz des erwachsenen Thieres eine sackförmige Einstülpung des Pericards ist. Stadium *K* (Taf. 25 Fig. 21) zeigt die Anlage (*h*) in situ. Dass das Herz wirklich als eine Einstülpung des Pericards entsteht, beweist ein Querschnitt durch Stadium *I* (Taf. 26 Fig. 14), wo dies ehr klar zu sehen ist. Später schnürt sich die Rinne zu einer Röhre ab, welche an beiden Enden offen bleibt, und zerfällt (Taf. 25 Fig. 23) durch eine mittlere Einschnürung in einen nach vorn liegenden Vorhof (*vo*) und eine hintere Kammer (*ka*). Diese Vorgänge spielen sich ganz in derselben Weise wie bei *Paludina* ab, so dass ich einfach auf meine bereits citirte Abhandlung verweisen kann.

SARASIN ist eben so wenig über die Bildung des Herzens wie über diejenige des Herzbeutels ins Klare gekommen; ich will aber, um den Leser nicht zu ermüden, seine Darstellung übergehen.

Für *Paludina* habe ich die Entstehung der Geschlechtsdrüse aus der Wand des Herzbeutels beschrieben, konnte aber bei den von mir untersuchten Embryonen von *Bythinia* nichts Derartiges nachweisen und verzichte daher ganz auf die Beschreibung der

¹ L. PLATE, Über das Herz der Dentalien, in: Z. Anzeiger 14. Jahrg. 1891 pag. 78—80. — An einer Stelle meiner Arbeit über *Paludina* habe ich *Dentalium* bei den Lamellibranchiaten angeführt. Dies war natürlich ein Lapsus, da gerade die neueren Untersuchungen beweisen, dass die Scaphopoden den prosobranchiaten Gasteropoden viel näher stehen als den Zweischalern.

Entwicklung des Genitalsystems, da ich in der nächsten Zeit diesen Gegenstand an primitiveren Prosobranchiern zu untersuchen beabsichtige, welche ein ähnliches Verhalten wie *Paludina* darbieten dürften.

5. Derivate des Ectoderms.

a. Nervensystem.

Die Frage nach dem Ursprung des Nervensystems bei den Mollusken besitzt heut zu Tage in so fern ein geringeres Interesse, als von allen neueren Untersuchern dasselbe vom äußeren Keimblatt abgeleitet wird¹. Ich würde daher ganz von der Entwicklung des Nervensystems von *Bythinia* absehen, um so mehr, als sie im Wesentlichen genau dieselbe wie bei *Paludina* ist, wenn SARASIN nicht davon eine Beschreibung gegeben hätte, welche von der meinigen sowohl, als von denen SCHMIDT'S² und HENCHMAN'S³ stark abweicht, und daraus phylogenetische Schlüsse gezogen hätte, welche ich auf Grund embryologischer und vergleichend-anatomischer Thatsachen entschieden zurückweisen muss.

Das Nervensystem von *Bythinia* unterscheidet sich von dem der *Paludina* wesentlich durch eine weit größere Concentration. SARASIN hat schon hervorgehoben, dass Cerebral-, Pallial- und Intestinalganglien hier sehr nahe an einander gerückt sind. BOUVIER⁴ entdeckte zuerst durch Zergliederungen den rechten Ast der gekreuzten Visceralcommissur, welchen SARASIN auf Schnitten nicht hatte nachweisen können, und machte weiter darauf aufmerksam, dass das Nervensystem von *Bythinia*, eben wegen seiner größeren Concentration, weniger primitiv ist als dasjenige von *Paludina*, woraus sich ergibt, dass es eine schlechtere Grundlage für phylogenetische Betrachtungen liefern muss.

Ursprung, Lagerung und Bildung der Cerebralganglien sind schon genügend in dem Abschnitt über die Entwicklung der äußern Körperform (oben pag. 387) beschrieben worden. Sie haben sich schon

¹ Vergleiche meine Abhandlung über *Paludina*, wo die Geschichte dieser Frage besprochen wird.

² F. SCHMIDT, Die Entwicklung des Centralnervensystems der Pulmonaten. in: Sitz. Ber. Nat. Ges. Dorpat f. 1890, 9. Bd. 1891 pag. 277—282.

³ ANNIE P. HENCHMAN, The Origin and Development of the Central Nervous System in *Limax maximus*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 20 1890 pag. 169—Taf. 10.

