Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo.

Mit 3 Tafeln.

Von

Dr. B. Hatschek.

Das Wesentlichste unserer bisherigen Kenntnisse über die Entwicklung der marinen Lamellibranchiaten verdanken wir der ausgezeichneten Arbeit Lovén's[1]), einer bewunderungswürdigen Leistung, deren hervorragende Bedeutung ich erst durch eigene Untersuchung ähnlicher Objecte so recht würdigen lernte. — Seit der Veröffentlichung dieser Arbeit ist nun eine Reihe von Jahren verflossen, während welcher unsere Anschauungen über die Entwicklungsgeschichte, besonders der niederen Thiere, grosse Fortschritte gemacht haben. — Es wurde vor allem durch die epochemachenden Untersuchungen Kowalevsky's die Forschung in neue Bahnen gelenkt und es folgte eine Reihe genauerer Untersuchungen über die Entwicklung der wirbellosen Thiere. — Und namentlich über die Entwicklung der Mollusken haben wir eine Reihe ausgezeichneter neuerer Arbeiten (Fol, Bobretzky, Rabl) zu verzeichnen, und in der Entwicklungsgeschichte der Muscheln selbst haben wir in Bezug auf die Keimblättertheorie wesentliche Fortschritte erfahren.

Einerseits waren es nun die Gesichtspunkte der neueren Keimblättertheorie, andererseits jene Ideen, die ich als Trochophora-Theorie in meiner letzten Publikation[2]) niedergelegt habe, mit welchen ich an die neuerliche Untersuchungen der Entwicklung der marinen Lamellibranchiaten herantrat.

Und nur durch diese Gesichtspunkte, die auf der Weiterentwicklung unserer Wissenschaft beruhen, und durch die vollkommeneren technischen Hilfsmittel war ein Fortschritt den ausgezeichneten Lovén'schen Untersuchungen gegenüber ermöglicht.

---

[1]) Lovén, k Vet. Acad. Handlgr. Stockholm 1848, übers. im Arch. f. Naturg. 1849.

[2]) Diese Zeitschr. I. Bd., 1878.

Die Entwicklung der marinen Lamellibranchiaten ist morphologisch viel wichtiger als die der Cycladiden und Najaden. Die letztere war uns bisher nur in Bezug auf die Keimblätterbildung verständlich, und erst durch Vergleichung mit der Entwicklung der marinen Formen wird das tiefere morphologische Verständniss der weiteren Entwicklungsstadien angebahnt werden.

Die vorliegende Untersuchung wurde im October, November und anfangs December 1878 in Messina ausgeführt. Das Untersuchungsobject bildete der in den Hafenpfählen bohrende Teredo.

A) Beobachtungen.

Die jüngeren Eierstockseier sind von birnförmiger Gestalt und hängen vermittelst des Stieles an der Wandung des Ovariums fest [1]). Später runden sie sich ab und lösen sich von der Wand des Ovariums ab. In Fig. 1 ist ein solches noch nicht vollkommen reifes Eierstocksei abgebildet. Wir sehen das grosse, etwas excentrisch, nach der helleren Eihälfte zu gelegene Keimbläschen mit wandständigem Nucleolus. Durch Zerdrücken lässt sich eine sehr zarte Dottermembran und die Membran des Keimbläschens leicht nachweisen.

Die befruchteten Eier und die Embryonen findet man innerhalb der Kiemen der Mutterthiere. Es finden sich in einem Mutterthiere bei einer Anzahl von vielen Hundert Embryonen doch nur wenige, meist etwa drei verschiedene Stadien. In dem vorderen Theile der Kiemen finden sich die älteren Stadien, nach hinten zu folgen stufenweise die jüngeren. Man kann aus diesen Verhältnissen schliessen, dass die Eier in gewissen Zeitintervallen in grösserer Anzahl aus dem Ovarium ausgestossen werden und von hinten her zwischen die Kiemenblätter eintreten.

Ich habe die verschiedenen Entwicklungsstadien dadurch erlangt, dass ich eine grosse Anzahl von Mutterthieren durchsuchte. Die Sicherheit, normale Stadien zu erlangen, ist hiebei die grösste Die Stadien sind aber hiebei nicht in ihrem Zusammenhange beobachtet und die Reihenfolge und die Orientirung derselben ist nur durch Vergleichung und Nebeneinanderstellung der genauen Abbildungen gewonnen.

---

[1]) Vergl.: A. de Quatrefages, Mémoire sur l'embryogénie des Tarets". Annales des sc. nat III. Ser. Zool. Tom. 11. 1849, p. 202 ff.; und ebenda Tom. 9. 1848 p. 33—36. Genaueres über diese Eigenthümlichkeit der Eibildung der Muscheln und ausführliche Literat urangaben in: H. v. Ihering, „Zur Kenntniss d. Eibildung bei den Muscheln." Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX p. 1—14.

Die Befruchtung und die Schicksale des Keimbläschens wurden von mir nicht specieller berücksichtigt; ich habe bei der Untersuchung der frühen Stadien hauptsächlich das Auftreten der Körperaxen und die Bildung der Keimblätter im Auge gehabt.

An dem in Fig. 2 dargestellten ungefurchten Stadium kann man den etwas helleren animalen von dem dunkleren vegetativen Pole unterscheiden. An dem animalen Pole findet sich ein helles Kügelchen von protoplasmaähnlicher Beschaffenheit, der Richtungskörper, abgesondert. An dieser Stelle wird die äusserst zarte Dotterhaut durch den Richtungskörper vom Dotter abgehoben, welchem sie an der ganzen übrigen Oberfläche eng anliegt. Der Zellkern, der wahrscheinlich in Spindelform vorhanden ist, ist am lebenden Objecte kaum wahrzunehmen.

Die erste Furchung, die durch den animalen Pol geht, führt dieses Stadium in das zweizellige, Fig. 3, über. Wir unterscheiden an demselben eine kleinere, hellere Furchungskugel, die dem vorderen Körperpol eine grössere dunklere, die dem hinteren Körperpol entspricht. Das hellere Aussehen der vorderen Furchungskugel ist nicht nur durch die geringere Grösse derselben bedingt, sondern auch dadurch, dass in ihrem Protoplasma die Dotterkörnchen weniger dicht angeordnet sind, als in der hinteren Furchungskugel. Man kann an diesem Stadium also nicht nur eine animale und vegetative Seite erkennen — was sich sowohl in der Lage des Richtungskörpers, als auch in der Beschaffenheit der grösseren Furchungskugel, die am animalen Pol heller ist als am vegetativen, ausprägt — sondern auch das Vorder- und Hinterende. Die bilaterale Körperform ist in diesem Stadium schon ausgeprägt.

Es scheint mir überhaupt wahrscheinlich, dass bei allen Bilaterien schon in der Eizelle eine bilateral symmetrische Anordnung der Theilchen vorhanden sei. So wie bei allen Metazoen eine polare Differenzirung der Eizelle vorhanden ist, wird wohl bei den Bilaterien eine bilateral symmetrische Differenzirung der Eizelle existiren. Der Nachweis durch Beobachtung wird wohl in den meisten Fällen schwer zu erbringen sein. Doch ist das Auftreten der bilateralen Grundform in den frühesten Furchungsstadien schon eine beachtenswerthe Erscheinung.

Das Richtungsbläschen war an dem zweizelligen Stadium nur mehr ausnahmsweise vorhanden. Auch die Dottermembran war in diesem und auch den späteren Stadien nicht mehr nachzuweisen. Die Furchungsstadien liegen nackt ohne jede Hülle zwischen den

Kiemenblättern. Es ist anzunehmen, dass das Richtungsbläschen abgestossen und die von Anfang an sehr zarte Dottermembran vom Protoplasma wieder resorbirt wurde — ein Verhalten, welches allerdings bisher bei den Bilaterien noch nirgends beobachtet ist. Weiterhin theilt sich nun die obere Furchungskugel durch eine sagittale Furche in zwei gleiche Hälften (Fig. 4, 3zelliges Stadium, ein wenig seitwärts gedreht).

Sodann schnürt sich an der animalen Seite von der grossen unteren Kugel wieder eine hellere Furchungskugel, von derselben Grösse und Structur, wie die erste (in Fig. 3), ab. Diese vierte Furchungskugel grenzt an die zwei kleineren, hellen. An dem so gebildeten 4zelligen Stadium (Fig. 5) zeigt sich die bilaterale Symmetrie noch deutlicher ausgeprägt als früher.

Auch die vierte Furchungskugel theilt sich in derselben Weise, wie die erste hellere, in zwei symmetrische Hälften. Wir sehen nun 4 kleinere vordere, eine grosse dunklere hintere Furchungskugel (Fig. 6).

In Fig. 7 sehen wir angrenzend an die letztgebildeten wieder 2 neue hellere Zellen, die sich in derselben Weise von der grossen Zelle aus gebildet haben. Die ältesten der hellen Zellen liegen am vorderen Pole, die jüngeren sind mehr nach hinten und auf der späteren Rückenseite gelegen.

In Fig. 8 sehen wir ein weiteres Stadium von der Seite. Es sind nach hinten zu wieder 2 hellere Zellen entstanden, welche sich an die übrigen anschliessen. Es haben sich auch die vorderen hellen Zellen wieder getheilt und ferner hat eine Verschiebung stattgefunden, so dass 2 von den helleren Zellen an die Seitenflächen des Embryo gerückt sind. Es ist jetzt die ganze Rückenfläche und das Vorderende von den helleren Zellen bedeckt. Auf dem optischen Durchschnitt (Fig. 8 B) sehen wir, dass die hellen Zellen am vorderen Pole am niedrigsten sind und nach hinten zu an Höhe zunehmen.

Aus der weiteren Entwicklung wird ersichtlich, dass die helleren Zellen das Ektoderm bilden, während die unpaare grosse Furchungskugel das Entoderm und Mesoderm liefert. Wenn wir auf die abgelaufenen Stadien zurückblicken, so werden uns als besondere Eigenthümlichkeiten der Furchung auffallen: die sehr geringe Anzahl von Furchungskugeln, die nach Ablauf der Furchung den Embryo zusammensetzen — diese Eigenthümlichkeit ist aus der geringen Grösse des Eies zu erklären — und ferner der gänzliche Mangel der Furchungshöhle.

Schon in dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium sehen wir, dass sich die grosse dunkle Zelle zu einer neuen Theilung anschickt. Es schnürt sich von derselben wieder ein kleineres Theilstück ab, welches den hinteren Pol des Embryo einnimmt; diese zuletzt gebildete Zelle theilt sich alsbald in zwei zu beiden Seiten der Symmetrie-Ebene gelegene Zellen, welche die Anlage des Mesoderms repräsentiren.

Wir sehen den Embryo dieses Stadiums, an welchem die Anlagen der drei Keimblätter schon vollkommen von einander gesondert sind, in Fig. 9 A im optischen Medianschnitt, in Fig. 9 B von der Bauchseite, in Fig. 9 C von der Rückenseite dargestellt.

Wir sehen, dass die helleren schon etwas abgeflachten Ektodermzellen sich durch Theilung vermehrt und weiter über die Oberfläche der Entodermzelle ausgebreitet haben; dieselbe ist nur noch an der Bauchseite unbedeckt. Auch die zwei Mesodermzellen sind an der Rückenseite vom Ektoderm bedeckt, an den Seitenflächen und der Bauchfläche aber noch frei. Die Mesodermzellen unterscheiden sich von den Ektodermzellen durch ihre dunklere Beschaffenheit, doch sind sie heller und feinkörniger als die Entodermzellen. Ferner zeigen sie nach Art der Furchungskugeln eine rundliche Form, während die Ektodermzellen sich schon stark abgeplattet haben. Ihre Kerne sind grösser als die der Ektodermzellen. Diese Zellen zeigen dieselbe Beschaffenheit wie die Urzellen des Mesoderms bei Unio [1]), Planorbis [2]), Pedicellina [3]), den Anneliden [4]). Auch in ihren Lagebeziehungen wiederholen sich die bei jenen Thieren bekannt gewordene Verhältnisse.

Der freie Rand der Ektodermschichte der uns vorliegenden epibolischen Gastrula, ist — nach der Terminologie Haeckels — als Gastrulamund-Rand zu bezeichnen. Es lässt sich demnach auf die Mesodermzellen der zuerst für Unio von Rabl aufgestellte Satz anwenden: „Das mittlere Keimblatt entsteht aus zwei am Mundrand der Gastrula gelegenen Zellen, deren Verwandtschaft zu den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere ist als zu jenen des äussern. Die Lage dieser zwei Zellen ist

---

[1]) Carl Rabl, „Ueber die Entwicklungsgesch. d. Malermuschel". Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. X, p. 310—393.

[2]) Carl Rabl, „Entwicklungsgesch. d. Tellerschnecke". Morphol. Jahrb. Bd. V, p. 562—660.

[3]) Hatschek, „Embryonalentw. u. Knosp. d. Pedicellina etc.". Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 502—549.

[4]) Hatschek, diese Zeitschr. Bd. I. l. c.

in Bezug auf die Körperachsen des Embryo eine bilateral symmetrische." (l. c. p. 347.) Wir wollen noch hervorheben, dass diese Zellen am hinteren Rande des Gastrulamundes liegen und den hinteren Körperpol bezeichnen.

Die grosse Entodermzelle erweist sich schon in dem vorliegenden Stadium in Theilung begriffen (Fig. 9 B). Sie theilt sich durch eine in der Medianebene gelegene Furche in zwei gleiche Hälften.

In einem etwas weiteren Stadium (Fig. 10 A optischer Medianschnitt, Fig. 10 B v. d. Bauchseite, Fig. 10 C v. d. Rückenseite gesehen) finden wir demnach zwei Entoderm, sowie zwei Mesodermzellen. Die Ektodermzellen haben sich weiter getheilt — sie sind kleiner und zahlreicher geworden — und haben sich auch weiter ausgebreitet; sie beginnen schon bis auf die Bauchseite der Entodermzellen vorzurücken und bedecken auch die Seitenflächen der Mesodermzellen.

Die Ausbreitung der Ektodermzellen schreitet fort und geht am raschesten am Hinterende vor sich, so dass bald die Mesodermzellen vom Ectoderm vollkommen bedeckt sind, während an der vorderen Hälfte der Bauchfläche die zwei Entodermzellen noch frei zu Tage liegen. Dieses Stadium ist in Fig. 11 A von der Bauchseite gesehen, Fig. 11 B bei tieferer Einstellung, also optischer Frontalschnitt des Embryo; Fig. 11 C ist derselbe Embryo von der Rückenseite dargestellt.)

In Fig. 12 A ist ein etwas weiter entwickeltes Stadium im optischen Medianschnitt, in Fig. 12 B dasselbe von der Seite gesehen, dargestellt. Endlich kommt es zur vollständigen Schliessung der Ektodermschichte (Fig. 13 optischer Medianschnitt).

Zwischen diesem und dem nächstfolgenden von mir beobachteten Stadium ist eine Beobachtungslücke, die ich vielleicht ein nächstesmal ausfüllen werde. Es gelang mir bei dem, wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit, Ende November, immer spärlicher werdenden Materiale trotz vieler Bemühungen nicht das fehlende Zwischenstadium zu finden.

In dem zunächst abgebildeten Stadium Fig. 14 sehen wir nämlich die Bauchseite schon durch die Anlage des Oesophagus gekennzeichnet. Es ist aber nicht der vollkommene Beweis geführt, dass die bisher als Bauchseite bezeichnete Körperseite dieser wirklich entspricht. Es sind wohl die etwas mehr ventralwärts gelegenen Mesodermzellen zur Orientirung benutzt (vergl. Fig. 12 u. 13 mit Fig. 14), doch genügt dies nicht zur Sicherstellung der Deutung.

Es bestimmen mich demnach zum Theil auch theoretische Gründe, die Seite, auf welcher die Gastrulaschliessung erfolgte, als Bauchseite zu deuten. Mit der Schliessung des Gastrulamundes können wir die Keimblätterbildung als vollendet betrachten. Die Keimblätter sind vollkommen von einander gesondert und haben nun auch die charakteristischen Lagebeziehungen zu einander eingenommen.

In dem Stadium der Fig. 14 (A von der Seite, B von der Bauchseite gesehen) sind zwar noch immer nur zwei Entoderm- und zwei Mesodermzellen vorhanden, im Uebrigen aber zeigen sich bedeutende Fortschritte, welche die morphologische Gestaltung der Larve anbahnen.

Vor allem bemerken wir, dass etwas vor der Mitte der Bauchfläche eine kleine, blindsackartige, nach vorne, gegen den Scheitelpol gerichtete Oesophaguseinstülpung vom Ektoderm aus gebildet worden ist. Ferner hat sich durch Abhebung der Ektodermschichte vom Entoderm die Leibeshöhle der Larve gebildet. Die zwei Mesodermzellen haben hiebei ihre innige Anlagerung an das Entoderm aufgegeben; sie haben sich noch mehr abgerundet und sind nur an ihrer gegenseitigen Berührungsebene abgeflacht.

Der ganze Embryo, der in den letztbeschriebenen Stadien eine ovoide Form hatte, zeigt in dem vorliegenden Stadium eine, wenn auch nicht sehr auffallende, so doch bedeutungsvolle Veränderung seiner Gestalt. Der präorale Abschnitt zeigt eine flach kuppelförmige Form, der postorale Abschnitt ist konisch gestaltet, mit rundlich abgestumpftem Hinterende.

