

Entwicklungsgeschichtliche Beiträge.

Von

O. Bütschli,

Docent am Polytechnikum zu Karlsruhe.

Mit Tafel XV—XVIII.

Die in Folgendem in Kürze zu schildernden Untersuchungen wurden hauptsächlich in der Absicht angestellt, über das Schicksal der Einstülpungsöffnung der sog. Gastrulaformen etwas Näheres und Bestimmteres zu erfahren. Wie die nachstehenden Schilderungen zeigen werden, glückte dies nur bei *Paludina vivipara* vollständig, während, wegen der Eigenthümlichkeiten des Entwicklungsganges, bei *Nephele* bis jetzt keine völlige Sicherheit über die Bedeutung des Blastoporus zu erreichen war.

I.

Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara* Müll.

Mit Tafel XV und XVI.

Die Entwicklungsgeschichte der *Paludina vivipara* wurde zuerst im Jahre 1850 durch die Untersuchungen von FR. LEYDIG in vortrefflicher Weise aufgeklärt¹⁾. In dieser Arbeit von LEYDIG erhielten wir über die allmähliche Heranbildung der einzelnen Organe und die Entstehung der gesammten Körperform in vieler Hinsicht so ausreichende

1) LEYDIG, FR., Ueber *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur näheren Kenntniss dieses Thieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Diese Zeitschr., Bd. II, p. 425—497.

Angaben, dass auch die Forschung unsrer Tage die LEYDIG'schen Beobachtungen nur im Allgemeinen zu erweitern und in einzelnen Puncten zu verbessern vermag.

Im Jahre 1875 erschien dann eine kleine Arbeit von E. RAY LANKESTER¹⁾, in welcher derselbe hauptsächlich das Schicksal der bei *Paludina* sehr deutlichen Gastrulaöffnung klarzulegen suchte, und zu dem Schlusse gelangte, dass dieselbe bei diesem Gastropoden sehr wahrscheinlich direct in die Afteröffnung übergehe. Die nicht geringe Wichtigkeit einer sicheren Entscheidung dieser Frage, gegenüber den widersprechenden Resultaten andrer Forscher bei andren Gastropoden, bestimmte mich, auch meinerseits die Entwicklung der *Paludina* einer Inspection zu unterziehen. Die Resultate, zu welchen mich die im Sommer des Jahres 1876 angestellten Untersuchungen führten, stellte ich in Kürze in einer kleinen Mittheilung in Bd. XXVII dieser Zeitschrift, p. 518—521, dar.

Gleichzeitig hatte auch E. RAY LANKESTER die Untersuchung desselben Objectes wieder aufgenommen, und die Gastrulabildung nebst den sich anschliessenden Vorgängen ausführlicher dargestellt²⁾. Da die von mir erhaltenen Resultate nicht in allen Puncten mit den Angaben LANKESTER's übereinstimmen, so halte ich eine ausführlichere Darstellung derselben wohl für gerechtfertigt, werde mich jedoch, in Anbetracht der schon vorliegenden Mittheilungen, möglichst kurz fassen.

Den eigentlichen Furchungsprocess, habe ich nur in sehr unzureichender Weise zu verfolgen vermocht, da nur wenige Stadien desselben zu meiner Beobachtung gelangten. Jedenfalls gleicht sich auch hier, ähnlich wie bei *Limnaeus* oder den Heteropoden (nach den FOL'schen Untersuchungen), die anfängliche Ungleichheit der Furchungskugeln bald aus, indem die vier grösseren Furchungskugeln sich rasch vermehren. Auf den späteren Stadien der Furchung, wo der Dotter in einen Haufen (*Morula*) ziemlich gleich grosser Furchungszellen zerfallen ist (vergl. LEYDIG, l. c., Tafel XI, Fig. 5 und 6, und RAY LANKESTER, Tafel XXV, Fig. 3), habe ich im Gegensatz zu RAY LANKESTER keine Furchungshöhle beobachtet, und der weitere Verlauf der Entwicklung, die Gastrulabildung, wie ich sie fand, macht es auch sehr unwahrscheinlich, dass sich eine so weite und grosse Furchungshöhle finden sollte, wie dies LANKESTER, obwohl mit einigem Vorbehalt, angiebt, und auf Taf. XXV, Fig. 3 darstellt. Ich will hier noch hervorheben, dass schon sehr früh-

1) RAY LANKESTER, E., On the invaginate Planula, or Diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Quart. j. of microscop. science N. s. Vol. XV. 1875. p. 459—466.