⁴ E. L. BOUVIER, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. in: Ann. Sc. N. (7) Tome 3 1887.

auf Stadium *D* vom Ectoderm losgelöst (Taf. 25 Fig. 16 *cg*). Ich will weiter im Gegensatz zu SARASIN betonen, dass beide Cerebralganglien von vorn herein als zwei distincte Wucherungen getrennt von einander entstehen (ich sehe natürlich davon ab, dass sie sich vom Ectoderm losgelöst haben, durch welches sie selbstverständlich zuerst verbunden waren) und sich erst nachträglich durch eine Commissur verbinden.

Die Pallialganglien (= Pleuralganglien) entstehen ebenfalls getrennt von einander und von den Cerebralganglien als Ectodermwucherungen, seitlich und ventralwärts vom Velum und den Tentakel-Anlagen (Taf. 26 Fig. 18 *pa*), und verbinden sich erst nachträglich mit einander und mit den Cerebral- und Pedalganglien.

Über die Entstehung der Buccalganglien habe ich nichts zu bemerken, da dieselbe ganz richtig von SARASIN beschrieben wird und genau dieselbe ist wie bei *Paludina*.

Ich brauche also nur noch die Entstehung der Pedal-, Intestinal- (Supra- und Sub-) und des Visceralganglions zu schildern. Diese entstehen nun durchaus nicht aus einer gemeinsamen medianen ventralen Ectodermwucherung, wie SARASIN behauptet, sondern vollkommen von einander getrennt, wie ich es bei *Paludina*, HENCHMAN bei *Limax* und SCHMIDT bei den Pulmonaten beschrieben haben. Auch sind die paarigen Gänglien ursprünglich von einander getrennt.

Taf. 26 Fig. 17 zeigt die verdickte Ectodermstelle (*ped*), von welcher hier das linke Pedalganglion sich später absehnürt (Stadium *F*). Auf Stadium *G* (Fig. 18) sind beide Pedalganglien in Ablösung begriffen zu sehen. Die Schnittserie ergab, dass die Wucherung sehr ansehnlich ist, da die Pedalganglien sich auf eine große Strecke hin ablösen.

Die Intestinalganglien entstehen vollkommen von den Pedalganglien getrennt, symmetrisch zu beiden Seiten des Embryos, ventralwärts etwa in der mittleren Leibesgegend des Stadiums *G*, welche, wie bei *Paludina*, als die Taille des Embryo bezeichnet werden könnte. Bemerkenswerth ist: 1) dass ihre Ursprungsstelle ziemlich weit nach hinten von derjenigen der Pedal- und Pallialganglien liegt (später sind Pedal-, Pallial- und Intestinalganglien ganz nahe bei einander), und 2) dass beide Intestinalganglien auf gleicher Höhe vom Ectoderm sich ablösen (Taf. 26 Fig. 16 *supr* und *sub*). Da im Laufe der Entwicklung die Asymmetrie sich mehr und mehr ausbildet, so verschieben sich beide Intestinalganglien, indem das rechte über den Ösophagus, das linke unter denselben zu liegen

kommt, wesshalb sie jetzt auch als Supra- und Subintestinalganglien bezeichnet werden. Auf Stadium *I* (Taf. 25 Fig. 22) sind die beiden Ganglien, welche bereits die Verschiebung durchgemacht haben, am ganzen aufgehellten Embryo sichtbar (*supr* und *sub*).

Endlich wäre noch das Visceralganglion (*v*) zu erwähnen. Dasselbe ist bekanntlich unpaar wie bei *Paludina* und legt sich nach dem Stadium *K* am Boden der Mantelhöhle (*mh*) als eine Wucherung des Ectoderms an (Taf. 26 Fig. 20). Auf dem hier abgebildeten Querschnitt hat es sich bereits von dem Epithel der Mantelhöhle abgelöst, während es auf den vorhergehenden, weiter nach vorn gelegenen zwei Schnitten noch damit zusammenhängt. Das Visceralganglion ist ursprünglich ganz getrennt von den Intestinalganglien und liegt beträchtlich weiter nach hinten. Die Ausbildung der Connective, welche die verschiedenen ungleichnamigen Ganglien unter einander verbinden, erfolgt genau in derselben Weise und Reihenfolge wie bei *Paludina*.