Bei starken Vergrösserungen gewahrt man in einiger Entfernung vor dem Munde, das Scheitelfeld umsäumend, einen doppelten Kranz äusserst zarter, fortwährend schwingender Wimpern. Jede Reihe des Wimperkranzes sitzt einer besondern Zellreihe des Ektoderms auf; der doppelreihige Wimperkranz gehört also einem doppelreihigen Zellkranze an.

In einem etwas weiteren Stadium (Fig. 15) sehen wir die Gestalt des Embryo noch schärfer ausgeprägt; die Leibeshöhle hat sich vergrössert. Der Oesophagus ist an seiner inneren Fläche mit zarten Wimpern bedeckt. Sein inneres Ende ragt zwischen die Entodermzellen hinein. Die zwei grossen Entodermzellen haben durch Theilung einige kleinere Zellen geliefert, die den hinteren Theil der Entodermmasse bilden. An der Oberfläche des Embryo sehen wir ausser dem doppelten präoralen Flimmerkranz noch eine Gruppe von Wimperhärchen, die am Hinterende etwas ventralwärts gelegen sind.

Alsbald bedeckt sich die ganze Oberfläche des Embryo mit Wimperhärchen (Fig. 16), so dass man den primären präoralen Wimperkranz dazwischen nicht mehr unterscheiden kann, — in späteren Stadien wird derselbe aber durch stärkere Ausbildung seiner Wimpern wieder hervorgehoben; — nur ein Theil der Oberfläche bleibt wimperlos, es ist dies der hintere Theil der Rückenfläche. An dieser Stelle zeigt das Ektoderm andere wichtige Erscheinungen. Die Ektodermzellen werden zum Theil auf Kosten ihrer Flächenausbreitung höher und die cylindrisch gewordenen Zellen beginnen sich rasch nach innen einzudrängen (Fig. 16) und so ein drüsenähnliches Gebilde darzustellen. Dieses Gebilde, welches der „Schalendrüse" der Cephalophoren-Mollusken[1]) entspricht, ist auf Kosten beinahe der ganzen hinteren Hälfte der Rückenfläche entstanden und diese erscheint dadurch bedeutend zusammengezogen. Die übrigen Ektodermzellen sind im Gegensatze noch flacher geworden, denn der Embryo hat durch Vergrösserung der Leibeshöhle an Umfang zugenommen. Der Oesophagus und die Mundöffnung sind bedeutend erweitert.

Betrachten wir ein etwas älteres Stadium, in welchem die Einstülpung der Schalendrüse ihren Höhenpunkt erreicht hat (Fig. 17 A v. d. Seite, 17 B v. Rücken gesehen). Sie bildet nun ein tiefes dickwandiges Säckchen mit engem cylindrischem Lumen. Zellgrenzen und Zellkerne sind am lebenden Objecte nicht zu unterscheiden. Das Protoplasma zeigt eine schwache gegen das Lumen zu gerichtete Streifung, welche auf eine reihenweise Anordnung der feinsten Körnchen zurückzuführen ist. Die äussere Oeffnung und der Rand der Schalendrüse ist von einem sehr zarten cuticularen Häutchen bedeckt, welches die erste Anlage der Schalen repräsentirt. Die Schalendrüse, sowie die erste Anlage der Schalen, ist demnach ein unpaares Gebilde.

Die Entodermzellen beginnen eine Darmwand zu bilden, an welcher vorne noch immer zwei sehr grosse dunkle Zellen auffallen. Die allgemeine Körperform erweist sich als etwas seitlich comprimirt. Der Oesophagus scheint in diesem Stadium noch blind zu endigen. Nachdem die erste Anlage der Schale als cuticulares Häutchen gebildet ist, breiten sich die Zellen der Schalendrüse rasch wieder aus. In dem in Fig. 18 A B C abgebildeten Stadium

[1]) Schalendrüsenähnliche Bildungen bei Muscheln sind schon in den Abbildungen von Stepanoff (Arch. f. Nat. Jahrg. 31) zu erkennen; Ganin (Warschauer Universitätsbericht 1873) gibt eine doppelte Schalendrüse an; vergl. ferner: Ray-Lankester (Phil os. Trans. Vol. 165) und v. Ihering (Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVI p. 414).

ist nur noch ein Ektodermwulst unterhalb des Schalenrandes vorhanden, welcher dem Rande der Schalendrüse entspricht.

Das Entoderm hat in diesem Stadium schon einen hohlkugelförmigen Mitteldarm gebildet, der an seiner Innenfläche mit Wimpern versehen ist; Zellgrenzen und Kerne sind am lebenden Objecte nicht wahrnehmbar; Der Oesophagus ist schon nach Innen durchgebrochen; die früher so zahlreichen Dotterkörnchen der Entodermzellen sind geschwunden und das Protoplasma derselben daher durchsichtiger geworden. Der vordere Theil des Mitteldarms beginnt aber wieder eine bräunliche Färbung anzunehmen und durch zahlreiche Fetttröpfchen sich zu verdunkeln. Es hängt dies mit der Nahrungsaufnahme und der Verdauung zusammen, die jetzt ihren Anfang genommen haben. Wir könnten deshalb dieses Stadium schon als Larve bezeichnen. Im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme beginnt auch von diesen Stadium an das Wachsthum der Larve.

Von den primären Mesodermzellen haben sich jederseits zwei bis drei kleinere Zellen abgetheilt und sind nach vorne zu gerückt.

Ueber die Beschaffenheit der Mesodermzellen lässt sich dasselbe sagen, was ich bei der Criodrilusentwicklung bemerkte: l. c. p. 6: „Während die Ectoderm- und Entodermzellen sich durch histologische Differenzirung von der ursprüngliehen Structur der Furchungszellen entfernt haben, zeigen die Mesodermzellen eine Beschaffenheit, welche nicht wesentlich von derjenigen der Furchungskugeln abweicht; namentlich an den am Hinterende des Embryo gelegenen Urzellen des Mesoderms kann man sehr gut die den Furchungskugeln eigenthümliche Protoplasmabeschaffenheit erkennen; das Protoplasma ist mit zahlreichen dunklen Körnchen ziemlich gleichmässig erfüllt. Die Mesodermzellen behalten gerade so wie bei Unio und Pedicellina und auch bei Lumbricus die ursprüngliche Beschaffenheit der Furchungskugel oder in letzter Instanz der Eizelle.“

Die Schalen sind noch immer sehr dünn von cuticulaähnlicher Beschaffenheit; sie haben sich zugleich mit den Rändern der früheren Schalendrüse weiter ausgebreitet und liegen sattelförmig einem Theil der Rückenfläche und der Seitenflächen auf. Vom Rücken aus sieht man überdies die Schale durch eine scharfe Grenzlinie in zwei gleiche Theile getheilt. Die Schale erweist sich demnach jetzt schon als doppelt. Der geradlinige Rückentheil ist als Schlossrand zu bezeichnen.

In Fig. 19 sehen wir ein etwas älteres Stadium. Die Larve

ist schon ein wenig gewachsen; die Mesodermzellen haben sich weiter vermehrt. Wir sehen jederseits (auf der Abbildung sind nur die Zellen der rechten Körperseite gezeichnet) nach vorne zu eine ventrale und ein dorsale ovale Mesodermzelle liegen, diese liefern alsbald die ersten Muskeln. Auch zu den Seiten des Darmes liegen Mesodermzellen, die auf dieser Abbildung nicht eingezeichnet sind. Am Scheitelpole sind die Ektodermzellen etwas verdickt, als erste Andeutung der Scheitelplatte.

Ein weiteres Stadium, welches in Fig. 20 abgebildet ist, zeigt schon wesentliche Fortschritte der Organanlagen. Vor allem ist die Bildung des Hinterdarms hervorzuheben, der als Ektodermeinstülpung am hinteren Pole der Larve dicht hinter den Urzellen des Mesoderms entsteht. Der hintere Abschnitt des Mitteldarmes ist gegen den Hinterdarm zu in einem kegelförmigen Fortsatz ausgezogen. In dem vorderen Abschnitte hat die bräunliche Färbung und die Zahl und Grösse der Fetttröpfchen zugenommen.

Die Scheitelplatte besteht aus cylindrischen Zellen und trägt an der Oberfläche eine stärkere und zwei schwächere Wimpergeisseln. Jederseits beginnt sich ein dorsaler und ein ventraler Muskel auszubilden, indem die früher erwähnten Mesodermzellen (in Fig. 19) longitudinale Fortsätze aussenden.

Die Körperform und die Organanlagen stimmen auffallend mit denjenigen der Anneliden-Trochophora überein. Die Larve ist nur durch die dorsale Schale als Molluskenlarve charakterisirt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird durch die stärkere Ausbildung von Schale und Mantel die auffallende äussere Aehnlichkeit mit der Anneliden-Trochophora beeinträchtigt; dagegen wird in der Ausbildung der Organsysteme eine noch viel weitgehendere Uebereinstimmung erreicht.

Die äusseren Gestaltveränderungen der nachfolgenden Stadien sind vor allem durch das rasche Wachsthum der Schale bedingt.

In Fig. 21 sehen wir die Schale schon von solcher Ausdehnung, dass die Larve sich vermittelst ihrer weiter differenzirten Längsmuskeln ganz in das Innere derselben zurückziehen kann. Im ausgestreckten Zustande der Larve (Fig. 21) liegt der grösste Theil des Darmtractes, der ganze Mittel- und Hinterdarm zwischen den Schalen. Die ganze hintere Körperhälfte ist von den Schalen eingeschlossen. Ja wir sehen, dass dieselben den hinteren Theil der Bauchfläche ventralwärts sogar überragen.

Dies rührt daher, dass in dieser Region schon die Manteldupliqaturen sich beiderseits entwickelt haben, den Schalen eng an-

liegend und von der kielförmigen Bauchregion durch je eine Längsfurche getrennt.

Die Ausbildung der Mantelduplicatur schreitet an den späteren Stadien längs des Schalenrandes nach vorne zu fort. An dem vorderen Theile der Larve (Fig. 21) nimmt namentlich die hinter dem Scheitelfelde gelegene Region sehr an Ausdehnung zu und bildet im ausgestreckten Zustande der Larve beiderseits eine breite Falte, die sich nach Aussen über die Schale legt.

In Betreff der äusseren Bewimperung ist zu erwähnen, dass dicht hinter der Mundöffnung sich eine Reihe von stärkeren Wimpern bemerkbar macht, der ventrale Theil des späterhin vollkommen geschlossenen postoralen Wimperkranzes.

Der doppelte präorale Wimperkranz ist in diesem Stadium zwischen der allgemeinen Bewimperung nicht zu unterscheiden, obzwar die Zellen desselben sich durch ihre Verdickung als präoraler Ringwulst bemerkbar machen. An dem hinteren Theile der Bauchfläche ist die Bewimperung geschwunden, nur in der Gegend des Afters ist eine bewimperte Stelle zu sehen. Die Scheitelplatte hat sich noch mehr verdickt und ist mehrschichtig geworden; man kann dies nur an gefärbten Präparaten sehen, da am lebenden Objecte weder die Kerne noch die Grenzen der Ektodermzellen sich unterscheiden lassen.

An dem Darmcanal dieses Stadiums sehen wir die vordere bräunliche Region des Mitteldarms sich schärfer absetzen. Die Communication zwischen Mittel- und Hinterdarm ist schon hergestellt und auch der letztere ist in seinem Inneren bewimpert.

Die Gebilde des mittleren Keimblattes zeigen bedeutende Fortschritte. Die beiden Muskelpaare, ventraler und dorsaler Längsmuskel, haben sich schon histologisch schärfer differenzirt, namentlich der ventrale Längsmuskel, welcher eine hinten einfache, nach vorne zu verästelte Faser bildet; man kann an demselben eine feine Längsstreifung (fibrilläre Structur) erkennen. Das Hinterende dieses Muskels inserirt sich an der Innenfläche der Schale in der Nähe des Schlossrandes, die vorderen Verästelungen inseriren sich am Scheitelfelde, einzelne an der Scheitelplatte. Dieser Muskel bewirkt das Zurückziehen des Vorderendes der Larve zwischen die Schalen und im letzten Stadium seiner Verkürzung die Schliessung der Schale. Die histologische Differenzirung des dorsalen Muskels, der sich auch an der Schale einerseits, am Scheitelfeld andererseits inserirt, ist noch nicht so ausgesprochen, er ähnelt noch mehr einer verzweigten Bindegewebszelle.

Die Urzellen des Mesoderms, die beiderseits der Mittellinie dicht vor dem After liegen, haben nach vorne zu jederseits eine Anzahl von Zellen erzeugt, welche je einen kurzen Mesodermstreifen darstellen.

Die hinteren Mesodermzellen (Urzellen) sind nach den zahlreichen Theilungen durch Wachsthum immer wieder zu ihrer ursprünglichen Grösse zurückgekehrt und sind auch von allen anderen Mesodermzellen durch ihren grossen deutlichen Kern und Nucleolus zu unterscheiden.

Ausser den beschriebenen Mesodermgebilden finden sich noch einzelne verästelte Mesodermzellen in der Larve; einige von diesen treten in Beziehung zur Scheitelplatte und zum Oesophagus. Es sind dies in Bildung begriffene Muskeln.

Ein weiteres Stadium ist in Fig. 22 abgebildet. Die Schalen haben eine grössere Ausdehnung erlangt. Sie haben zugleich einen rundlicheren Umkreis mit kurzem, geradem Schlossrand angenommen. Zu den Seiten des Schlossrandes zeigen sie eine nabelförmige Ausziehung. Die Schalen haben an Dicke bedeutend zugenommen. Sie besitzen eine gelbliche Färbung; parallel dem äusseren Rande verlaufen zahlreiche Zuwachsstreifen.

Die äussere Bewimperung hat einerseits durch Rückbildung, andererseits durch stärkere Ausbildung gewisser Wimperregionen einen wesentlich veränderten Charakter angenommen.

Die Bewimperung des Scheitelfeldes und der Bauchseite ist geschwunden. Nur an der Scheitelplatte sind sowohl die Geisseln als auch die zarteren Wimpern erhalten geblieben und hinter dem After findet sich eine bewimperte Stelle.

In der oralen Zone unterscheiden wir dagegen einen doppelreihigen präoralen und einen einfachen postoralen Wimperkranz und zwischen beiden eine adorale Wimperzone. Wir wollen diesen Wimperapparat weiterhin noch einer näheren Betrachtung unterziehen.

Am vorderen ventralen Bezirke des Mitteldarms ist jederseits eine halbkugelförmige Leberausstülpung aufgetreten, die sich auch histologisch durch Gallenfärbung, grobkörniges Protoplasma und zahlreiche Fetttröpfchen abgrenzt.

Die Muskulatur der Larve zeigt eine weitere Ausbildung. Wir finden jetzt neben dem dorsalen und ventralen Längsmuskel je einen zweiten kürzeren Muskel; diese Muskeln reichen nach vorne zu nicht bis zum Scheitelfelde, sondern inseriren sich in der postoralen Region; sie scheinen besonders die Function des Schalenschliessens zu versehen. Sie werden in dieser Function wahrschein-

lich von einigen kurzen Muskelfasern unterstützt, die vom Hinterende der Mesodermstreifen in die Gegend des Schlossrandes ziehen und sich vor den anderen, an der Schale befestigten Muskeln durch ihren transversalen Verlauf auszeichnen. Auch die Anzahl der verästelten Mesodermzellen und kleineren Muskelfasern in der Larve, die zu verschiedenen Organen in Beziehung treten, hat sich bedeutend vermehrt.

Die vorliegende Larve zeigt in allen Organsystemen die grösste Uebereinstimmung mit der Trochophora-Larve der Anneliden. Nur Schale und Mantel bilden ihre besonderen, die Molluskenlarve charakterisirenden Eigenthümlichkeiten.

Scheitelplatte, Wimperkränze, Darmcanal, Längsmuskeln, Mesodermstreifen, alles dies zeigt die typischen Verhältnisse der Trochophoraform. Es wird daher begreiflich erscheinen, dass ich auch die für die Trochphoraform charakteristischen Excretionscanäle, die bei der Polygordiuslarve als Kopfniere bezeichnet wurden, zu finden erwartete, umsomehr da die homologen Organe schon bei den Süsswasser-Pulmonaten bekannt geworden waren.

Und ich fand in der That an dem Vorderende der Mesodermstreifen, wo die Trochophoraniere zu suchen ist, je einen länglichen Körper, in welchem sich ein feines Lumen angedeutet fand. Doch mangelte eine innere Wimperung und es war dieser Körper zum Ektoderm nicht in Beziehung getreten.

Die Untersuchung der nachfolgenden Stadien bestätigt aber, dass in dieser Bildung die Anlage der Trochophoraniere vorliege.

Man findet nämlich in etwas älteren Stadien, dass dieser Körper sich verlängert hat und mit seinem äussern Ende an das Ektoderm angewachsen ist. In seinem Inneren verläuft ein Canal, in welchem sich eine gegen das Ektoderm zu gerichtete Flimmerung bemerkbar macht. Durch eine feine Oeffnung im Ektoderm mündet der Canal nach aussen. Das innere Ende dieses Excretionsorganes ist verbreitert und das Lumen scheint hier mit einer trichterförmigen Oeffnung zu beginnen, die ich jedoch nicht mit Sicherheit wahrnehmen konnte.