2) RAY LANKESTER, E., On the coincidence of the Blastoporus and Anus in *Paludina vivipara*. Qu. journ. of microsc. science. N. s. Vol. XVI. p. 377—386. T. XXV.

zeitig die gelben Dotterkörnchen in den Furchungszellen eine ungleichmässige Vertheilung zeigen. So fand ich, dass, auf dem Stadium mit vier gleich grossen Furchungszellen, das an den animalen Pol (Austrittspol der Richtungsbläschen) stossende Drittel derselben fast frei von solchen gelben Dotterkörnchen war, wogegen dieselben sich in den übrigen zwei Dritteln angehäuft hatten. Auf späteren Furchungsstadien zeichnen sich die an jenem animalen Pol entstandenen Zellen, die zukünftigen Ectodermzellen, dementsprechend durch ihren geringen Gehalt an solchen Dotterkörnchen aus, während letztere sich hingegen in den zukünftigen Entodermzellen sehr reichlich finden. Ich hebe dieses Verhalten hauptsächlich deshalb hervor, weil R. LANKESTER im Gegensatz hierzu die gelben Körnchen gleichmässig in den Zellen des Morulastadiums vertheilt sein lässt.

Als erste Anzeichen der Gastrulabildung trifft man nun Zustände, wo sich der ursprünglich ziemlich kuglige Zellhaufen mehr abgeplattet hat, so dass der Embryo im Profil betrachtet eine nahezu nierenförmige Gestalt besitzt (Fig. 4). Ectoderm und Entoderm lassen sich gut unterscheiden, da das erstere, wie schon gesagt, zum grossen Theil wegen Mangels der gelben Dotterkörnchen sehr hell erscheint, während die Zellen des Entoderms solche gelbe Körnchen in reichlicher Menge enthalten, und daher ein viel dunkleres Aussehen besitzen. Dieses Stadium mit beginnender Invagination, auf welchem sich eine Furchungshöhle höchstens als ein sehr enger Spaltraum zwischen den beiden Keimblättern nachweisen lässt, stimmt fast völlig mit den durch FOL¹⁾ beschriebenen ähnlichen Stadien von *Firoloides* überein (vergl. s. Fig. 5, 7 und 8, Pl. 4).

Ueber den ferneren Verlauf der Einstülpung geben die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Entwicklungszustände Aufschluss, aus denen zunächst wieder hervorgeht, dass von einer eigentlichen Furchungshöhle, wie dieselbe R. LANKESTER auf entsprechenden Stadien abbildet, keine Rede ist, und dass ferner, wie aus Fig. 3 und ähnlichen mehrfach gesehenen Zuständen, aber auch LANKESTER's Fig. 4 und 5 hervorgeht, die Richtungsbläschen hier, genau wie bei der Invagination der Heteropoden nach FOL, ursprünglich der Einstülpungsöffnung direct gegenüber liegen, ein Punct, der es ausser Zweifel setzt, dass sich morphologisch in jeder Hinsicht die Einstülpungsöffnung der Heteropodengastrula mit der der Paludinengastrula vergleichen lässt. Das Gleiche gilt denn auch für die Vergleichbarkeit der Verschlussstelle des Blastoderms bei

1) FOL, H., Études sur le développement des mollusques. Sec. mémoire. Sur le dével. embryon. et larv. des Hétéropodes. Arch. d. zool. expériment. 1876.

den von BOBRETZKY untersuchten Prosobranchiaten¹⁾ mit der Gastrulamündung von Paludina.

Gegenüber R. LANKESTER muss ich jedoch hier noch hervorheben, dass sich, mit der allmähigen Verengerung der ursprünglich weiten Einstülpungsöffnung, sehr bald auch eine etwas excentrische Lage derselben herabildet; das heisst, dass dieselbe nicht mehr genau den einen Pol des Embryo einnimmt, sondern etwas nach der Seite verschoben ist und zwar, wie sich dies aus den folgenden Entwicklungszuständen sehr bald ergibt, nach der zukünftigen Rückenseite des entwickelteren Embryo.