Die abweichende Schilderung, welche SARASIN von der Bildung des Nervensystems gegeben hat, ist schon besprochen worden. Er ist durch das Mesoderm, dessen Entwicklung er nicht erkannte, dazu verleitet worden, Pedal-, Intestinal- und Visceralganglien aus einer gemeinsamen ventralen Ectodermwucherung hervorgehen zu lassen, und hat daraus den Schluss gezogen, dass diese Ganglien mit ihren Connectiven die Bauchkette der *Bythinia* vorstellen, was dann die Verwandtschaft der Mollusken mit den Anneliden begründen würde.

Gegen diesen Schluss hat BOUVIER¹ auf Grund vergleichend-anatomischer Thatsachen protestirt, und aus seinen Resultaten, sowie aus den Untersuchungen PELSENER's² geht deutlich hervor, dass nur die Pedalganglien, oder besser gesagt, die Pedalstränge, der Prosobranchier der Bauchkette der Gliederwürmer homolog sein können. Bekanntlich sind die Pedalstränge niederer Prosobranchier (Dioto-cardier nach E. PERRIER) sehr lang und mit einander durch Querbrücken verbunden, dasselbe findet sich auch bei *Paludina*; sie erinnern dann sofort an die Bauchganglienkette der Anneliden und Arthropoden. Ich verweise daher auf die Abhandlungen beider eben angeführten Autoren und will jetzt noch die embryologischen Befunde erläutern.

¹ Loc. cit.

² P. PELSENER, Contribution à l'étude des Lamellibranches. in: Arch. Biol. Tome 11 1891 pag. 147—312 Taf. 6—23.

Wir haben gesehen, dass die Pedal-, Intestinal- und Visceralganglien getrennt von einander entstehen, außerdem sind die Pedal-, Pallial- und Intestinalganglien beim Embryo mehr von einander entfernt, als beim ausgebildeten Thier. *Bythinia* macht also ein Stadium durch, wo das Nervensystem an das der niederen Prosobranchier erinnert. Aus dieser Thatsache und den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie geht zur Genüge hervor, dass die Verhältnisse des ausgebildeten Nervensystems abgeleitete und die Schlüsse SARASIN's ungerechtfertigt sind, wie seinerzeit BOUVIER ganz mit Recht vermuthete.

b. Sinnesorgane.

Die Entwicklung der Fühler ist schon im Abschnitt über die Entwicklung der äußeren Körperform (oben pag. 388) behandelt worden, eben so diejenige des Osphradiums. In Bezug auf dieses Organ wäre noch zu bemerken, dass SARASIN dessen Ursprung nicht ermitteln konnte. Derselbe ist genau so wie bei *Paludina*, doch entspricht das SPENGL'Sche Organ von *Bythinia* nur dem Wulste bei *Paludina*¹; die für letztere Art charakteristischen Gruben finden sich bei den von mir untersuchten Embryonen von *Bythinia* nicht, und existiren auch, so viel ich weiß, beim ausgebildeten Thiere nicht. Das Osphradium ist eine dem Mantel zugehörige Bildung; SARASIN hat die ersten Spuren, welche er davon gefunden zu haben glaubte, an eine unrichtige Stelle verlegt. Offenbar hat er den Nerv, welcher aus dem Supraintestinalganglion zum Osphradium zieht, damit verwechselt. Nach PELSENER² kommen die Nervenfasern, welche das sogenannte Geruchsorgan innerviren, nicht aus dem eben genannten Ganglion, sondern vom Cerebralganglion und durchsetzen nur das Supraintestinalganglion. SARASIN ist es nicht gelungen, die Einstülpungen nachzuweisen, aus welchen Auge und Otolithenblase hervorgehen. Es ist wirklich bei *Bythinia* viel schwerer als bei *Paludina*, sie aufzufinden, da dies an ganzen Embryonen nicht gelingt. Dagegen braucht man bloß beide Organe, wenn man sie auf Schnitten aufgefunden hat, auf immer jüngeren Stadien weiter zu verfolgen. Stadium *F* (Taf. 26 Fig. 17) zeigt die Einstülpung der Otolithenblase (*ot*), Stadium *G* diejenige des Auges (Fig. 19 *au*). Wie bei *Paludina* entsteht die Otolithenblase zu beiden Seiten des Fußes,

¹ Loc. cit.

² P. PELSENER, L'innervation de l'osphradium des Mollusques. in: Compt. Rend. Tome 109 1889 pag. 534—535.

früher als die Augenblase, welche sich an der Basis der Tentakel etwas später bildet.