Die Flimmerung in den Excretionsorganen ist nicht immer in Thätigkeit. Ich durchmusterte eine Anzahl von Larven, in deren Excretionscanälen keine Flimmerung stattfand, — in diesem Falle sind die sehr blassen Organe nur schwer aufzufinden, — dann fand ich wieder Larven, in welchen die durch lebhafte Flimmerung in den Canälen hervorgerufene Erscheinung einer sich fortbewegenden Wellenlinie zu beobachten war. Doch ist auch in diesem Falle die

Anwendung stärkerer Vergrösserungen nothwendig, um die Organe zu bemerken. Zellgrenzen und Kerne waren an dem lebenden Objecte nicht zu unterscheiden. Die Betrachtung der früheren Stadien (Fig. 22) lehrt durch Vergleichung mit den übrigen Mesodermzellen, dass die Trochophoraniere jederseits wol nur aus einer oder aus wenigen Mesodermzellen hervorgegangen ist.

Die wichtigsten Veränderungen, die wir an den nächsten Stadien zu constatiren haben, betreffen die Ausbildung des Nervensystems. Der Kopftheil der Larve beginnt sich auszudehnen, wodurch hauptsächlich die Wimperkränze zu grösserer Entfaltung kommen. Dabei wird die Ektodermwand des Kopfes beträchtlich dünner.

Bei solchen Individuen, die den Kopftheil weit aus der Schale vorgestreckt und entfaltet haben, kann man am Scheitelfeld ein peripherisches Nervensystem beobachten, welches, wie bei Polygordius, von der Scheitelplatte ausgeht und in immer reicheren Verästelungen gegen die Peripherie ausstrahlt (Fig. 23).

Die stärksten Nervenfäden entspringen an den Seitenrändern der Scheitelplatte, die am vorderen und hinteren Rande sind beträchtlich dünner und geben auch spärlichere Aeste ab. Man findet zwischen den Hauptästen eine Anzahl Anastomosen. Die Nerven, deren Verästelungen gegen die Peripherie des Scheitelfeldes immer reicher werden, versorgen wahrscheinlich die Flimmerzellen des Velums, doch konnte ich sie nicht bis an den Rand des Velums verfolgen, da dort die starken Flimmerhaare die Beobachtung beeinträchtigten.

Diese peripheren Nerven liegen in ihrem ganzen Verlaufe dem Ektoderm dicht an, sind aber von demselben scharf abgegrenzt. Am optischen Durchschnitte des Scheitelfeldes kann man den rundlichen Durchschnitt des Nerven unterhalb der Ektodermlamelle sehen; durch wechselnde Einstellung des Tubus kann man denselben Nerven längs der Fläche verfolgen.[1] Diese Nerven des Scheitelfeldes sind vielleicht schon in früheren Stadien vorhanden, doch ist die Beobachtung erst an dem ausgedehnten durchsichtigen Scheitelfelde des vorliegenden Stadiums möglich.

Wenn wir die Bauchregion zwischen Mund und After dieser Larve betrachten, so sehen wir, dass am vorderen Abschnitt, welchen wir noch zur Kopfregion rechnen, das Ektoderm sich aus-

[1]) Ebenso verhalten sich die peripheren Nerven des Scheitelfeldes bei Polygordius, während die Faserzüge der Schlundcommissur im verdickten Ektoderm eingebettet verlaufen.

gedehnt und verdünnt hat. An der hinteren, der Rumpfregion bemerken wir das Auftreten einer medianen Ektodermverdickung, dies ist die Anlage der ventralen Ganglienmasse.

Zu den Seiten der Ganglienanlage dicht hinter der Ansatzstelle der Excretionsorgane sind die Gehörbläschen aufgetreten; sie liegen dem Ektoderm noch dicht an und ihre äussere Wand ist von demselben noch nicht abgegrenzt. Im Centrum des Gehörbläschens liegt ein stark lichtbrechender runder, von feinem Härchen getragener Otolith. Auf Querschnitten zeigt sich, dass das Lumen des Gehörbläschens noch durch einen feinen Spalt nach aussen mündet. Es bietet das Bild eines eingestülpten Ektodermsäckchens.

Das vorliegende Stadium ist auch sehr geeignet, um daran die Histologie der oralen Wimperzone zu studiren. An jenem Zellwulst, der den doppelreihigen präoralen Wimperkranz trägt, liegen nach innen zu zahlreiche Mesodermzellen (Fig. 31 A), ausserdem befestigen sich an demselben im ganzen Umkreis feine Muskelfäden, die nach vorne zum Scheitelfeld, nach hinten in die Region des postoralen Flimmerkranz es ziehen (Fig. 23).

An Osmium-Picrocarmin-Präparaten kann man die zwei Zellreihen des präoralen Wimpernkranzes erkennen; die Zellen haben ein dunkles Protoplasma, einen runden Zellkern mit Kernkörperchen, nach aussen sind sie mit einer cuticularen Verdickung versehen, in welche die Wimperreihen eingepflanzt sind (Fig. 31 A.) Die Form der Zellen ist scharf viereckig; die Zahl und Grösse der Zellen der oberen und unteren Reihe und auch die queren Zellgrenzen stimmen vollkommen überein. Dem hinteren Flimmerkranz entspricht (Fig. 31 B) eine einfache Reihe von Zellkernen; Zellgrenzen waren hier nicht sichtbar. Dazwischen liegen die spärlicheren Zellkerne der adoralen Flimmerrinne. Die Uebereinstimmung mit dem Bau der oralen Flimmerapparate der Polygordiuslarve ist eine sehr vollkommene. Wir sahen, dass der präorale doppelte Flimmerkranz schon sehr frühe auftrat (Fig. 14). Der postorale Wimperkranz erschien erst viel später, und zwar zuerst an der Bauchseite (Fig. 21), von wo er sich erst allmälig bis zur Rückenlinie ausbreitete.

Auf die Veränderungen des Darmes wollen wir nicht näher eingehen; sie führen zu den Verhältnissen der Fig. 24 über, die wir alsbald erörtern werden.

Wir wollen das in Fig. 24 abgebildete Stadium in seiner gesammten Organisation eingehend betrachten.

Wir sehen, dass das Wachsthum der Larve erheblich fortgeschritten ist. Auch die Schalen haben an Grösse und Dicke zu-

genommen unter steter Vermehrung der Zuwachstreifen; auch sind die Schalen tiefer ausgebaucht als in den früheren Stadien, ihre Färbung ist schon intensiver gelblich, in der Gegend des kurzen Schlossrandes und des Nabels bläulich.

Die Larve kann sich ganz in die Schalen zurückziehen. Im ausgestreckten Zustande ragt der Kopftheil derselben hervor, hiebei legt sich die postorale Region faltenartig nach aussen über den Schalenrand; ausserdem ragt ein kleiner bewimperter, hinter dem After gelegener Fortsatz über die Schalen heraus. Der Kopftheil der Larve hat auch relativ an Ausdehnung gewonnen und gestattet die grössere Entfaltung der stark entwickelten Flimmerkränze. Der Bau der Wimperapparate ist derselbe, wie im vorher beschriebenen Stadium. Die Scheitelplatte bildet eine mächtige nach Innen vorspringende Ektodermwucherung, von zweilappiger Form (vergl. Fig. 24 C). Die Nerven des Scheitelfeldes haben sich nicht wesentlich verändert.

Die Anlage des Bauchganglion ist durch eine sehr mächtige Verdickung des Ektoderms gebildet. Dieselbe hat eine im Längs schnitt spindelförmige Form und nimmt in der Bauchlinie beinahe die ganze Rumpfregion ein. Die seitlich am Rande dieser Ganglienanlage gelegenen Gehörbläschen erscheinen schon allseitig abgegrenzt. Zu den Seiten des Rumpfes, in der Tiefe der Mantelfurche tritt die Kiemenanlage als verdickte Epithelleiste auf.

Der Darmcanal der Larve zeigt scharf ausgeprägte Differenzirung verschiedener Abschnitte.

Der Oesophagus zeigt einen vorderen erweiterten trichterförmigen und einen hinteren engeren röhrenförmigen Abschnitt. Er ist aus hellen cubischen bis breit cylindrischen Zellen zusammengesetzt, die an der Innenfläche eine Cuticula (vergl. schon Fig. 22) besitzen, in welche die starken Flimmerhaare eingepflanzt sind. An der äusseren Fläche liegen dem Oesophagus Mesodermzellen an, die contractile Ausläufer zur Leibeswand senden und als Dilatatoren des Oesophagus dienen. Auch vereinzelte einzellige Ringmuskeln sind zu sehen.

Der Oesophagus führt in den etwas weiteren Magen, welcher nach hinten in einem Blindsack ausgezogen ist und ventralwärts etwas rechtseitig in den Darm übergeht. Die seitlichen Theile des Darmes sind zu den mächtigen, eiförmigen Leberlappen umgebildet, welche an der Bauchseite aneinanderstossen.

Das Epithel des Magens ist daher auf die dorsale Wandung und den hinteren Blindsack beschränkt, die ventralen und seitlichen Wände werden von den Leberzellen gebildet.

Die innen mit Flimmerhaaren versehene Magenwand ist von zahlreichen kleinen hellen Tröpfchen durchsetzt. An lebenden Objecten sind Zellgrenzen und Kerne am Magen nicht nachzuweisen. An gefärbten Querschnitten kann man die cubischen bis cylindrischen Epithelzellen unterscheiden (Fig. 32). Die Leber wird durch zwei grosse eiförmige Divertikel des Magens gebildet, die anfangs an den Seiten desselben sich entwickeln (Fig. 21) und allmälig bis zur ventralen Mittellinie des Magens zusammenrücken. Da die Wandungen der Lebersäcke sehr dickwandig sind, so ist das Lumen derselben verengt. Am lebenden Objecte fällt die Leber durch ihre gelblichbraune Färbung auf; die Wände derselben sind von zahlreichen groben bräunlichen Körnern und von kleineren und grösseren Fetttropfen erfüllt. An gefärbten Querschnitten kann man die sehr grossen Leberzellen unterscheiden. Die Körnchen sind von Carmin roth gefärbt. An Stelle der durch Reagentien gelösten Fetttropfen finden sich grosse Vacuolen, die verhältnissmässig kleinen Zellkerne liegen der äusseren Oberfläche genähert (Fig. 32).

Dicht hinter der Leber geht der Magen durch ein asymmetrisch nach rechts verschobenes trichterförmiges Zwischenstück in den langen, engen Darm über. Derselbe hat sich in den letzten Stadien bedeutend verlängert und sich in eine Schlinge gelegt, deren Lage aus der Abbildung Fig. 24 ersichtlich ist. Die nach innen mit lebhaft flimmernden Cilien besetzte Wandung ist heller als die des Magens und enthält nur spärliche Tröpfchen. An der äusseren Fläche des Darmes, der, sowie Magen und Leber, muskellos ist, sind oft kleine helle Knötchen zu sehen (Fig. 24, auch in Fig. 21 und 22 sind dieselben schon zu bemerken); vielleicht sind dies Chyluströpfchen (?).

Die Mesodermbildungen der Larve sind einestheils differenzirte Bildungen, verästelte bindegewebähnliche Zellen, Muskelfäden mit fibrillärer Structur, Excretionscanäle, andererseits undifferenzirte Elemente, welche die Mesodermstreifen des Rumpfes zusammensetzen.

Man findet einzelne verästelte Zellen, die noch den indifferenten rundlichen Elementen in ihrer Structur sehr nahe stehen. Die meisten aber zeigen sich weiter differenzirt; ihre Form ist mannigfaltig je nach dem ein, zwei oder mehrere Ausläufer von der Zelle ausgehen. Das Protoplasma des Zellkörpers ist von zahlreichen Körnchen getrübt und meist von stark lichtbrechenden fettähnlichen Tröpfchen durchsetzt. Der Zellkern ist am lebenden Objecte

meist nicht wahrzunehmen. Die Ausläufer dieser Zellen inseriren sich an verschiedenen Stellen des Ektoderms und sind contractil, wenn auch nur in geringem Masse. Die Beschaffenheit der fadenförmigen Ausläufer ist mehr homogen, als die des Zellkörpers.

Besonders zahlreich inseriren sich solche verästelte Zellen an dem Scheitelfelde; wir finden hier solche Zellen theils als mediane unpaare, theils in den Seitentheilen gelegen mehr oder weniger symmetrisch und paarig vertheilt. Auch an der Scheitelplatte liegen solche Zellen, deren Ausläufer sich zum Theil an die dorsale Magenwand inseriren. Dieselben sind auch schon in Fig. 22 abgebildet.

Jener Mesodermzellen, die zu dem Ringwulst des präoralen Flimmerkranzes in Beziehung treten, haben wir schon oben Erwähnung gethan.

Auch die Muskeln des Oesophagus gehören der Kategorie der verästelten Zellen an.

Dicht hinter dem Oesophagus liegt an der ventralen Seite des Magens eine Mesodermzelle, die einige Ausläufer nach der Leibeswand sendet.

Am hinteren Ende der Mesodermstreifen liegen auf jeder Körperseite einige Zellen, die mehrere contractile Ausläufer an die Schale senden.

Die fibrillär differenzirten Längsmuskeln bilden, wie ihre Entwicklung zeigt nur eine höhere Ausbildungsstufe der verästelten Zellen. Sie zeigen im Wesentlichen noch dieselbe Structur und Insertion, wie in dem Stadium der Fig. 22, nur sind sie noch mächtiger geworden, und die terminalen Verästelungen, mit welchen sie sich inseriren, sind zahlreicher.

An dem Hauptmuskel der Larve, dem primären, ventralen Längsmuskel, der nach vorne zu am Scheitelfeld und der Scheitelplatte sich inserirt, liegt ungefähr in seiner Mitte ein kleiner kegelförmiger Höcker der einen Ausläufer nach der ventralen Ganglienanlage sendet. Man wird an einen Nerven mit Endplatte erinnert. Ich muss aber hervorheben, dass diese Bildung schon im Stadium der Fig. 22 auftritt, — also bevor noch die Ganglienanlage bemerkbar ist — und dass dieselbe offenbar von einer Mesodermzelle gebildet wird.

Von indifferenten Mesodermzellen werden die zwei Mesodermstreifen des Rumpfes gebildet, die bis zur Mitte der ventralen Ganglienanlage bis dicht hinter die Gehörbläschen reichen; weiter nach vorne ist die Ganglienanlage von mehr abgeplatteten Meso-

dermzellen bedeckt. Am Hinterende der Mesodermstreifen liegen dicht vor der Afteröffnung, der Mittellinie genähert die zwei grossen Zellen. Das körnchenreiche Protoplasma, der grosse deutliche Kern und Kernkörperchen, die ovale Form stimmen ebenso wie die Lage dieser Zellen noch immer mit dem Verhalten der zwei primären Urzellen des Mesoderms überein.

In Fig. 32, Taf. III. sehen wir einen Querschnitt durch den Rumpf einer Larve von ungefähr demselben Stadium, wie die in Fig. 24 abgebildete, dargestellt. Die Schnittebene geht durch die Gehörbläschen und die Mitte des Ganglion und trifft dorsalwärts die Oberfläche unweit der Flimmerkränze. Durch die Einwirkung von Chromsäure sind die Schalen ihrer Kalksalze beraubt; sie erscheinen als dünne structurlose vom Ektoderm abgelöste Häutchen.

Das Ektoderm ist unterhalb der Schalen sehr stark verdünnt, die Zellen desselben erscheinen nur dort, wo sie die abgeplatteten Kerne einschliessen, im Querschnitt spindelförmig verdickt. Unterhalb des Schalenrandes ist das Ektoderm aber aus höheren, protoplasmareichen Zellen gebildet. An der Ventralseite sind die tiefen Mantelduplicaturen und dazwischen die kielförmig vorspringende Bauchregion des Rumpfes zu sehen. Die innere Lamelle der Mantelduplicatur ist von hohen cylindrischen Zellen gebildet.

Die mächtige Ektodermverdickung, welche die Anlage der ventralen Ganglienmasse bildet, beginnt sich seitlich schon von der oberflächlichen Schichte des Ektoderm abzugrenzen. Eine scharfe Contour, welche in der Mittellinie der Ganglienanlage verläuft, und die Anordnung der an diese Linie grenzenden Zellen gibt ein Bild, welches vermuthen lässt, dass eine Einstülpung bei der Bildung der Ganglienanlage sich betheiligt habe. Zu den Seiten der Ganglienanlage liegen in entsprechende Vertiefungen derselben eingebettet die Gehörbläschen. Rechterseits sieht man an diesem Schnitte noch den Rest des Einstülpungsspaltes, der in das Lumen des Gehörbläschens führt. Von dem Darmtractus ist auf dem vorliegenden Schnitte der Magen getroffen worden, und zwar in dem hinteren Theile der Leberregion. In der Leibeshöhle sieht man einzelne Mesodermzellen und die Querschnitte der Muskeln.