Wenn der Embryo die in Fig. 4 wiedergegebene Gestalt erlangt, und der eigentliche Invaginationsprocess sein Ende erreicht hat, zeigen sich zuerst zwei bemerkenswerthe Fortschritte in der weiteren Entwicklung. Einmal tritt eine deutliche Differenzirung zwischen den beiden Hälften des Ectoderms hervor, welche durch das sich nahezu im Aequator entwickelnde Velum geschieden werden. In der hinteren Hälfte des Embryokörpers, wie wir diejenige bezeichnen können, welche die Einstülpungsöffnung, den Blastoporus enthält, setzt sich das Ectoderm aus viel kleineren Zellen zusammen als in der vom Velum umschlossenen vordern Hälfte, welche sich späterhin zum Velarfeld ausbildet. Der in Fig. 4 zuerst bemerkbare Ciliengürtel des Velums wird von zwei Zellreihen gebildet, die den Aequator des Embryo umkreisen, und ich kann daher auch LANKESTER nicht zustimmen, wenn er den Ciliengürtel des Velums bei Paludina verhältnissmässig weit vorn am Embryo seinen Ursprung nehmen lässt, was sich wohl daraus erklärt, dass er die ersten Stadien der Velumbildung nicht wahrgenommen, oder die ursprünglich schwer sichtbaren Cilien übersehen hat.

Auf demselben Stadium zeigt sich jedoch auch die erste Anlage des Mesoderms und zwar in Gestalt weniger Zellen, welche sich bei seitlicher Ansicht des Embryo zwischen Ectoderm und Entoderm in der Umgebung des Blastoporus wahrnehmen lassen. Es war mir jedoch leider nicht möglich über die Herkunft dieser, an und für sich schon sehr schwer bemerkbaren Zellen ins Klare zu kommen. Ihre dunkle gelbliche Färbung jedoch lässt zunächst vermuthen, dass sie dem Entoderm ihren Ursprung verdanken, da die Zellen desselben sich durch eine entsprechende Beschaffenheit auszeichnen. Verfolgen wir nun die fernere Entwicklung des Mesoderms auf den Stadien Fig. 5, 6 u. 7, so finden wir, dass dasselbe allmähig mit dem Wachsthum der hinteren Körperhälfte gleichzeitig mehr und mehr heranwächst, die Zahl seiner

1) BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XII. p. 95—169.

Zellen vermehrt, und bald deutlich zweiblättrig wird. Auf Fig. 6 ist das Mesoderm schon zwischen Ectoderm und Entoderm in die Velarhälfte des Embryonalkörpers hineingewachsen, ohne dass sich jedoch die beiden Hälften schon vor dem blinden Ende des Entodermsacks vereinigt hätten. Es ist sehr schwierig in Ansichten von oben oder unten eine deutliche Darstellung des Mesoderms zu erlangen, und dadurch die Frage zu entscheiden, ob dasselbe auch hier — wie es sich, in Anbetracht der sonst mit RABL's Befunden bei *Limnaeus* so übereinstimmenden Entwicklungsweise des mittleren Blatts, wohl vermuthen lässt — einen bilateral symmetrischen Ursprung nimmt, oder ob dasselbe gleichzeitig als eine allseitige Umhüllung des Entoderms von der Gegend des Blastoporus aus entsteht. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, dass auch hier die erste Anlage des Mesoderms eine bilateral symmetrische ist, und schliesse dies hauptsächlich aus der Art, wie sich dasselbe bei Embryonen, die zwischen Fig. 6 u. 8 etwa die Mitte halten, beim Anblick von unten oder oben im optischen Querschnitt darstellt. Es zeigt sich nämlich hier eine deutlich bilateral symmetrische Ausbildung desselben in der Weise, dass sich die Seitenpartien des Mesoderms durch ansehnlichere Dicke auszeichnen, während diese beiden dickeren Mesodermplatten in den Mittellinien nur durch sehr verdünnte Strecken in Zusammenhang stehen; eine Gestaltung des mittleren Blatts, welche sich sehr einfach daraus erklären liesse, dass dasselbe ursprünglich in zwei seitlichen Hälften angelegt wurde, die sich erst später durch Zusammenwachsen mit einander vereinigt haben. In Fig. 7 ist auch das Mesoderm an der in Fig. 6 noch von ihm unbedeckten Stelle des Entoderms völlig geschlossen, wiewohl seine Dicke hier noch nicht so beträchtlich ist, als an den Seiten des Embryo. Die erste Anlage der späteren Leibeshöhle zeigt sich nun im Bereich jener eben erwähnten, zuletzt entstandenen Mesodermplatte, im Velarfeld. Hier weichen die Zellenlagen des Mesoderms von einander, indem sich Flüssigkeit zwischen denselben ansammelt, die äussere Lage bleibt als Hautfaserplatte dem Ectoderm angelagert, die innere hingegen dem Entoderm als Darmfaserplatte, und zwischen diesen beiden spannen sich zahlreiche spindelförmige oder verästelte Zellen aus. Letztere hält LANKESTER für die erste Anlage des Mesoderms, indem er die eigentliche Entstehung desselben und seine Ausbildung als geschlossenes Blatt übersehen hat.