Es wäre vielleicht hier der Platz, auf die Bildung der Asymmetrie und die Torsion des Embryos einzugehen. Ich habe diese Frage bereits ausführlicher bei *Paludina* besprochen. Nur noch einige Bemerkungen über die Theorie, durch welche SARASIN dieses Problem zu lösen versuchte. Er vergleicht den Darm mit einem elastischen (Gummi-) Strang, welcher eine Torsion erfährt und diese dann auf das Nervensystem und die übrigen Organe, sowie auf die äußere Gestalt des Embryos überträgt. Ich will davon absehen, dass der Darm kaum mit einem Gummistrang verglichen werden darf, und nur hervorheben, dass derartige Vorgänge doch nur durch Wachstumserscheinungen erklärt werden können. Solche rein mechanische Erklärungen für morphologische Thatsachen dürften heut zu Tage noch etwas verfrüht sein.

Ich glaube darauf verzichten zu können, nochmals die Widersprüche aufzuzählen, welche zwischen meinen Beobachtungen und denen SARASIN's bestehen. Die Untersuchung von *Bythinia* veranlasst mich dazu, dem Urtheil beizupflichten, welches RABL¹ in seiner Theorie des Mesoderms über SARASIN's Arbeit ausgesprochen hat. In einer Antwort² auf RABL's Kritik hat SARASIN seine frühere Behauptung aufrecht gehalten und angeführt, dass er bei den Gymnophionen eine principiell ähnliche Entwicklung des Darmes und des Mesoderms, wie bei *Bythinia* beobachtet hätte. Da ich selbst die Entwicklung dieser merkwürdigen Amphibien nicht untersucht habe, kann ich darüber natürlich kein Urtheil abgeben, dagegen veranlasst mich dasjenige, was ich aus eigener Anschauung von der Entwicklungsgeschichte der Amphibien überhaupt kenne, auch an diesen Angaben von SARASIN gewisse Zweifel zu hegen. Der Zweck vorliegender Arbeit war aber selbstverständlich nicht, eine Widerlegung SARASIN's zu geben, sondern lediglich, an einer anderen Form dasjenige zu prüfen, was ich bei *Paludina* zu beobachten geglaubt hatte. Ich beschließe jetzt diesen Aufsatz, indem ich die Hoffnung ausspreche, dass es mir gelungen sein möge, diesen Zweck zu erreichen.

Zoologische Station zu Neapel, den 26. Januar 1892.

¹ Loc. cit.

² P. SARASIN, Über die Theorie des Mesoderms von C. Rabl. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889 pag. 721—728.

Erklärung der Abbildungen.

Folgende Bezeichnungen gelten durchweg für alle Figuren:

<i>a</i> After	<i>ni</i> Niere
<i>au</i> Auge	<i>oe</i> oder <i>ö</i> Ösophagus
<i>b</i> Blastoporus	<i>ot</i> Otolithenblase resp. Grube
<i>c</i> Cölon	<i>p</i> Pericard
<i>cg</i> Cerebralganglien	<i>pa</i> Pallialganglion
<i>co</i> Connectiv	<i>pe</i> Ausmündung der Niere in den Herzbeutel
<i>d</i> Deckel	<i>ped</i> Pedalgauglion
<i>e</i> Enddarm	<i>rd</i> Radulasack
<i>ect</i> Ectoderm	<i>r.m.f.</i> rechter Mantelfalz
<i>eh</i> Embryonalherz	<i>sch</i> Schale
<i>ent</i> Entoderm	<i>schd</i> Schalendrüse
<i>f</i> Furchungshöhle	<i>schf</i> Schalenfalz
<i>fd</i> Nierenfundus	<i>si</i> Sinus
<i>fu</i> Fuß	<i>sp</i> Osphradium (SPENGL'Sches Organ)
<i>fü</i> Fühleranlage	<i>sub</i> Subintestinalganglion
<i>h</i> Herz	<i>supr</i> Supraintestinalganglion
<i>k</i> Kieme	<i>u</i> Urniere
<i>ka</i> Herzkammer	<i>ud</i> Urdarm
<i>l</i> Leber	<i>um</i> Urmesodermzellen
<i>lh</i> hinterer Lebersack	<i>ur</i> Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle
<i>li</i> Linse	<i>v</i> Velum
<i>lv</i> vorderer Lebersack	<i>vo</i> Vorhof
<i>m</i> Mund	<i>w</i> Visceralganglion
<i>ma</i> Magen	<i>x</i> Einmündung des Ösophagus in den Magen.
<i>mes</i> Mesoderm	
<i>mh</i> Mantel- oder Kiemenhöhle	
<i>mw</i> Mantelwulst	
<i>n</i> Herzbeutelnierenanlage	

Die Umrisse sämtlicher Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Benutzt wurden die ZEISS'schen Apochromate, Brennweite 16, 8 und 4 und die Compensationsoculare 4, 6 und 8. Zum Zeichnen mit dem Zeichenapparat nur Oc. 4.