Die wesentlichsten Veränderungen, die in den nächsten Stadien auftreten, betreffen die Bauchregion des Rumpfes. Der Kopftheil wird wohl noch bedeutend ausgedehnt und dadurch die Flimmerkränze mächtiger entfaltet; im vorgestreckten Zustande legt sich dann die dünne Leibeswand des Kopfes nach aussen über die

Schalen, sie zum grossen Theil bedeckend; es treten hier aber keine wesentlichen Veränderungen der Organisation auf.

Von den Entwicklungsvorgängen, die an der Bauchseite des Rumpfes stattfinden, sind hervorzuheben: 1. die Ablösung des ventralen Ganglions, 2. die Bildung des Fusses, 3. die Entwicklung der Kiemen.

Betrachten wir vor allem die Ablösung des Bauchganglions und die Entwicklung des Fusses.

Das Bauchganglion, welches, während es mit dem Ektoderm im Zusammenhang stand, eine spindelförmige Gestalt hatte, beginnt sich abzurunden, indem es sich am vorderen und hinteren Ende vom Ektoderm der Oberfläche ablöst (Fig. 25). Dabei wird das Ganglion von den Seiten her von den Mesodermstreifen umwachsen, die sich seitlich zwischen Ganglion und Epithelschicht schieben und vor dem Ganglion sich zu einer medianen Zellmasse vereinigen. In Fig. 26 sehen wir das Ganglion durch die reichlich wuchernde Mesodermschichte ganz vom Epithel abgehoben. Das Ganglion, welches in seiner ersten Anlage beinahe die ganze Bauchseite des Rumpfes einnahm (Fig. 24), zieht sich bei der Ablösung zusammen, seine Längendimension wird kleiner, während die Breitendimension zunimmt; doch scheint mir, dass sogar das Gesammt-Volum des Ganglion sich während dieser Stadien etwas verringert. (Eine Verringerung des Volumens der embryonalen Ganglienmassen während der histologischen Differenzirung und zwar nicht nur eine relative, sondern eine absolute, ist eine weitverbreitete Erscheinung im Thierreiche.) Da während dessen die Bauchfläche des Rumpfes sich noch durch rasches Wachsthum ausdehnt — wodurch die Bildung des Fusses eingeleitet wird — so ist der Unterschied zwischen der Grösse des Ganglions und der Ausdehnung jener Fläche, von welcher es sich losgelöst hat, bald ein sehr auffallender. Die Schlundcommissur konnte ich in diesen Stadien nicht nachweisen.

Wir wollen nun die Entwicklung des Fusses betrachten und hiebei von den Verhältnissen der Fig. 24 ausgehen. Wir sehen dort die Ganglienanlage den grössten Theil der Bauchregion des Rumpfes einnehmen. Doch reichte dieselbe nicht ganz bis zum After. Wir können dem entsprechend an der Bauchregion des Rumpfes einen vorderen grösseren Abschnitt, der dem Ganglion den Ursprung gibt und einen kleineren, hinteren Abschnitt unterscheiden. Diese beiden Theile setzen sich aber erst im Stadium der Fig. 25 durch Knickung schärfer von einander ab. Der grössere vordere Abschnitt geht in die Bildung des Fusses ein. In Fig. 26

und 27 sehen wir weitere Stadien, der Fuss wölbt sich immer mehr hervor und setzt sich sowohl gegen den Kopf als auch gegen die hintere Rumpfregion immer schärfer ab. Die Hervorwölbung wird vornehmlich durch die Wucherung des Mesoderms bedingt, welches auf die Mesodermstreifen des Stadium 24 sich zurückführen lässt. Die Mesodermstreifen vereinigen sich, nachdem das Ganglion zur Ablösung gekommen ist, zu der medianen Mesodermmasse des Fusses (Fig. 26). Im hinteren Rumpfabschnitte aber werden von den zwei Urmesodermzellen aus, die ihre Lage vor dem After noch beibehalten haben, wieder zwei kurze nach dem ursprünglichen Typus gebaute Mesodermstreifen gebildet (Fig. 26 und 27). Am Hinterende der Mesodermmasse des Fusses wachsen zwei Zellen, jederseits eine (m F*, Fig. 27), zu besonderer Grösse heran. Diese scheinen zur Vermehrung und zum Wachsthum des Mesoderms am Fuss in ähnlicher Beziehung zu stehen, wie die hinteren Urzellen zur Bildung der gesammten Mesodermstreifen.

Wenn wir einen Rückblick auf die Entwicklung der Larve werfen, so sehen wir, dass zuerst die Kopfregion in der Entwicklung sämmtlicher Organsysteme vorauseilte, später erst traten die Differenzirungen des vorderen Rumpfabschnittes auf; der hintere Rumpfabschnitt zeigt aber im wesentlichen Verhältnisse, wie wir sie an den jüngsten Stadien (Fig. 14—18) beobachten konnten. Dieser Leibesabschnitt ist auf einer tieferen Stufe der Entwicklung stehen geblieben.

Der Fuss wächst in den nachfolgenden Stadien zu einem zungenförmigen äusserst contractilen Organe aus. Das Ganglion verbleibt an der Basis des Fusses.

Die Entwicklungsvorgänge des hinteren Rumpfabschnittes habe ich nicht weiter verfolgt, da das Object in den weiteren Stadien sich der Untersuchung nicht günstig erwies.

Ich hoffe diesem Theil der Entwicklung auf Basis der hier gewonnenen Resultate demnächst an einem anderen Objecte zu studiren.

Wir wollen nun die Bildung der Kiemen in Augenschein nehmen.

Im Stadium der Fig. 24 B sehen wir in der Tiefe der Mantelhöhle eine verdickte Ektodermleiste, die zu Seiten des Rumpfes der Länge nach in einer eigenthümlich ausgebuchteten Linie verläuft. Diese Ektodermleiste gehört der äusseren Wand der Mantelhöhle, also der inneren Lamelle der Manteldupliatur, an. Ich fand dieselbe an der rechten und linken Körperseite voll-

kommen gleichartig entwickelt, so auch in den weiteren Stadien. In weiteren Stadien (Fig. 25) hat die hintere Hälfte der Kiemenleiste eine zur vorderen Hälfte rechtwinkelige Lage angenommen; an der Umbiegungsstelle ist die nun schon faltenförmig erhobene Kiemenanlage am stärksten verdickt. An dieser Stelle nun entsteht in der Folge die erste spaltförmige Durchbrechung der Kiemen. Die beiden Schichten der Kiemenfalte verdünnen sich an einer länglichen, nahe dem freien Rande der Kiemen gelegenen Stelle (Fig. 26); es entstehen so von den beiden Seiten her gegen einander vordringende längliche Vertiefungen, die endlich zu einer Durchbrechung der Kieme führen. Die beiderseitigen Epithelien verschmelzen mit einander und bilden die verdickte Umrandung der Kiemenspalte (Fig. 27). Gleichzeitig wird die Kieme durch eine immer tiefer vordringende Falte von der inneren Mantellamelle abgegrenzt. Es entsteht so eine zwischen Kiemenlamelle und Mantel gelegene Kiemenhöhle. In Fig. 35 ist ein Querschnitt einer Kiemenfalte vom Stadium der Fig. 26 — 27 gezeichnet.

Alsbald wird dicht hinter der ersten Kiemenspalte die Anlage einer zweiten Kiemenspalte vorbereitet; sie bildet sich ähnlich wie die erste, doch zeigt sie in ihrer frühesten Anlage noch deutlichere Beziehungen zu dem freien Rande der Kiemen. (Fig. 27 Ksp. II.) Während diese zweite Kiemenspalte zum Durchbruch sich vorbereitet, entfernt sich die erste Kiemenspalte von dem freien Rande der Kieme, sie vergrössert sich und wird von fortwährend nach derselben Richtung schlagenden Wimpern bedeckt (Fig. 28).

Die zweite Kiemenspalte schiebt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zwischen die erste Kiemenspalte und den freien Rand der Kieme. Sie erreicht allmälig dieselbe Ausbildung und nahezu dieselbe Grösse wie diese (Fig. 29). Diese zwei Kiemenspalten besitzt die beträchtlich herangewachsene zum Ausschwärmen bereite Larve. Auch an pelagisch gefischten Teredolarven fand ich denselben Bau der Kieme.

Da die Entwicklungsvorgänge an den ältesten Stadien der Larve, die noch in den Kiemen der Mutter sich aufhalten, nicht in den Kreis dieser Untersuchungen gezogen wurden (mit Ausnahme der Kiemen-Entwicklung) und auch die freischwimmende Larve und deren Verwandlung nicht studirt wurde, so bleiben noch eine Reihe von Fragen unerledigt, die wohl am besten an einer andern in den entsprechenden Stadien günstiger beschaffenen Muschelgattung zu lösen sind. Wir wollen die wesentlichsten Punkte, die noch zu erledigen sind, namentlich anführen.

1. Bildung des Darmfaserblattes.

2. Bildung des vorderen Schalenschliessers; dieselbe ist vielleicht auf eine schon im Stadium der Fig. 23 und 24 auftretende Zellgruppe zurückzuführen.

3. Bildung des hinteren Schalenschliessers; dieser wird wohl auf Kosten des noch undifferenzirten hinteren Abschnittes des Mesodermstreifens gebildet; vielleicht gehen auch die schon im Stadium der Fig. 23 und 24 vorhandenen kurzen präanalen Schliessmuskeln direct in die Bildung derselben ein.

4. Bildung des Bojanus'schen Organs. Wenn man die Lage desselben bei den jungen Muscheln (z. B. Mytilus nach Lovén) berücksichtigt, so wird man vermuthen, dass dasselbe aus dem hinteren noch undifferenzirten Theil der Mesodermstreifen sich entwickelt.

5. Bildung des Herzens; dieses entsteht wahrscheinlich vom Darmfaserblatte aus.

6. Weitere Entwicklung der Kiemen.

7. Differenzirung des Eingeweideganglion. Entweder gliedert sich dasselbe von der ursprünglichen vertralen Ganglienanlage ab, oder wird es secundär und gesondert angelegt.

8. Entwicklung der Geschlechtsorgane.

B) Theoretische Erörterungen. [1]

Wenn wir das Gesammtbild der Furchung und Gastrulabildung von Teredo in's Auge fassen, so werden wir von der

[1]) Da sich diese „theoretischen Erörterungen" jenen anschliessen, die ich in meiner letzten Publication („über Entwicklungsgesch. d. Anneliden", diese Zeitschr. Bd. I.) niedergelegt habe, so will ich hier über eine diesbezügliche Bemerkung Rabl's mich aussprechen. Rabl schreibt in seiner „Entwicklungsgeschichte der Tellerschnecke", Morphol. Jahrb. Bd. V. pag. 611, Anm. 2: „Bei Beobachtung dieser und einiger anderer Verhältnisse war ich durch die Kenntniss der wichtigen, damals noch nicht veröffentlichten Untersuchungen Hatschek's über die Entwicklung von Criodrilus und Polygordius nicht unwesentlich gefördert. Andererseits glaube ich aber auch behaupten zu dürfen, dass Hatschek mehrere in seinen „Studien" enthaltenen Schlüsse nicht oder doch nicht mit jener Zuversicht hätte ziehen können, wenn er nicht um einige meiner wichtigeren Resultate gewusst hätte". Ich gestehe es gerne zu, dass Rabl's Untersuchungen auf meine theoretischen Erörterungen von Einfluss waren. Unsere beiderseitigen Arbeiten standen in reger Wechselwirkung. Rabl kannte während seiner Untersuchung meine Resultate, und seine Beobachtungen über Molluskenentwicklung nahmen wieder Einfluss auf meine diesbezüglichen theoretischen Erörterungen, da dieselben zur Zeit von Rabl's Untersuchungen noch nicht ganz niedergeschrieben waren. Wie weit dieser Einfluss reicht, kann man aus der Durchsicht von Rabl's Arbeit beurtheilen. Unsere Thätigkeit war gewiss in vieler Beziehung eine gemeinsame zu nennen.

Erscheinung überrascht, bei den sehr kleinen Eiern, deren Protoplasma ziemlich feinkörnige Dotterelemente enthält, eine auffallend inäquale Furchung, gänzlichen Mangel der Furchungshöhle und epibolische Gestrulabildung anzutreffen.

Wir ersehen aus diesem Falle, dass die Unterschiede, die bei der Furchung und Gastrulabildung verschiedener Metazoen auftreten, nicht allein von der grösseren oder geringeren Menge des im Ei aufgespeicherten Nahrungsdotter abhängen.

Haeckel war der erste, der eine umfassende Vergleichung und Erklärung der verschiedenen Formen der Furchung und Gastrulabildung und ein Verständniss der dabei auftretenden Unterschiede angebahnt hat. Und mit Recht hat er zur Erklärung dieser Unterschiede vor allem die Massenverhältnisse des im Ei auftretenden Nahrungsdotters hervorgehoben. Die Menge des Nahrungsdotters kann bei ganz nahe verwandten Formen (Euaxes — Lumbricus, Nephelis — Hirudo) sehr verschieden sein. In der relativ kurzen Zeit, in welcher diese Formen von einer gemeinschaftlichen Urform aus sich entwickelten, hat demnach, in Anpassung an die Lebensverhältnisse der Erwerb oder Verlust des Nahrungsdotters stattgefunden. Im Verlaufe einer längeren phylogenetischen Reihe kann daher ein massenhafter Nahrungsdotter öfters erworben und wieder verloren worden sein und immer wieder modificirend auf die Entwicklung eingewirkt haben. Wir könnten demnach, wenn wir die epibolische Gastrulabildung an kleinen und dotterarmen Eiern auftreten sehen, dieselbe durch die Annahme zu erklären suchen, dass diese Form der Gastrulabildung von Vorfahren ererbt sei, deren Eier grössere Massen von Nahrungsdotter enthielten. In diesem Falle wäre die Erklärung wenn auch mittelbar, so doch durch den Nahrungsdotter gegeben.

Doch auch diese Erklärung scheint mir nicht überall auszureichen und auch in dem vorliegenden Falle, bei Teredo, nicht anwendbar zu sein. Es ist auffallend, dass wir in den meisten (vielleicht allen) Fällen, wo die Grösse des Eies unter ein gewisses Maass herabsinkt, eine grosse Furchungshöhle und embolische Gastrulabildung vermissen. Wir finden in dieser Beziehung bei den sehr kleinen Eiern von Rotatorien, Nematoden ähnliche Verhältnisse wie bei Teredo: auffallend inäquale Furchung reducirte Furchungshöhle, epibolische Gastrulabildung. Die Ursache wird wohl in der sehr geringen Anzahl von Zellen zu suchen sein, die den Embryo zusammensetzen.

Es sind in jedem speciellen Falle die Erscheinungen zu prüfen und es werden sich sowohl noch mannigfache Erklärungs-

momente für die verschiedenen Formen der Furchung und Keimblätterbildung ergeben.

Wir können bei Teredo schon am ungefurchten Ei die polare Differenzirung erkennen. Diese ist nicht nur durch die Lage des Richtungskörpers und des Eikerns, sondern — was besonders wichtig erscheint — durch die Verschiedenheit des Protoplasmas am animalen und negativen Pole ausgeprägt. Ich habe auch bei den ähnlichen Verhältnissen von Pedicellina auf die Bedeutung dieser Erscheinung hingewiesen. Die Gastrulaaxe ist also durch die Vertheilung verschiedenartigen Protoplasmas schon in der Eizelle vorbereitet.

Aber auch die bilaterale Symmetrie kömmt äusserst frühe zur Erscheinung. Wir können dieselbe schon am zweizelligen Stadium nachweisen und es liegt die Vermuthung nahe, dass die bilaterale Grundform durch bilaterale Anordnung der Theilchen schon in der Eizelle vorbereitet war.

Es ist klar, dass die mechanische Ursache der bilateralen Symmetrie stets schon in der Beschaffenheit der Eizelle begründet sein muss; und es wird wahrscheinlich erscheinen, dass diese mechanische Ursache der Bilaterie in einer bilateralen Vertheilung verschiedenartiger Theilchen in der Eizelle, also einem bilateralen Bau derselben, bei allen bilateralen Thieren ihren Ausdruck finde.

Der bilaterale Bau wird aber erst dann unserer Beobachtung offenbar, wenn er in der äusseren Form zur Ausprägung kommt.

In dem vorliegenden Falle nun wird es unserer Beobachtung möglich schon in dem zweizelligen Stadium den bilateralen Bau nachzuweisen [1]) — in anderen Fällen können wir selbst an der Blastula nur eine Hauptaxe unterscheiden, wir werden aber auch in dem letzten Falle annehmen müssen, dass ein bilateraler Bau vorhanden sei, wenn wir ihn auch nicht direct beobachten können. Denn die rechte und linke Körperhälfte kann sich nicht aus beliebigen Theilen dieser Keimblase bilden; es ist eine bestimmte Medianebene vorhanden, eine bestimmte rechte und linke Hälfte. Und ebenso wie an der Keimblase wird auch schon an den Furchungsstadien und auch an der Eizelle eine bestimmt rechte und linke Hälfte, ein bilateraler Bau bei allen Bilaterien vorhanden sein.

---

[1]) Von grossem Interesse sind analoge Erscheinungen bei Radiärthieren; so ist die wichtige Beobachtung von Fol hervorzuheben, dass bei Ctenophoren jede der 4 ersten Furchungkugeln je einen Quadranten des Körpers aufzubauen bestimmt ist.