Auf dem Stadium der Fig. 8 zeigen sich jedoch noch die ersten Anlagen mehrerer anderer wichtiger Organe, die hier noch eine kurze Besprechung verdienen. Auf der in Fig. 8 nach oben gerichteten Rückseite des Embryo erkennt man in geringer Entfernung hinter dem

Velum eine seichte Grube, in deren Umgebung die Ectodermzellen eine strahlige Gruppierung zu dem Mittelpunct der Grube zeigen, und in deren Bereich das Ectoderm sich auffallend verdickt hat. Diese Grube ist die auch schon von LANKESTER beschriebene Anlage der Schalendrüse, über deren weitere, hier sehr ansehnliche Ausbildung die Profildarstellungen der folgenden Stadien Fig. 9 u. 10 eine hinreichende Vorstellung geben werden. Aus einem Vergleich meiner Abbildungen mit denen LANKESTER's ergibt sich, dass ich die Darstellung von dem Bau der Schalendrüse, welche dieser Forscher giebt, für ganz unzutreffend halten muss. Sie ist bei ihm ein ganz schwächtiges Grübchen und von der auffallenden Ectodermverdickung im Bereich dieser Drüse bis zur Invaginationsöffnung hin, welche letztere sich jetzt schon deutlich als die spätere Afteröffnung erkennen lässt, findet sich auf seinen Abbildungen keine Spur. Gleichzeitig mit der Anlage der Schalendrüse geschieht jedoch auch die der Mundöffnung und des späteren Schlundes. Fast genau gegenüber der Anlage der Schalendrüse in Fig. 8, dicht hinter dem Velum auf der späteren Bauchseite, zeigt sich nämlich eine ganz ähnliche Grube, die auf Fig. 9 in der Profillage des Embryo sehr deutlich zu sehen ist und sich hier noch nicht bis zur Berührung mit dem Entoderm vertieft hat. Diese Ectodermeinstülpung ist, wie gesagt, die Anlage des Mundes und Schlundes.

Schliesslich fallen uns auf der Fig. 8 noch jederseits zwischen dem Ectoderm und Entoderm des Embryo, dicht hinter dem Velum, etwa in gleicher Höhe mit der Schalendrüsens- und Mundanlage, zwei aus einigen wenigen Zellen bestehende und solide, nahezu ovale Körper auf (α), die, wie sich aus Fig. 9 ergibt, der Rückenseite des Embryos genähert liegen. Ueber die Entstehung dieser Gebilde kann ich keine genaue Auskunft geben, ich glaubte zwar manchmal sie aus einer Ectodermwucherung hervorgehen zu sehen, ihre Herkunft könnte sich jedoch auch von den Mesodermzellen ableiten lassen. Was die Bedeutung dieser Körper betrifft, so will ich hier vorgreifend bemerken, dass dieselben sich wohl ohne Zweifel mit den inneren Urnieren der Pulmonaten vergleichen lassen, wenn dieselben hier bei *Paludina* auch nie jene merkwürdige Ausbildung erreichen, welche sie z. B. bei *Limnaeus*, *Planorbis* etc. erlangen. Mit dem Nervensystem haben sie jedenfalls nichts zu thun. RAY LANKESTER scheint nichts von diesen Gebilden beobachtet zu haben.

Das Stadium Fig. 9 lehrt uns nun auch, dass sich die Spaltung des Mesoderms in die beiden Blätter sehr bald im Bereich des ganzen Embryo vollzieht und so die Leibeshöhle allseitig zur Ausbildung kommt. Gleichzeitig beginnt auf der Bauchseite, hinter der Mundöffnung der

spätere Fuss sich hervorzuwölben. Indem dieser Process weiter fortschreitet, und das überwiegende Wachsthum der hinteren Körperhälfte gegenüber der von dem Velum ursprünglich eingeschlossenen vorderen Körperhälfte, dem Velarfeld, sich mehr und mehr markirt, rückt, mit der relativen Verkleinerung dieses Velarfeldes und der Hervorwölbung des Fusses, die Mundöffnung allmählig an den vorderen Pol des Embryo, das Velarfeld hingegen an die Umbiegungsstelle der Vorderseite des Embryo in die Rückseite, wo es dann, wenn auch sich relativ mehr und mehr verkleinernd, seine definitive Lage behält. Diese Verschiebungen in der Lage des Mundes und des Velarfeldes sehen wir denn in dem Stadium der Fig. 10 schon eingetreten.