Vergrößerungen:

Taf. 25 Fig. 1—17: Vergr. 200, Fig. 18—23: Vergr. 100.

Taf. 26. Sämtliche Figuren: Vergr. 200.

Tafel 25.

Sämtliche Figuren sind nach gefärbten und aufgehellten ganzen Embryonen entworfen.

Fig. 1. Blastula im optischen Querschnitt.

Fig. 2. Blastula vom vegetativen Pol.

Fig. 3. Bildung der Urmesodermzelle, vom vegetativen Pol.

Fig. 4. Aus der Urmesodermzelle sind zwei entstanden. Ansicht schräg vom vegetativen Pol.

- Fig. 5. In die Furchungshöhle gerückte Urmesodermzellen, vom vegetativen Pol.
 Fig. 6. Jederseits drei Mesodermzellen, vom Hinterende.
 Fig. 7. Vorbereitung zur Gastrula, von der rechten Seite.
 Fig. 8. Ganz junge Gastrula, von der rechten Seite.
 Fig. 9. Ältere Gastrula. Halb frontal, halb quer, von dem oralen Ende.
 Fig. 10. Stadium *A* Ansicht vom aboralen Ende.
 Fig. 11. Stadium *A* von der rechten Seite.
 Fig. 12. Stadium *B* von dem aboralen Ende.
 Fig. 13. Stadium *B* von der rechten Seite.
 Fig. 14. Stadium *C* von der Rückenfläche.
 Fig. 15. Stadium *C* von der rechten Seite.
 Fig. 16. Stadium *D* halb von der Bauchseite und von vorn.
 Fig. 17. Stadium *D* von der rechten Seite.
 Fig. 18. Stadium *F* von der rechten Seite.
 Fig. 19. Stadium *G* von der Bauchseite.
 Fig. 20. Stadium *H* von der rechten Seite.
 Fig. 21. Stadium *K* Ansicht von vorn auf das beschaltete Hinterende.
 Fig. 22. Stadium *I* von der linken Seite.
 Fig. 23. Stadium *M* von der linken Seite.

Tafel 26.

- Fig. 1. Frontalschnitt durch eine ganz junge Gastrula. Durch das hintere Drittel der Längsachse.
 Fig. 2. Medianer Frontalschnitt durch eine ältere Gastrula.
 Fig. 3. Medianer Frontalschnitt durch Stadium *A*.
 Fig. 4. Medianer Frontalschnitt durch Stadium *B*.
 Fig. 5. Querschnitt durch Stadium *C*. Gegend der Urniere.
 Fig. 6. Querschnitt durch Stadium *D*. In der mittleren Gegend.
 Fig. 7. Querschnitt durch Stadium *E*. Gegend der Urniere.
 Fig. 8. Querschnitt durch Stadium *E* weiter hinten. Gegend der Herzbeutel-nierenanlage.
 Fig. 9. Querschnitt durch Stadium *F*. Gegend der Herzbeutelnierenanlage.
 Fig. 10. Querschnitt durch Stadium *G*. Gegend des Herzbeutels.
 Fig. 11. Querschnitt durch Stadium *G* weiter hinten. Gegend der Niere.
 Fig. 12. Querschnitt durch Stadium *I*.
 Fig. 13. Theil eines Sagittalschnittes durch das Stadium *K*. Nierenausführgang.
 Fig. 14. Theil eines Querschnittes durch das Stadium *I*. Herzenanlage.
 Fig. 15. Theil eines halb queren, halb frontalen Schnittes durch das Stadium *I*. Verbindung der Niere mit dem Herzbeutel.
 Fig. 16. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Intestinalganglien.
 Fig. 17. Querschnitt durch das Stadium *F*. Gegend der Otolithenblase.
 Fig. 18. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Pedalganglien.
 Fig. 19. Querschnitt durch das Stadium *G*. Gegend der Augen.
 Fig. 20. Querschnitt durch Stadium *K*. Gegend des Visceralganglions.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1891-1893

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Erlanger von Raphael Slidell

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Grasteropoden.
376-407](#)