Wir nehmen mit Haeckel an, dass alle Metazoen von einer ursprünglichen apolaren, regelmässigen „Blastaea" abstammen; doch finden wir die Differenzirung einer Hauptaxe, die polare Differenzirung, nicht nur an der Blastula, sondern sogar schon an der Eizelle bei allen Metazoen. Wir nehmen ferner an, dass die Bilaterien, gemeinschaftlich mit den anderen Metazoen, von einer einaxigen Gastraea (Haeckel) abstammen, doch vermuthen wir, dass bei allen Bilaterien nicht nur die Gastrula, sondern auch die Keimblase, die Furchungsstadien und selbst die Eizelle bilateral gebaut seien.

Wir müssen es als ein aus dem Causalitätsprincip ableitbares allgemeines Gesetz betrachten, dass bei der phylogenetischen Veränderung einer Thierform (Individuenkreis) niemals allein das Endstadium verändert wird, sondern immer die ganze Reihe von der Eizelle bis zum Endstadium. — Jede Veränderung des Endstadiums oder das Hinzukommen neuer Stadien wird eine Veränderung der Eizelle selbst zur Bedingung haben.

Wenn wir die ontogenetische Formenreihe verschiedener verwandter Thiere mit einander vergleichen, so sehen wir daher erstens Unterschiede in allen Stadien, wobei aber eine Zurückführung auf einen gemeinschaftlichen Entwicklungstypus möglich ist, und zweitens bei den in der phylogenetischen Reihe höherstehenden Thieren ein Hinzukommen neuer Stadien.

Haeckel hat die ontogenetischen Erscheinungen mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Erkenntniss der Phylogenie in palingenetische und coenogenetische eingetheilt. — So wichtig nun diese Gegenüberstellung für die wahre Erkenntniss des Zusammenhanges zwischen Ontogenie und Phylogenie (und bei Anwendung der Ontogenie zur Erforschung der Phylogenie) ist, so dürfen wir doch nicht ausser Acht lassen, dass diese Gegenüberstellung sowohl, als auch die Bezeichnungen „Palingenie, Auszugsgeschichte" und „Coenogenie, Fälschungsgeschichte" durchaus anthropomorph sind. Auch die Fassung des Satzes: „Die Ontogenie ist eine kurze Recapitulation der Phylogenie" führt zu einer anthropomorphen Auffassung.

Wir möchten besser sagen: Die ontogenetische Formenreihe lässt sich auf die phylogenetische Formenreihe (Formenreihe der phylogenetischen Endstadien) zurückführen.

Unbedingte Anerkennung fordert aber der Satz Haeckel's: „Die Phylogenese ist die mechanische Ursache der Ontogenese."

Wenn wir die Construirung phylogenetischer Stadien nur als eine Verkörperung unserer Abstractionen betrachten und uns stets die vorwiegend heuristische Bedeutung derselben vor Augen halten, so können wir ohne Scheu eine Reihe der von Haeckel aufgestellten hypothetischen Formen annehmen.

Die ungefurchte Eizelle (erste Furchungskugel, Haeckel) repräsentirt den einzelligen Zustand, welchen wir noch bei allen Thieren auftreten sehen. — Wir werden uns fragen, warum keine einzige Thierform, von den niedersten bis zu den höchsten, das einzellige Stadium aufgegeben hat? Wir sehen ja oft neben der „Fortpflanzung mittelst einer Zelle" (Grobben) die multicelluläre Fortpflanzung durch Knospung auftreten; nirgends aber ist die erste Fortpflanzung ganz aufgegeben. Der Grund hievon liegt darin, dass an das einzellige Stadium die überaus wichtige Conjugation der Zellen, die Befruchtung, gebunden ist.

Wir sehen daher nach einem eventuellen Cyclus von Knospungserscheinungen immer wieder die Erzeugung von Geschlechtsproducten auftreten, das ist die Erscheinung des einzelligen Stadiums, in welchem die Conjugation der thierischen Zelle erfolgt.

Haeckel hat die Furchung öfters als eine charakteristische Eigenthümlichkeit der Metazoen bezeichnet, durch welche sie sich von den Protozoen unterscheiden. Das ist eigentlich nicht ganz richtig. Wir sehen die Furchung auch bei Protozoen auftreten (an eingekapselten Individuen); nur kommt es dort nach Ablauf der Furchung meist zum Zerfall in Einzelzellen, während bei den Metazoen die Zellen zur Bildung des Zellenstaates vereint bleiben.

Wir werden mit Haeckel als Stammform aller Metazoen eine regelmässige „Blastaea" annehmen, an der keine bestimmte Axe ausgeprägt ist, in welcher alle Zellen gleichwerthig sind.[1])

Ein weiteres phylogenetisches Stadium ist die einaxige, polar differenzirte Blastaea. Haeckel sagt: „Wenn wir uns fragen, welche phylogenetischen Veränderungen die Entstehung der zweiblättrigen Gastraea aus der einblättrigen Planaea hervorriefen, so ist als die wichtigste causa efficiens derselben unzweifelhaft jene

[1]) Die Entstehung der „Blastaea" aus einer Form, die durch radiär um einen Mittelpunkt angeordnete gleichartige Zellindividuen charakterisirt war, ist durch das Auftreten einer centralen Höhle bewirkt. Dieser Process ist durch das Princip der Oberflächenvergrösserung zu erklären. — Auf die grosse Wichtigkeit dieses Principes und die Zurückführung desselben auf das gesetzmässige Verhältniss zwischen Fläche und Masse hat zuerst Leuckart in Schrift und Wort vielfach hingewiesen.

älteste Arbeitstheilung der Zellen hervorzuheben, welche die Differenzirung der beiden primären Keimblätter bewirkte, die Arbeitstheilung der Planaeazellen (oder „Blastoderm"-Zellen) in locomotive und nutritive Zellen. Die locomotiven Zellen der Planaeaden, welche vorzugsweise deren schwimmende Ortsbewegung besorgten, bildeten die animale Hemisphäre derselben, die zum Exoderm wurde; die nutritiven Zellen hingegen, welche vorzugsweise der Nahrungsaufnahme und Assimilation sich hingaben, bildeten die vegetative Hemisphäre, die sich zum Entoderm gestaltete."

Sodann folgt das phylogenetische Stadium der einaxigen „Gastraea". [1]) Von hier aus zweigen sich einerseits die Spongien und Cnidarier, andererseits die Bilaterien ab.

Die Stammform der Bilaterien war eine bilaterale Gastraea. Die nächste Differenzirung im Stamme der Bilaterien ist das Auftreten des charakteristischen Mesoderms.

Es ist von der grössten Bedeutung für das Verständniss dieser phylogenetischen Stadien, überall die Entstehung der Geschlechtsprodukte in's Auge zu fassen. Wir werden hierbei erkennen, dass der Uebergang von den Protozoen zu den Metazoen ein ganz allmäliger ist.

Wir kennen Formen, die nur vorübergehend Zellenstaaten bilden, die sich wieder in einzellige Individuen auflösen (Catallacten). Diese durch Auflösung der Colonien isolirten Individuen spielen dieselbe Rolle wie die freigewordenen Geschlechtsprodukte bei Metazoen.

Verhältnisse, die sich schon mehr den für die Metazoen charakteristischen annähern, finden wir bei den Volvocinen. Die Verbindung der Zellen zu einem Zellenstaate ist hier eine bleibende (wir können hier von einem wirklichen Zellenstaate sprechen), einzelne Zellen nur, die sich durch reichlichere Ernährung und überwiegendes Wachsthum auszeichnen, treten als Fortpflanzungszellen aus dem Verbande der übrigen (in das Innere der Hohlkugel); es sind dies die Geschlechtsprodukte.

Ganz ähnliche Verhältnisse können wir der hypothetischen Blastaea zuschreiben.

Ich will die Worte wiederholen, die ich schon früher darüber geäussert habe (Pedicellina pag. 543): „Bei jener hypothetischen

[1]) Bei der Entstehung der Gastraea aus der einaxigen Blastaea (Invagination) spielt ebenfalls das Princip der Oberflächenvergrösserung (Leuckart) eine grosse Rolle.

Stammform aller Metazoen, welcher das jetzige Keimblasenstadium entspricht, waren wohl auch alle Zellen zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt. Haben aber auch bei der Differenzirung von Keimblättern noch immer alle Zellen die Fähigkeit behalten, die geschlechtliche Fortpflanzung des Individuums zu besorgen, oder etwa blos die Zellen eines Keimblattes?"

Wir müssen annehmen, dass bei der Gastraea noch beide Keimblätter die Fähigkeit besassen, Geschlechtsprodukte zu liefern, da bei den Cölenteraten die Geschlechtsprodukte bei einigen Formen von Ektoderm, bei anderen vom Entoderm abstammen.

Bei den Bilaterien ist das Mesoderm als specielles, die Geschlechtsprodukte lieferndes Keimblatt zur Sonderung gekommen.

Ueber diese Verhältnisse äusserte ich mich ebenfalls schon früher (Pedicellina pag. 544): „Während bei den einzelligen Infusorien der Zellenleib alle Functionen der Bewegung, des Stoffwechsels etc. und auch der Fortpflanzung verrichtet, bei den zweiblättrigen Cölenteraten vielleicht noch alle Zellen des Körpers befähigt, sind in einem gewissen Stadium der Entwicklung ihre anderweitigen Functionen aufzugeben und zur Fortpflanzung des Individuums zu dienen, scheint bei der Stammform der Bilaterien eine Theilung der Arbeit zwischen Fortpflanzungszellen und anders functionirenden Zellen eingetreten zu sein." Und weiter (p. 545): „Wir sehen, dass die Geschlechtszellen (bei den Bilaterien) das Bleibende, Unveränderte und gleichsam ursprünglich Bestehende sind, während die anderen vom Mesoderm gelieferten Organe sich secundär differenziren." [1])

Das Auftreten des Mesoderms von Teredo stimmt mit dem bei Lumbricus, Unio, Planorbis, Pedicellina, Criodrillus vollkommen überein. Rabl charakterisirte diese Mesodermbildung mit den Worten: „Das mittlere Keimblatt entsteht aus zwei, am Mundrande der Gastrula gelegenen Zellen, deren Verwandtschaft zu den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere ist, als zu jenen des äusseren. Die Lage dieser zwei Zellen ist in Bezug auf die Körperaxen des Embryo eine seitlich-symmetrische", dieselben

[1]) Bei einigen Bilaterien (den parthenogenetischen Arthropoden: Moina und Aphis) ist die Differenzirung früher ausgeprägt, so dass am Mesoderm, welches bei seinem Auftreten aus einer grösseren Zahl von Zellen besteht (Moina), schon in der ersten Anlage die Geschlechtszellen von den übrigen Mesodermzellen sich unterscheiden lassen (Grobben, Entw. v. Moina, diese Zeitschrift. Bd. II.). Man könnte in diesem Falle auch sagen, dass die Geschlechtszellen von vornherein vom Mesoderm gesondert angelegt sind. Diese Verhältnisse erweisen sich im Vergleich zu anderen Bilaterien als weiter differenzirte.

stehen, wie hinzuzufügen ist, in der Medianebene mit einander in Berührung.

Die Ansicht Rabl's aber, dass die zwei Mesodermzellen am Vorderende des Embryo gelegen wären (Unio), stand schon mit den durch Kowalevsky bei Lumbricus bekannt gewordenen Verhältnissen im Widerspruche. Und ich wurde durch die Untersuchung der Pedicellina und der Anneliden zu der gegentheiligen Ansicht gebracht. Rabl selbst hat neuerdings bei Planorbis die Lagerung dieser Zellen am Hinterende gefunden. Die widersprechende Angabe Rabl's bei Unio findet auch schon ihre Erklärung, da neuerdings Schierholz mittheilt, dass das bisher für das Vorderende gehaltene Ende des Embryo bei Verfolgung der weiteren Entwicklung sich als Hinterende erweise.[1])

Ein anderer Widerspruch, bei Vergleichung mit den Anneliden, die Angabe Rabl's nämlich, dass bei Unio der Gastrulamund der Rückenseite des Embryo entspräche, harrt noch der Lösung.

Dagegen stimmen die von Rabl bei Planorbis beschriebenen Verhältnisse ganz mit jenen bei Anneliden überein. Ich halte an der Ansicht fest, dass der Gastrulamund bei allen Bilaterien der homologen Körperregion entspreche; bei der Trochophora und den unmittelbar mit derselben zu vergleichenden Würmern, Arthropoden, Mollusken und Moluscoideen, entspricht dem Gastrulamunde die Bauchregion zwischen Mund und After.

Die zwei ursprünglichen Mesodermzellen liegen am hinteren Rande des Gastrulamundes und bezeichnen, bei der weiteren Entwicklung (Trochophora) dicht vor dem After liegend, den hinteren Körperpol.

Ich halte, nach wie vor, mit Rabl die Mesodermbildung aus zwei Urzellen für den ursprünglichen Modus bei den Bilaterien.

Zu den bisher bekannten Fällen kommen noch die Echinodermen. Selenka[2]) hat neuerdings bei Echiniden eine bilaterale Anordnung des Mesodermkeimes nachgewiesen. Ich kann nach eigenen Untersuchungen hinzufügen, dass bei Toxopneustes lividus das Mesoderm auf zwei in der Medianebene einander berührende Zellen am Entodermpole der Blastula, die unter Theilungsvorgängen in die Furchungshöhle rücken, zurückzuführen ist.

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. B. XXXI. p. 482.

[2]) Selenka, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, p. 39—54.

Bei den weit abweichenden Verhältnissen der Amphioxusentwicklung (über die ich demnächst berichten werde), habe ich, wenn ich auch die Angaben Kowalevsky's [1]) vollkommen bestätigen kann, doch neue Beobachtungen gemacht, die eine Vergleichung mit der Mesodermbildung aus zwei Urzellen anbahnen.

Besonderes Gewicht lege ich auch auf das Persistiren dieser Urzellen als hintere Polzellen in der Trochophora. Die phyletische Bedeutung der Trochophora scheint mir einen Rückschluss auf die ursprüngliche Bedeutung ihrer charakteristischen Mesodermbildung zu gestatten.

Die hinteren Polzellen und Mesodermstreifen finden sich auch an der Trochophora von Echiurus. [2])

Wir wollen hier noch einen Punkt besprechen. Die Zeit des Auftretens und der Sonderung des Mesoderms.

Die zwei Mesodermzellen sind oft schon an der Blastula (Keimblase) zu unterscheiden (Unio, Criodrilus, Planorbis, Toxopneustes). Sie zeichnen sich vor den anderen Zellen der Blastula, die einen epithelartigen Charakter annehmen, durch die Tendenz, sich abzurunden, aus; sie sondern sich dadurch von der Fläche der epithelartigen Zellen und treten nach innen. Dieses Einwandern erfolgt nun zuweilen früher als die Einstülpung des Entoderms, also bevor noch die zwei primären Keimblätter die für die Gastrula charakteristischen Lagebeziehungen angenommen haben.

Rabl hat auf diese Thatsache eine neue Theorie gestützt.

Diese Theorie unterscheidet sich von der Gastraeatheorie Haeckel's hauptsächlich durch die Annahme, dass das Mesoderm der Bilaterien phylogenetisch sehr frühe, schon auf dem Stadium der Blastaea, aufgetreten sei. Demgemäss wird auch die Abzweigung der Cölenteraten und Bilaterien von einander auf ein früheres Stadium verlegt. Dieselben sollen nicht von einer gemeinschaftlichen Gastraea, sondern nur von einer gemeinschaftlichen polar differenzirten Blastaea abstammen. Die Gastraeabildung wäre in beiden Stämmen unabhängig von einander erfolgt.

In den wesentlichsten Punkten schliesst sich diese Theorie an die durch die Gastraeatheorie gegebenen Grundlagen an, sie

---

[1]) In Bezug auf die primäre Bedeutung des Mesoderms der Bilaterien als indifferente Geschlechtszellen (Mutterboden der Geschlechtsprodukte) äussert sich Rabl übereinstimmend mit meinen früheren Auseinandersetzungen. Entw. v. Pedic. p. 543—545), doch fügt er hinzu, dass er auf einem ganz anderen Wege zu dieser Ansicht gekommen sei.

[2]) Vergl. die nächstfolgende Abhandlung dieses Heftes.

wäre derselben nicht gegenüberzustellen, wie dies Rabl thut, sondern nur als eine Modification derselben zu betrachten.

Ich will aber hervorheben, dass diese Modification, nach meiner Ansicht, zurückzuweisen ist.

Die Möglichkeit, dass die Entstehung einer so einfachen Form, wie es die Gastraea ist, zwei oder mehrere Male stattgefunden habe, auf welche schon Claus hingewiesen hat[1]), ist durchaus nicht in Abrede zu stellen. Doch liegt die Nothwendigkeit dieser Annahme nicht vor. Das ontogenetisch frühzeitige Auftreten des Mesoderms bei einigen Bilaterien zwingt nicht zur Annahme, dass dasselbe phylogenetisch eben so frühe aufgetreten sei.

Bildungen, die einen Entwicklungstypus tief beeinflussen, sehen wir immer ontogenetisch früher auftreten, als es der phylogenetischen Zeitfolge entsprechen würde. Wir werden dieses Gesetz auch auf diese Fälle der Mesodermbildung anwenden und dieselbe als vorzeitige Sonderung (Precocious Segregation, Heterochronie) betrachten.