Zunächst muss es nun meine Aufgabe sein, aus der Entwicklungsgeschichte des Urdarmes, dessen Einstülpungsöffnung, der sog. Blastoporus, sich schon seit längerer Zeit zu der von einem Zellwall strahlenartig umgebenen Afteröffnung verengert hat, noch einige mittlerweile stattgefundene Veränderungen nachträglich zu betrachten. Schon frühzeitig, wohl schon etwas bevor der Embryo die in Fig. 9 wiedergegebene Entwicklungsstufe erreicht, bekleidet sich der die Afteröffnung umgebende Zellwall mit Cilien, die auch schon LEYDIG und RAY LANKESTER erwähnen, so dass sich nun der Embryo hinsichtlich seiner Bewimperung mit einer telotrochen Annelidenlarve vergleichen lässt, wie früherhin mit einer mesotrochen oder cephalotrochen. Die Veränderungen, welche sich jedoch an dem Urdarm selbst vollziehen, zeigen sich schon sehr frühe; schon auf dem Stadium der Fig. 6 bemerkt man nämlich eine auffallende Verschiedenheit in der Grösse, vorzüglich der Breite der den blinden Urdarm zusammensetzenden Zellen. Die das blinde sackartige Ende desselben zusammensetzenden Zellen zeichnen sich nämlich durch besondere Grösse aus, und je mehr man sich der Einstülpungsöffnung nähert, desto mehr verkleinern sich die Entodermzellen. Gleichzeitig hat in den Entodermzellen die Abscheidung von Deutolecithropfen¹⁾

1) Vergleiche hinsichtlich der von FOL benannten Deutolecithbildung in den Entodermzellen der Gastropoden dessen Arbeit »Sur le dével. des Hétéropodes«, 1876. Sep.-Abdruck p. 48. Was die Darmbildung bei den Süsswasserpulmonaten betrifft, so kann ich mich, auf eigne Beobachtungen gestützt, nur dem anschliessen, was H. FOL (Sur le dével. des gastéropodes pulmonés. Cmp. rend. 1875. T. 84. p. 523—526) im Gegensatz zu C. RABL hierüber angegeben hat. Ich habe mich aufs deutlichste an den Embryonen von Limnaeus überzeugt, dass die beiden ursprünglichen Leberfollikel, deren Zellen mit Deutolecith so reichlich erfüllt sind, durch ovale und noch ziemlich weite Oeffnungen in den eigentlichen Magen münden. Der einzige Unterschied von Paludina besteht hier in der Abschnürung zweier Leberfollikel und in der viel beträchtlicheren Anschwellung ihrer Zellen durch die Anfüllung mit Deutolecith.

begonnen, die natürlich in den grösseren Zellen des blinden Endes sich besonders ansehnlich entwickeln, und diesem Theil des Urdarms beim Anblick von der Fläche ein Aussehen verleihen, als wenn er aus lauter ansehnlichen, stark lichtbrechenden Tropfen bestände. Bei dem Embryo der Fig. 40 hat sich der schon ziemlich stark hervorgewölbte Fuss schon fast vollständig mit Cilien bekleidet, und im Zusammenhang mit der früher schon geschilderten Verschiebung des Velarfeldes und der Mundeinstülpung hat sich auch der Urdarm etwas umgestaltet. Einmal ist die Afteröffnung etwas auf die linke Seite des Embryo hinübergerückt, und die Anlage des Darmes hat sich etwas mehr verlängert, dann aber hat sich die Bauchhälfte des Urdarmes sehr verdickt und besteht aus jenen soeben geschilderten, reichlich mit Deutolecith gefüllten grossen Entodermzellen; die Rückseite des Darmes hingegen hat sich bei weitem nicht so ansehnlich verdickt, und setzt sich aus viel kleineren Zellen zusammen. Jedenfalls ist schon die im Stadium der Fig. 6 angedeutete Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Entodermzellen der Vorläufer dieser nun deutlicher hervorgetretenen Differenzirung des Urdarmes, die schliesslich zur Bildung des eigentlichen Magens und der Leber hinführt.