Ich habe vor einiger Zeit den Versuch gemacht, die Bedeutung der als Trochophora bezeichneten Larve, auf welche von einigen Forschern schon öfter hingewiesen worden war, näher zu erörtern und ich habe dieselbe auf ein als Trochozoon bezeichnetes phylogenetisches Stadium bezogen, welches als Stammform aller Bilaterien mit Ausnahme der Echinodermen zu betrachten ist.

Wir könnten die Stämme der Würmer, Mollusken, Molluscoiden, Arthropoden und Wirbelthiere, die wir von einer gemeinschaftlichen Stammform ableiten als Eubilaterien zusammenfassen.

Bevor wir zur Betrachtung des wichtigen Trochophorastadiums schreiten, welches wir hier bei Teredo noch in sehr ursprünglicher Form finden (Fig. 13), wollen wir noch jene Zwischenstadien betrachten, die vom Stadium der Mesodermbildung zur Trochophora führen.

Die Schliessung des Gastrulamundes erfolgt in der Medianlinie und schreitet von hinten nach vorne zu fort. Die Stelle, wo die definitive Mundöffnung entsteht, entspricht der Lage nach dem letzten Reste des Gastrulamundes.[2])

---

[1]) C. Claus, die Typenlehre oder E. Haeckel's sog. Gastraeatheorie. Wien 1874.

[2]) Die Echinodermentwicklung weicht schon in diesem Punkte von derjenigen der Würmer ab. Vielleicht haben die Echinodermen mit den Eubilaterien nur die

Ich habe schon früher bei Anneliden und Pedicellina ähnliche Verhältnisse angetroffen und schon mehrfach auf die allgemeine Verbreitung dieser Art der Gastrulaschliessung und auf das Verhältniss zu der definitiven Mundöffnung bei den Eubilaterien hingewiesen.

Nach den Untersuchungen von Bobretzky an Gastropoden, von Fol an Heteropoden und namentlich denjenigen Rabl's an Planorbis, welche einen directen Uebergang des letzten Restes des Gastrulamundes in die definitive Mundöffnung darlegen, — ähnlich wie dies Kowalevsky schon früher für Lumbricus, Phoronis und Nemertes (Pilidium) angegeben hatte, — wird es wahrscheinlich sein, dass der definitive Mund auch phylogenetisch direct aus dem vordersten Rest des Gastrulamundes hervorgegangen sei. [1])

Auf die Gastrulaschliessung folgt ontogenetisch zunächst die Bildung des ektodermalen Vorderdarmes. Dasselbe finden wir bei Lumbricus, Criodrilus, Pedicellina, Gastropoden etc.

Wir werden annehmen, dass die Bildung des ektodermalen Vorderdarmes auch phylogenetisch sehr frühe erfolgte, und dass dieser nach der Mesodermbildung das älteste Organ der Trochophora sei.

In jenem Stadium, wo der Vorderdarm ausgebildet ist, finden wir bei Teredo schon die Körperform angedeutet, welche der Trochophora eigenthümlich ist, und die Längsaxe derselben wohl ausgeprägt (Fig. 14). Wir betrachten als Längsaxe die Linie, die wir vom vorderen Körperpole, an welchem später die Scheitelplatte sich bildet, zum hinteren Körperpole, an welchem die zwei Urzellen des Mesoderms liegen, ziehen. Die Vergleichung mit früheren Stadien (Fig. 10 A) lehrt uns, dass diese Längsaxe mit der Hauptaxe der Gastrula, welche vom animalen Pole zum vegetativen (Mitte des Gastrulamundes) gezogen wird, nicht identisch ist.

Mesodermbildung gemein und zweigen sich schon von da an ab. Es kömmt auch in Betracht, dass der Vorderdarm der Echinodermenlarven, den man mit dem der Trochophora zu vergleichen versuchte (Gegenbaur, dem auch ich mich anschloss) vom Entoderm abstammt, wie neuerdings Selenka, ältere Angaben bestätigend, dargethan hat; ich selbst habe mich an Toxopneustes lividus hievon überzeugt. Vom Ektoderm ist nur die Mundbucht der Larve ausgekleidet. Der entodermale Vorderdarm der Echinodermenlarven ist also dem der Trochophora nicht homolog.

[1]) Ueber die Vergleichung der Wirbelthiere und die secundäre Bedeutung der Wirbelthiermundes habe ich mich an verschiedenen Stellen geäussert. Auch die Erklärung jener Fälle, wo die Gastrulaschliessung von vorne nach hinten fortschreitet (Euaxes, Clepsine, Astacus) habe ich schon früher versucht.

Ueber die Entwicklung der Flimmerkränze haben wir bisher noch wenig Erfahrung und können daher jetzt noch schwer beurtheilen, inwiefern die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der Flimmerkränze, wie wir sie bei Teredo finden, als ein allgemeines Verhalten aufzufassen ist.

Der präorale doppelreihige Wimperkranz tritt äusserst frühe auf, gleich nach Bildung des Oesophagus, später erst erscheint die adorale Flimmerrinne und der postorale Flimmerkranz.

Die bisherige Beobachtungen über Entwicklung von Mollusken und Würmern berücksichtigten nur die Bildung des präoralen Wimperkranz (bei manchen Mollusken ist auch nur dieser Theil des Flimmerapparates ausgeprägt); wir können aus denselben nicht ersehen, ob das Folgeverhältniss in der Entstehung von präoralem und postoralen Wimperkranz ein allgemein verbreitetes ist, ob der präorale Flimmerkranz überall den ältesten Theil der oralen Flimmerapparate repräsentire.

In einer früheren Abhandlung habe ich auf eine Eigenthümlichkeit in der Entwicklung der Flimmerapparate hingewiesen, die sich als weit verbreitet und von allgemeiner Bedeutung erweist: Das Fortschreiten ler Bildung von der Ventral- zur Dorsalseite, welche sich besonders in Fällen, wo die Schliessung der Flimmerkränze am Rücken verzögert ist, beobachten lässt. Bei Teredo konnte ich am präoralen Wimperkranze ein solches Verhältniss nicht beobachten, derselbe erschien sogleich als vollkommen geschlossener Kranz, dagegen trat der postorale Flimmerkranz zuerst in der Mundregion auf und breitete sich erst allmälig gegen den Rücken zu aus.[1])

Der After entsteht secundär als eine Ektodermeinstülpung, da er aber seiner Lage nach dem hinteren Rande des Gastrulamundes entspricht, so ist immerhin noch die Frage im Auge zu behalten, ob nicht Mund und After des Trochozoon phylogenetisch direct aus dem in die Länge gezogenen Gastrulamund abzuleiten seien (Bütschli).

Am Darmcanal beginnen sich sehr frühzeitig die für die Mollusken charakteristischen Theile zu differenziren. Wir unterscheiden einen ektodermalen Oesophagus, einen entodermalen Magen mit den

[1]) Der Gegensatz in der Function der Flimmerkränze, von welchen der praeorale der Bewegung dient, während der postorale und die Flimmerrinne die Zuleitung von Nahrungstheilchen zum Munde besorgen, ist wie bei Anneliden-larven und Rotatorien, so auch bei den Muschellarven vorhanden; es ist dies schon in einer Bemerkung Lovén's angedeutet.

zwei seitlichen Leberausstülpungen, weiterhin noch einen entodermalen Darmabschnitt und die ektodermale Afterhöhle.

Es ist mir hier die Frage aufgetaucht, ob ich bei der Trochophora von Polygordius den Enddarm mit Recht als ektodermale Bildung aufgefasst habe. Die histologischen Charaktere geben keine sichere Entscheidung; vielleicht ist der Enddarm bei der Polygordiuslarve und bei allen anderen Wurmlarven doch ein Entodermgebilde und dann dem hinteren entodermalen Abschnitt des Darmes der Molluskenlarve zu vergleichen. Dann wäre wohl ganz allgemein nur die Afterhöhle der Trochophora vom Ektoderm ausgekleidet und nur diese dem ektodermalen Hinterdarm der Arthropoden zu vergleichen. Hier müssen neue Beobachtungen, welche die früheren Entwicklungsvorgänge betreffen, Entscheidung bringen.

Von grösstem Interesse ist der Entwicklungsmodus der Mesodermgebilde, welche von den zwei Urzellen aus sich entwickeln. Wir sehen die Theilproducte der Urzellen nach vorne rücken, so dass zwei kurze Mesodermstreifen entstehen (l. c. Fig. 18). Wir finden diese Bildung bei Anneliden, bei Pedicellina (Taf. I Fig. 18); neuerdings wurden die Mesodermstreifen in ihrem scharf ausgesprochenen Typus auch bei Planorbis durch Rabl nachgewiesen.

Bei den Anneliden wird durch die weitere Differenzirung der Mesodermstreifen der Gegensatz von Kopf und Rumpf ausgeprägt. Der vordere Theil jedes Mesodermstreifens differenzirt sich zu den Mesodermgebilden des Kopfes, der hintere Theil bildet den Mesodermstreifen des Rumpfes.

Diesen Gegensatz finden wir bei der Trochophora von Polygordius scharf ausgesprochen. Im Kopfe finden wir zahlreiche Muskelzellen, von denen namentlich die ventralen und dorsalen Längsmuskeln hervorzuheben sind, ferner die mesodermale Kopfniere. Im Rumpfe aber finden sich die noch undifferenzirten Mesodermstreifen. Die von Rabl bei Planorbis aufgedeckten Verhältnisse stimmen hiermit im Wesentlichen überein.

Auch bei Teredo fanden wir dasselbe. Nur werden hier die zwei ursprünglichen kurzen Mesodermstreifen bis auf die zwei grossen Zellen aufgebraucht, um die Mesodermgebilde des Kopfes zu liefern. Von diesen Zellen aus werden dann die Mesodermstreifen des Rumpfes neugebildet. Es ist möglich, dass in dieser Modification sogar das ursprüngliche Verhalten vorliegt.

Die Leibeshöhle bildet sich durch Abhebung des Ekto- und Mesoderms von Entoderm und ist als primäre Leibeshöhle zu

bezeichnen. Die Bildung der Scheitelplatte sehen wir schon in sehr frühen Stadien (Fig. 14) durch besondere Eigenschaften der Zellen (auffallende Grösse und Protoplasmareichthum des vorderen Körperpoles vorbereitet. Später bildet sich eine schärfere Abgrenzung dieser Stelle, da die höheren cylindrischen Zellen sich von den überaus flachen Zellen des Scheitelfeldes wohl unterscheiden (Fig. 20).

Dann erst wird das Ektoderm an dieser Stelle mehrschichtig (Fig. 21 und 22) und wir können nun diese Bildung als Scheitelplatte bezeichnen; es liegt nun thatsächlich eine Ganglienanlage da vor, durch die Mehrschichtigkeit eine Trennung in eine nervöse und eine Epithellage eingeleitet ist.

Wir sind jetzt bei jenem Stadium angelangt, welches ich als Trochophora bezeichne, jene Larve, die in den mannigfachen Eigenthümlichkeiten ihres Baues und ihrer Organe einen wohlcharakterisirten Typus zeigt.

Die Uebereinstimmung der vorliegenden Trochophora von Teredo mit jener vom Polygordius ist, wie wir noch weiter ausführen werden, eine so weitgehende, dass die Beziehung auf eine gemeinschaftliche Ahnenform kaum mehr im Zweifel gezogen werden kann.

Doch müssen wir auch einen überaus wichtigen Unterschied constatiren, der an der Trochophora der Muschel sogleich in's Auge fällt und auch mit den meisten übrigen Modificationen derselben im engeren Zusammenhang steht. Es ist dies das Vorhandensein der Schale.

Wir haben hier ein schönes Beispiel der vorzeitigen Differenzirung eines solchen Organes, welches im Typus des entwickelten Thieres eine grosse Rolle spielt.

Die gemeinschaftliche Urform der Mollusken und Würmer, das Trochozoon, war unbeschalt; ja ich glaube, dass die Verwandtschaft der Mollusken und Anneliden sich sogar noch auf ein späteres selbstverständlich schalenloses phylogenetisches Stadium erstreckt, wie wir weiterhin bei Betrachtung der ventralen Ganglienanlage erörtern wollen. In der Ontogenie aber finden wir nicht nur das Trochophorastadium mit der Schale versehen, sondern die Schalenbildung ist in der Entwicklung noch viel weiter zurückverlegt und tritt schon bald nach der Oesophagusbildung auf.

Dasselbe vorzeitige Auftreten der Schalenbildung finden wir bei allen Mollusken.

Auch in Bezug auf die besonderen Eigenthümlichkeiten der Schalenbildung, das Auftreten einer drüsenähnlichen Einsenkung, die sich später wieder verflacht, schliessen sich die Muscheln den

übrigen Mollusken an; auch ist hier hervorzuheben, dass, wie die Schalendrüse, so auch die erste Anlage der Schale selbst ein unpaares Gebilde ist.

Die typische Uebereinstimmung in der Bildung der Schale bei allen Mollusken, sowohl in Bezug auf den Ort als auch die Zeit des Auftretens und die besonderen Eigenthümlichkeiten der Bildung, ist mit eines der gewichtigsten Argumente für die, neuerdings von v. Ihering so energisch bekämpfte, Theorie der monophyletischen Abstammung der Mollusken.

Wir finden also das Trochophorastadium der Muschel schon mit einer Schale versehen, und zwar mit einer echten zweiklappigen Muschelschale. Durch diese Schale sind auch die charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Muschel-Trochophora bedingt: die äussere Körperform ist seitlich comprimirt; die schalentragende Rückenfläche des Rumpfes zeigt eine überwiegende Ausdehnung; ventralwärts hat sich ebenfalls im Zusammenhange mit der Schalenbildung die Mantelduplicatur zu bilden begonnen. Neben dem dorsalen und ventralen Längsmuskel finden sich kürzere secundäre Muskeln; alle diese Muskeln treten mit ihrer hinteren Insertion zur Schale in nähere Beziehung.

Im Uebrigen zeigt die Trochophora der Muschel die weitgehendste Uebereinstimmung im Bau und Anordnung ihrer mannigfaltigen Organe mit dem entsprechenden Entwicklungsstadium von Polygordius.

Wir finden die Gliederung in Kopf und Rumpf. In der Mitte des Scheitelfeldes liegt die Scheitelplatte, von dieser strahlt gegen den präoralen Wimperkranz ein peripheres Nervensystem aus (Fig. 23).

Die Epithelzellen, die den doppelreihigen präoralen Wimperkranz, die adorale Flimmerrinne und den postoralen Wimperkranz bilden, zeigen im Bau und Anordnung eine überraschende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Gebilden der Polygordiuslarve.

Die Mesodermgebilde stehen sämmtlich in Beziehung zur Leibeswand und dem ektodermalen Oesophagus; die entodermalen Darmabschnitte sind muskellos. Die Leibeshöhle ist, wie bei der Trochophora von Polygordius als primäre Leibeshöhle zu bezeichnen. Wir finden auch hier die einzelnen Gebilde, die wir bei der Polygordiuslarve kennen lernten, wieder. Den ventralen Längsmuskel, der wenigstens mit einem Theile seiner vorderen Insertionen zur Scheitelplatte in Beziehung tritt; den dorsalen Längsmuskel; die Dilatatoren des Oesophagus; einen Kranz von Mesodermzellen, die sich zu Muskeln des präoralen Wimperkranzes ausbilden; dann die

Kopfniere (Urniere), die in Bau und Lagerung das typische Verhalten zeigt.[1])

Im Rumpfabschnitt die undifferenzirten Mesodermstreifen, die mit den zwei grossen dicht vor dem After befindlichen Mesodermzellen endigen.

Die Lage von Mund und Afteröffnung und der ektodermale Vorderdarm zeigen die grösste Uebereinstimmung mit der Annelidenlarve. Der Mitteldarm ist wohl bei der Teredolarve weiter differenzirt als bei der Polygordiuslarve. Ueber die Vergleichung der Endabschnitte des Darmes können wir, wie schon erwähnt, noch kein sicheres Urtheil fällen.

Die grosse Uebereinstimmung der Trochophora von Teredo mit jener von Polygordius ist von höchster Wichtigkeit. Es erhält hiedurch die Vergleichung der letzteren mit den Trochophorastadien auch der anderen Molluskenlarven eine sicherere Basis.

Bei Betrachtung der weiteren Stadien werden wir namentlich durch die eigenthümliche Entstehung des ventralen Ganglions zu der Frage gedrängt, die von den Autoren in neuerer Zeit vielfach angeregt wurde: ob die Mollusken nicht auch über das Stadium der Trochophora hinaus mit den Anneliden übereinstimmen.

---

[1]) Die ebenfalls als Kopfniere zu bezeichnende Urniere der Süsswasserpulmonaten wurde zuerst von Fol als solche erkannt (Rabl hatte sie früher als Anlage des Nervensystems gedeutet), später von Bütschli und neuerdings von Rabl genauer untersucht. Rabl wies ihre Entstehung aus dem Mesoderm und den eigenthümlichen histologischen Bau nach. In Betreff der Deutung der Theile kann ich mich Rabl nicht anschliessen; der ventralwärts, gegen den Fuss gerichtete Schenkel des winkelig gebogenen Urnierencanales ist jedenfalls dem Anführungsgange der Kopfniere bei Polygordius zu vergleichen, wie aus der Lage der Ausmündungsöffnung sowohl bei Polygordius als auch bei Teredo hervorgeht. Bütschli äussert sich: „In dieser Röhre vermuthet man sogleich den Ausführungsgang des Apparates. Ich habe jedoch vergeblich nach einer Oeffnung dieses Ganges auf der Aussenfläche des Embryo gesucht.“ Auch Rabl gibt an, dass eine äussere Mündung der Urniere fehle. Dieser Mangel einer äusseren Oeffnung ist jedenfalls sehr auffallend (ich möchte die Hoffnung noch nicht aufgeben, dass eine solche doch noch aufgefunden werde), umsomehr als das Organ keineswegs, wie Rabl will, als rudimentär und nicht mehr functionirend aufgefasst werden kann. Denn, wie Bütschli hervorgehoben hat, sind die Wandungen des Mittelstückes von gelben Körnchen reichlich erfüllt (Harnconcremente) und auch die lebhafte Flimmerung und die bedeutende Ausdehnung des Organs sprechen gegen die Deutung desselben als rudimentäres Gebilde. Auch ist aus den Angaben Rabl's zu ersehen, dass dieses Organ erst dann sich rückbildet, wenn die definitive Niere zu functioniren beginnt, so wie dies auch bei der als Urniere dienenden Kopfniere von Polygordius und namentlich auch bei derjenigen von Echiurus (vergl. die folgende Abhandlung dieser Zeitschr.) der Fall ist.

Wir wollen zunächst nur die Beziehungen zwischen den Muscheln und Anneliden in's Auge fassen und weiterhin erst erörtern, inwiefern sich die hier gewonnenen Ergebnisse auf die gesammten Mollusken anwenden lassen.

Die Entwicklung des ventralen Ganglions geht der Fussbildung voraus. Es scheint mir hierin bei den Muscheln das ursprünglichere Verhältniss erhalten zu sein, während bei den mehr zusammengezogenen Entwicklungen der übrigen Mollusken die Fussbildung durch eine schon sehr frühzeitig auftretende Hervorwölbung der ventralen Rumpfregion vorbereitet wird.

Die Anlage des ventralen Ganglions von Teredo stimmt nun, vor allem in Bezug auf die Lage, mit dem Bauchstrang der Anneliden auffallend überein. Auch scheint eine mediane Einstülpung bei der Bildung der die Ganglienanlage repräsentirenden Ektodermverdickung aufzutreten.

Insoweit wäre also eine Vergleichung dieser Gebilde gestattet. Wir müssen uns aber weiter die Frage stellen, ob die ventrale Ganglien-Anlage der Muschel entsprechend derjenigen der Anneliden an einem metamer gegliederten Rumpfe entstehe und demgemäss als metamerisches Gebilde aufzufassen sei? Die Entwicklungsgeschichte gibt uns hierauf eine verneinende Antwort. Wir können bei Teredo weder an den Mesodermstreifen, von welchen ja bei den Anneliden die Gliederung des Rumpfes ihren Ausgang nimmt, noch an den übrigen Anlagen des Rumpfes eine Andeutung einer Metamerenbildung finden. Wohl können wir aber einen Gegensatz des vorderen Rumpfabschnittes, an welchem das Bauchganglion entsteht, gegen den hinteren Abschnitt constatiren, der auch in der Entwicklung der Mesodermstreifen seinen Ausdruck findet. Die Vergleichung des letzteren mit dem Endsegmente der Anneliden ist naheliegend, doch glaube ich, dass wir in dieser schwierigen Frage mit unserem Urtheile noch zurückhalten sollen, bis uns weitere aufklärende Beobachtungen vorliegen.

Dies aber steht fest, dass wir jenen Rumpfabschnitt, an welchem das ventrale Ganglion sich entwickelt, als ungegliedert betrachten müssen.

Wenn wir daher das ventrale Ganglion der Anneliden und Muscheln mit einander vergleichen wollten, so müssten wir dies in der Weise thun, dass wir Anneliden und Mollusken von einem gemeinschaftlichen ungegliederten Stadium ableiten, welchem schon eine ventrale Ganglienanlage eigenthümlich war.

Man könnte allerdings auch behaupten, dass eine bei der Stammform vorhandene Metamerie des Rumpfes bei den Muscheln wieder so weit rückgebildet worden sei, dass auch in der Ontogenie keine Andeutung derselben sich mehr fände; doch wäre eine solche Annahme eine sehr willkürliche und wird als eine nur ferne Möglichkeit ganz in den Hintergrund treten.

Wir werden uns nun fragen, inwieweit die hier gewonnenen Ergebnisse auf die übrigen Mollusken anzuwenden seien.

Gehen wir zunächst von dem Standpunkte der Theorie der monophyletischen Entwicklung der Mollusken aus.

Diese Theorie ist durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte wohl begründet.

Die Entwicklungs- und Organisations-Verhältnisse aller Mollusken zeigen ein so einheitliches Gepräge, dass es kaum begreiflich erscheint, dass man neuerdings so entschieden gegen diese Theorie auftreten konnte.

Die neuerdings von v. Ihering entdeckte Strickleiterform des Fussganglion bei Chiton, Fissurella etc. möchten wir nicht als den Ausdruck eines metamerischen Baues auffassen, sondern als eine neu auftretende Erscheinung, die durch Längsstreckung und seitliches Auseinanderweichen der ventralen Ganglientheile bedingt ist.

Wir könnten uns die phyletische Entwicklung etwa folgendermassen vorstellen.

Zu den Organen des Trochozoon (entsprechend dem Trochophorastadium) kommen zunächst das ventrale Ganglion des Rumpfes mit Gehörbläschen, die paarigen Rumpfnieren, welche mit offenen Wimper-Trichtern in der secundären Leibeshöhle (speciell bei den Mollusken, in dem als Pericardialhöhle gesonderten Abschnitt der Leibeshöhle) beginnen, und das dorsale Herz. Diese Organe charakterisiren jene phylogenetische Form, von welcher sowohl die Mollusken als auch die Anneliden abstammen.[1]) Bei der Urform der Mollusken treten noch weiterhin als charakteristische Organe die Leberausstülpungen des Magens, die an der Rückenseite des Rumpfes gelegene Schale, Manteldupliatur, muskulöser Fuss und primäre Kiemen auf.

Erst nach dem Auftreten des Fusses wird phylogenetisch die freischwimmende Lebensweise aufgegeben und mit Rückbildung des Velums die Körperform wesentlich verändert.

---

[1]) Diese Form würde auch den Ausgangspunkt für die Brachiopoden, Sagitta, — überhaupt alle ungegliederten Bilaterien, die ein ventrales Ganglion besitzen — bilden.

Wenn wir alle Mollusken von dieser gemeinsamen ungegliederten Urform ableiten, so werden wir zunächst jene Strickleiterform des ventralen Ganglions, die neuerdings von v. Ihering bei Chiton, Fissurella, Haliotis entdeckt wurde, nicht als den Ausdruck einer früheren Gliederung ansehen.

Ferner werden wir das seitliche Auseinanderrücken der Pedalganglien, welches namentlich bei den Nudibranchiaten einen höheren Grad zeigt, als ein secundäres Verhalten betrachten, und umsomehr die Annäherung der Pedalganglien an das obere Schlundganglion und die endliche Verschmelzung mit demselben zu einer einzigen Ganglienmasse (Tethys) als die weitgehendste Modification des ursprünglichen Typus betrachten. Wir schliessen uns hierin ganz den trefflichen Ausführungen Gegenbaur's an; er äussert sich schliesslich über das Nervensystem von Tethys mit den Worten: „Damit wird ein anscheinend niederer Zustand erreicht, aber der nicht als Ausgangspunkt, sondern als das Ende einer Reihe von Differenzirungen betrachtet werden muss, ähnlich wie solche Befunde auch bei den Arthropoden vorhanden sind.“ [1])

Die Entwicklungsgeschichte muss die sichere Entscheidung darüber bringen, ob die monophyletische Theorie richtig ist, oder die von v. Ihering aufgestellte polyphyletische Theorie der Mollusken.

Nach unseren Voraussetzungen müsste bei allen Mollusken das ventrale Ganglion von einer Ektodermverdickung an der ventralen Rumpfregion seine Entstehung nehmen (bei den höheren Mollusken ist es vielleicht schon in der Anlage in zwei seitliche Massen geschieden) und die seitlichen Theile desselben würden bei der Nudibranchiaten erst secundär im weiteren Verlaufe der Ontogenie gegen das von der Scheitelplatte aus gebildete obere Schlundganglion vorrücken.

Nach der Theorie von v. Ihering müsste man aber consequent annehmen, dass bei den Platycochliden v. Iherings sowohl das obere Schlundganglion als auch die Pedalganglien aus dem Materiale der Scheitelplatte sich differenziren.

Ich will hier ausdrücklich hervorheben, dass die bis jetzt vorliegenden Angaben über Entwicklung der Pedalganglien bei „Platycochliden“ gerade für die v. Ihering'sche Ansicht sprechen. Es ist hier die Darstellung Fol's über Pteropoden und die Rabl's über Entwicklung von Planorbis zu nennen. [2])

---

[1]) Grundr. d vergl. Anat. 2. Auflage, p. 369.

[2]) Von den Angaben Bobretzky's, der das Centralnervensystem überhaupt vom Mesoderm ableitet, müssen wir vorderhand absehen.

Wir haben nun die präcise Fragestellung für weiter ontogenetische Untersuchungen gewonnen, und von diesen müssen wir die Entscheidung erwarten.

Nachschrift.

Nachdem diese Arbeit dem Drucke übergeben war, erschien eine ausführliche Arbeit von Fol über die Entwicklung der Pulmonaten (Arch. Zool. Exper. T. VIII. p. 103—232), die hier nicht mehr berücksichtigt ist.

Fol schliesst sich den in meiner Arbeit über Annelidenentwicklung ausgesprochenen Ansichten über die Trochophora in den meisten Punkten an. Seine Ansicht über die Gliederung des Molluskenkörpers ist von meiner abweichend. Er vergleicht das Molluskenindividuum dem blossen Kopfsegmente der Annelidenlarve. Dem gegenüber halte ich an meiner wohlbegründeten Ansicht fest, dass die ganze Larve zu vergleichen sei und dass auch am Molluskenkörper der Gegensatz von Kopf und Rumpf ausgeprägt sei (Kopfniere — Rumpfniere, etc.).

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren auf Taf. I—III sind mittelst Camera lucida entworfen und die Vergrösserung aller Figuren ist $\frac{445}{1}$.

Allgemeine Figurenbezeichnung.

A After.
an Animaler Pol.
d l m Primärer dorsaler Längsmuskel.
dors Rückenseite.
Ek Ektoderm.
En Entoderm.
F Fuss.
FR Adorale Flimmerrinne.
G Anlage des ventralen Ganglion.
H Hinterer Körperpol (Mesodermpol).
J H Darmhöhle.
k Kiemenanlage.
kh Wandung der Kiemenhöhle.
ksp I Erste Kiemenspalte.
ksp II Zweite Kiemenspalte.
LH Leibeshöhle (primäre).
Lz Leberzellen.
M Urzellen des Mesoderms, in späteren Stadien hintere Polzellen.
m Mesodermzellen, Muskeln.
m F Mesodermmasse des Fusses.
m F* Grosse Mesodermzelle, die jederseits am Hinterende des Fusses liegt.
Mz Magenzellen.
N Urniere (Kopfniere der Trochophora).
O Mund.
Oes Oesophagus.
S Schale.
Sdr „Schalendrüse".
Sp Scheitelplatt.
Sp R Scheitelplattenrand.
V Vorderer Körperpol (Scheitelpol).
veg Vegetativer Pol.
vlm primärer ventraler Längsmuskel.
ventr Bauchseite.
Wkr Präoraler, doppelreihiger Wimperkranz.
wkr postoraler Wimperkranz.
x Nervenähnliches Gebilde, das an den ventralen Längsmuskel herantritt.

Taf. I.

Fig. 1. Noch nicht ganz ausgereiftes Eierstocksei.

Fig. 2. Ungefurchtes Stadium (aus der Kieme des Mutterthieres) mit Richtungskörper, der Zellkern ist am lebenden Objecte kaum wahrzunehmen.

Fig. 3. Zweizelliges Stadium, von der Seite gesehen; die vordere kleine Furchungszelle liefert nur Ektodermgebilde (Scheitelfeld), die hintere grössere Zelle enthält Ektoderm, Mesoderm- und Entodermelemente.

Fig. 4. Dreizelliges Stadium, ein wenig seitwärts gedreht; die vordere Furchungskugel hat sich durch eine mediane Furche in zwei Zellen getheilt.

Fig. 5. Vierzelliges Stadium, von der Seite gesehen; von der grossen Furchungskugel hat sich wieder eine unpaare Ektodermzelle gesondert.

Fig. 6. Fünfzelliges Stadium, vom Rücken gesehen; vier helle Ektodermzellen.

Fig. 7. Siebenzelliges Stadium, von der Seite gesehen; sechs Ektodermzellen.

Fig. 8. A. Elfzelliges Stadium, von der Seite gesehen; zehn Ektodermzellen. Die grosse Zelle enthält jetzt nur noch Mesoderm- und Entodermelemente.

Fig. 8. B. Dasselbe Stadium im optischen Medianschnitt.

Fig. 9. Weiteres Stadium, am hinteren Pole haben sich die zwei Urzellen des Mesoderms gesondert.

A. Optischer Medianschnitt.

B. Derselbe Embryo von der Bauchseite gesehen.

C. Derselbe Embryo von der Rückenseite gesehen.

Fig. 10. Weiteres Stadium, mit zwei Entodermzellen.

A. Optischer Medianschnitt, doch ist die Grenze der Ektodermkappe an der Oberfläche eingezeichnet.

B. Derselbe Embryo von der Bauchseite gesehen.

C. Derselbe Embryo von der Rückenseite gesehen.

Fig. 11. Weiteres Stadium; die Mesodermzellen sind schon ganz vom Ektoderm überwachsen.

A. Von der Bauchseite gesehen.

B. Tiefere Einstellung, optischer Frontalschnitt.

C. Von der Rückenseite gesehen.

Fig. 12. Etwas weiter entwickeltes Stadium.

A. Im optischen Medianschnitt.

B. Derselbe Embryo von der Seite gesehen.

Fig. 13. Weiteres Stadium, wo die Ektodermschichte vollkommen geschlossen ist, im optischen Medianschnitt.

Fig. 14. Oesophagus (Oes), Leibeshöhle und zarter, doppelreihiger, präoraler Wimperkranz (Wkr) sind aufgetreten.

A. Von der Seite, B. vom Bauche gesehen.

Fig. 15. Weiteres Stadium mit flimmerndem Oesophagus und einigen zarten Wimpern in der Nähe des Hinterendes; von der Seite gesehen.

Taf. II.

Fig. 16. Weiteres Stadium von der Seite gesehen; die „Schalendrüse" (Sdr) beginnt sich einzustülpen.

Fig. 17. Weiteres Stadium; die „Schalendrüse" hat den höchsten Grad der Einstülpung erreicht.

A. Von der Seite, B. vom Rücken gesehen.

Fig. 18. Weiteres Stadium; der Oesophagus ist in den Mitteldarm durchgebrochen, die Mesodermzellen haben sich vermehrt; die „Schalendrüse" hat sich wieder ausgebreitet.

A. Von der Seite, B. vom Rücken, C. vom Bauch gesehen.

Fig. 19. Weiteres Stadium von der Seite gesehen.

Fig. 20. Scheitelplatte (Sp), ventraler (vlm) und dorsaler (dlm) Längsmuskel, sowie die Analeinstülpung (A) sind aufgetreten.

Fig. 21. Weiteres Stadium im ausgestreckten Zustand; über den vorderen Rand der Schale hat sich seitlich eine Ektodermfalte gelegt.

Fig. 22. Weiteres Stadium mit rundlichem Umriss der Schale.

Fig. 23. Weiteres Stadium; es ist nur der Kopf- und die Bauchregion gezeichnet. An der sehr stark vorgestreckten präoralen Region sieht man die Nerven des Scheitelfeldes, die vom Rande der Scheitelplatte ausgehen; auch die zarten Längsmuskeln die unterhalb des präoralen Ringwulstes liegen, sind eingezeichnet.

Fig. 24. Weiteres Stadium von der Seite gesehen. Es sind blos die Mesodermgebilde der rechten Körperseite eingezeichnet und ein paar verästelte Mesodermzellen des Scheitelfeldes, die unpaar sind; doch sind zahlreiche verästelte Mesodermzellen, die der Seitenfläche angehören, theils in der Region des Kopfes, theils in der Region der Schale, der Einfachheit wegen nicht eingezeichnet worden.

Fig. 24. B. Bauchregion derselben Larve, mit genauerer Berücksichtigung der Kiemenleiste (k).

Fig. 24. C. Scheitelpatte desselben Stadiums im optischen Frontalschnitt.

Taf. III.

Fig. 25. Bauchregion einer älteren Larve. Das Bauchganglion hat sich schon vom Ektoderm abgegrenzt, die Fussregion beginnt sich gegen die hintere Bauchregion abzusetzen.

Fig. 26. Bauchregion eines weiteren Stadiums; Fussregion scharf abgesetzt, das Bauchganglion beginnt in die Tiefe zu rücken; erste Kiemenspalte in Bildung begriffen, zweite angedeutet.

Fig. 27. Bauchregion eines weiteren Stadiums; der Fuss bildet schon eine charakteristische Hervorragung; erste Kiemenspalte weiter entwickelt, zweite in Anlage; zwischen Kieme und Schale hat sich eine tiefe taschenförmige Einstülpung gebildet (kh).

Fig. 28. Kiemenregion und Fuss einer noch älteren Larve. Die erste Kiemenspalte ist schon mit Wimpern versehen.

Fig. 29. Kieme einer Larve, die nahe am Ausschwärmen ist.

Fig. 30. Optischer Längsschnitt der Scheitelplatte einer Larve vom Stadium der Fig. 23. Osmium-Picrocarmin-Präparat.

Fig. 31. Wimperkranzregion desselben Präparates.

A. Im optischen Durchschnitt (Rückenlinie).

B. Von der Fläche gesehen (Seitenfläche).

Fig. 32. Querschnitt einer Larve vom Stadium der Fig. 24. Die Schnittebene geht ventral durch das Ganglion, dorsal trifft sie die Oberfläche eine Strecke hinter den Wimperkränzen.

Fig. 33. Querschnitt durch Fuss und Kiemenlamelle vom Stadium der Fig. 26.

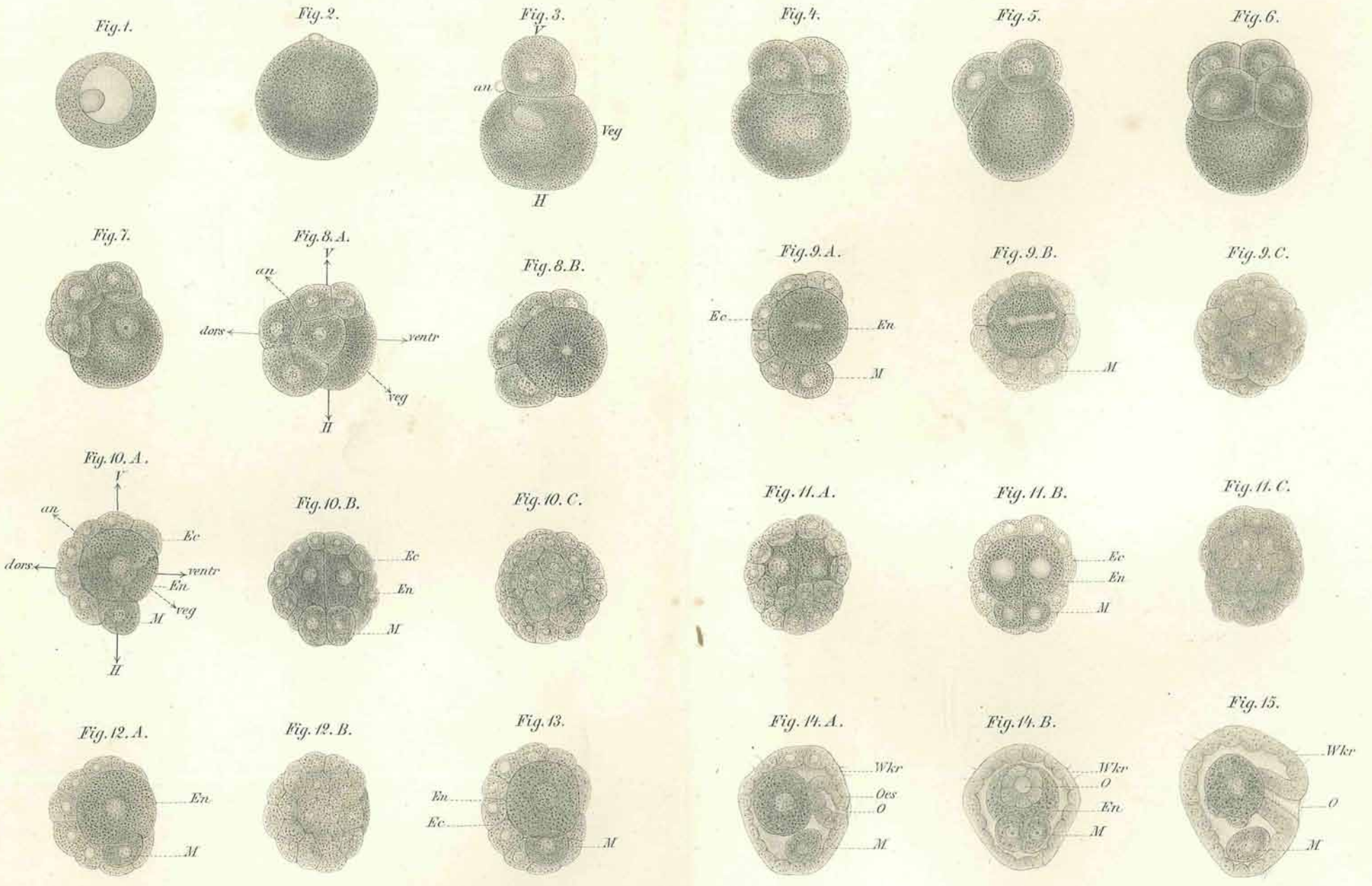


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
V
an
Veg
H
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8. A.
V
an
dors
ventr
veg
H
Fig. 8. B.
Fig. 9. A.
Ec
En
M
Fig. 9. B.
M
Fig. 9. C.
Fig. 10. A.
V
an
Ec
dors
ventr
En
veg
M
H
Fig. 10. B.
Ec
En
M
Fig. 10. C.
Fig. 11. A.
Fig. 11. B.
Ec
En
M
Fig. 11. C.
Fig. 12. A.
En
M
Fig. 12. B.
Fig. 13.
En
Ec
M
Fig. 14. A.
Wkr
Oes
O
M
Fig. 14. B.
Wkr
O
En
M
Fig. 15.
Wkr
O
M

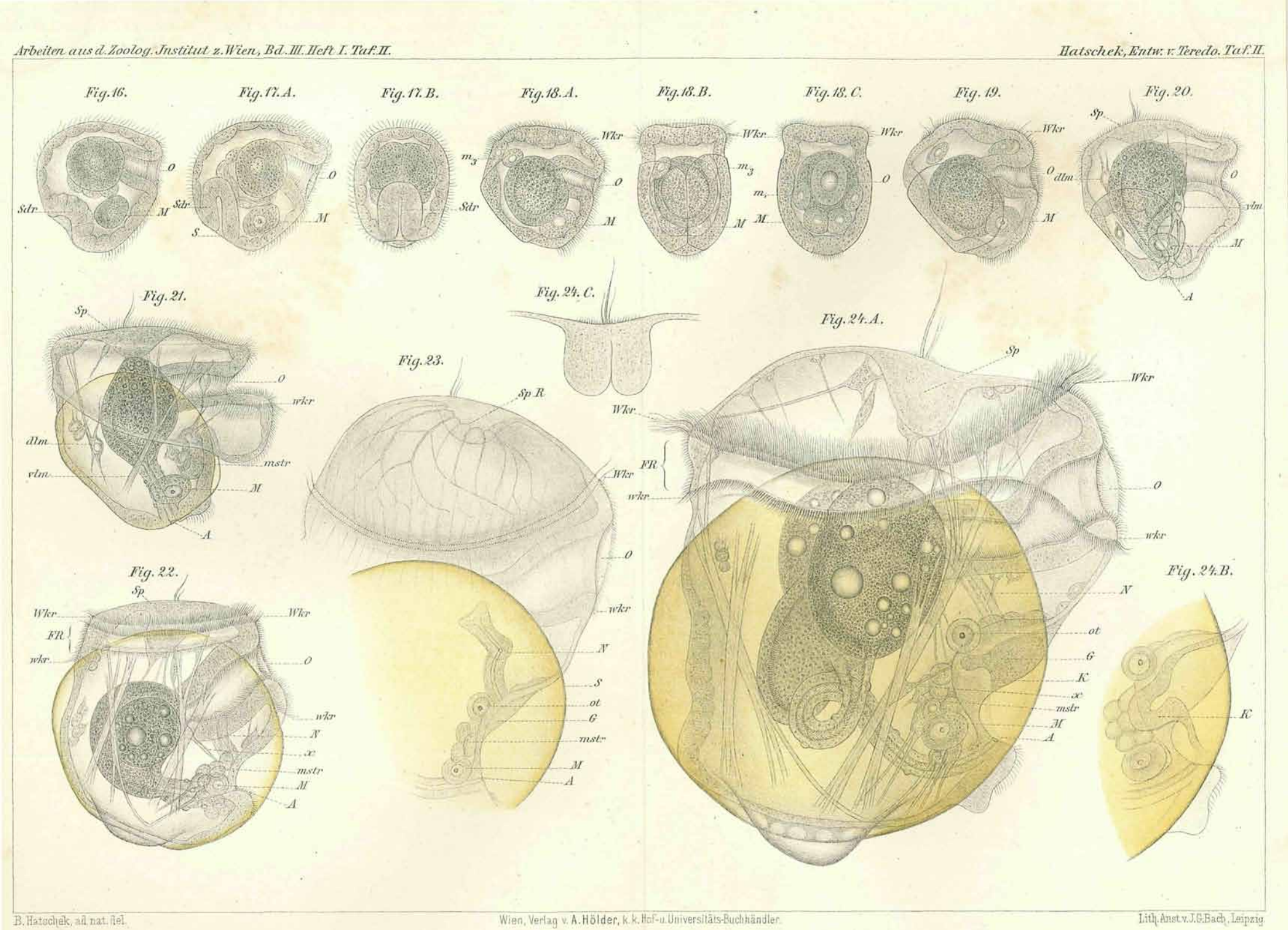


Fig. 16.
O
Sdr
M
Fig. 17. A.
O
Sdr
M
S
Fig. 17. B.
Sdr
Fig. 18. A.
Wkr
m_3
O
M
Fig. 18. B.
Wkr
m_3
m_1
M
M
Fig. 18. C.
Wkr
O
Fig. 19.
Wkr
O
dlm
M
Fig. 20.
Sp
O
vlm
M
A
Fig. 21.
Sp
O
wkr
dlm
mstr
vlm
M
A
Fig. 22.
Sp
Wkr
Wkr
FR
wkr
O
wkr
N
x
mstr
M
A
Fig. 23.
Sp R
Wkr
O
wkr
N
S
ot
G
mstr
M
A
Fig. 24. C.
Wkr
Fig. 24. A.
Sp
Wkr
FR
wkr
O
wkr
N
ot
G
K
x
mstr
M
A
Fig. 24. B.
K

Fig. 25.

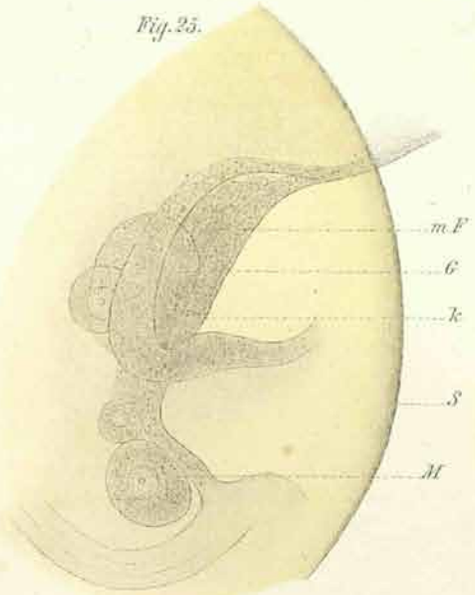


Fig. 26.

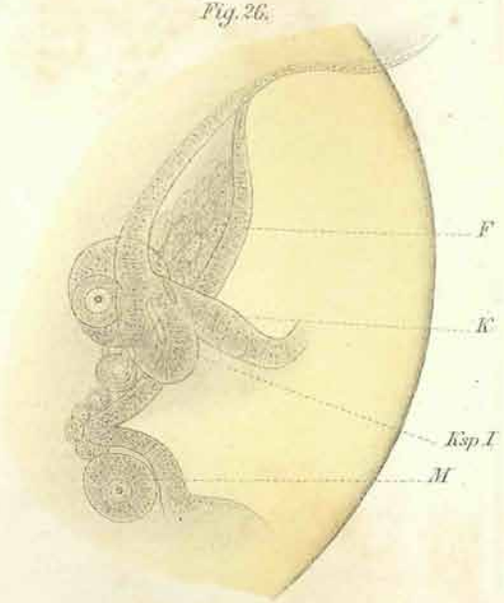


Fig. 27.

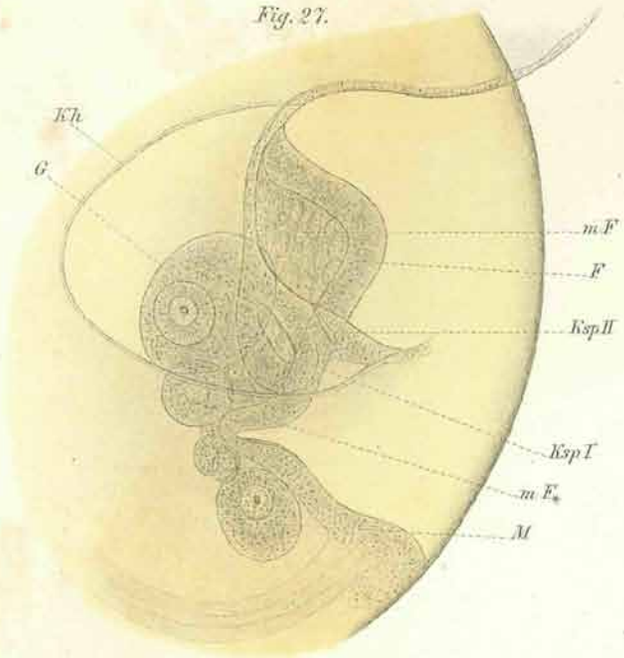


Fig. 29.

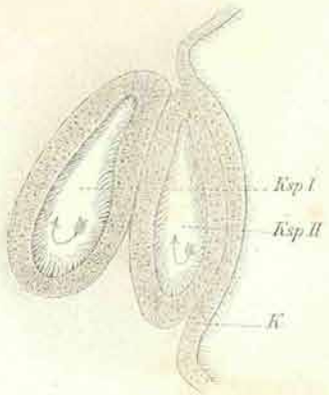


Fig. 30.

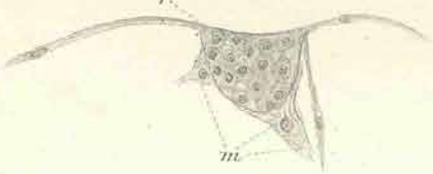


Fig. 32.

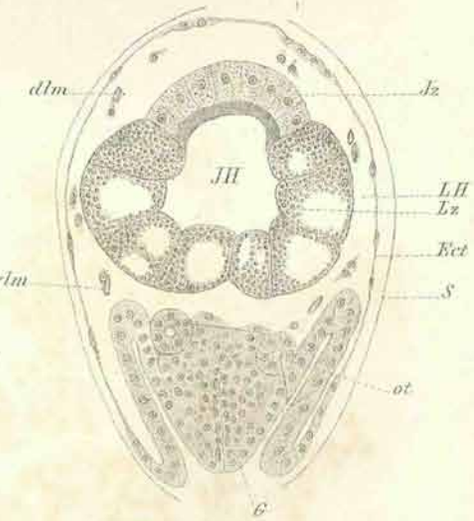


Fig. 33.

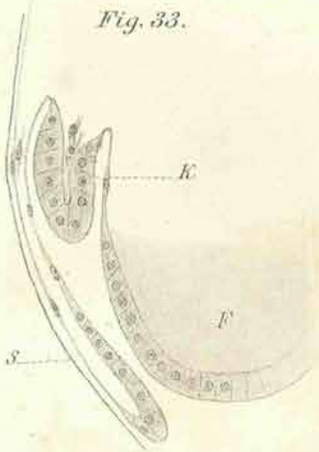


Fig. 28.

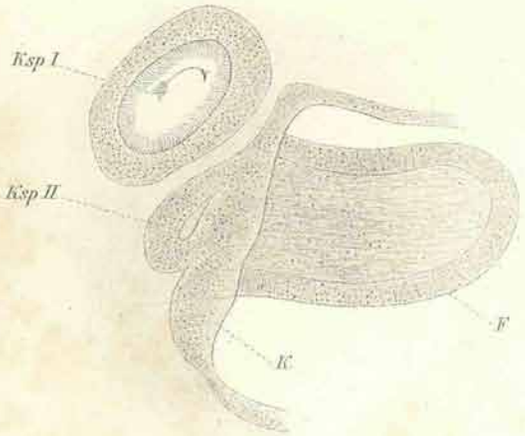
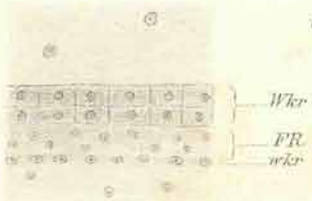


Fig. 31. A.

Fig. 31. B.



B. Hatschek del.

Wien, Verlag v. A. Hölder, k. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: 3_1

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. (Tafeln I-III) 1-44