Zwischen das in Fig. 40 dargestellte Entwicklungsstadium und das Folgende in Fig. 41 wiedergegebene fällt nun auch die erste Anlage des Otolithenbläschens hinein. Ich habe die allererste Anlage desselben nicht beobachtet, kann jedoch versichern, dass sich dasselbe jedenfalls durch einen Einstülpungsprocess des Ectoderms bildet, da ich es bei einem Embryo, der ungefähr auf derselben Entwicklungsstufe wie Fig. 41 stand, noch durch eine deutliche, wiewohl ziemlich kleine Oeffnung nach aussen münden sah (Fig. 48). Diese Einstülpungsöffnung des Ohrbläschens muss sich jedoch sehr bald schliessen, da ich auf ähnlichen Stadien die Oeffnung meist nicht mehr fand.

Gleichzeitig (oder vielleicht noch etwas früher) mit dieser ersten Anlage des Otolithenbläschens vollzieht sich auch die der Schale. Die erste Anlage der Schale sah ich bei noch deutlich vorhandener, ziemlich tief eingesenkter Schalendrüse. Zunächst scheidet die Schalendrüse wohl in ihrer eigentlichen eingesenkten Partie eine bräunliche knopfartige Chitinmasse aus, wozu sich jedoch sehr bald ein zartes helles Schalenhäutchen gesellt, welches die namentlich nach hinten hin weit sich erstreckende verdickte Entodermpartie, welche zur Schalendrüse gerechnet werden muss, überzieht. Sehr bald muss sich nun jedoch der Ausstülpungsprocess der Schalendrüse vollziehen, da dieselbe schon auf dem Stadium der Fig. 41 vollständig verschwunden ist, und diese ausgestülpte, früher eingesenkte Ectodermpartie der Schalendrüse muss

sich sehr verdünnen, wie gleichfalls Fig. 11 zeigt, während nur die Randpartien der früher so verdickten Ectodermregion der Schalendrüse ihre anfängliche Dicke beibehalten (vergl. Fig. 11). Es sind dies die Theile, auf welchen der Rand der Schale ruht, und die dem Weiterwachsthum der Schale vorstehen. Am Hinterende, dicht vor dem After, wird der Rand der jungen Schale sehr bald von einer faltenartigen Einsenkung und Ueberwölbung dieser verdickten Ectodermpartie umfasst, welche die erste Anlage der Mantelfalte darstellt, unter deren Schutz sich das weitere Wachsthum der Schale vollzieht. Die knopfartige bräunliche Masse, welche ursprünglich in der eingesenkten Partie der Schalendrüse abgeschieden worden ist, sehe ich mit RAY LANKESTER bei *Paludina vivipara* als eine ganz regelmässige Erscheinung und es liefert dieselbe einen günstigen Anhaltspunct zur Beurtheilung der Wachsthumsvorgänge der Schale, da sie bei den nun statthabenden Verschiebungen eine in Bezug auf das Vorderende des Embryo gleichbleibende, relativ ruhige Lage beibehält (vergl. Fig. 11—13). Die Schale zeigt sehr bald eine feine Querstreifung.

Während diese Vorgänge der Schalenbildung sich vollziehen, ist auch das Vorderende des Embryo der Sitz energischer Wachsthumsprozesse. Die ganze vordere Hälfte des Embryo wächst sehr ansehnlich heran und damit namentlich auch die Oesophagealeinstülpung. Dadurch tritt nun der Urdarm, der sich keines so energischen Wachsthumserfreut, relativ immer mehr zurück; schon auf Fig. 11 reicht er nicht mehr so weit in die vordere Hälfte des Embryo hinein wie früher, auf Fig. 12 hat er sich ganz in die hintere Hälfte zurückgezogen, und in Fig. 13 hat dieser scheinbare Verkleinerungsprocess des Urdarms noch weitere Fortschritte gemacht. Dagegen wächst, wie gesagt, die Oesophagealeinstülpung sehr rasch nach hinten; es ist daher nicht unmöglich, dass dieselbe schon auf Fig. 11 sich auf der Seite des Urdarmes etwas nach hinten verlängert hat. Auf den Stadien der Fig. 12 u. 13 hingegen lässt sie sich deutlich schon eine ziemliche Strecke an der Seite des Urdarms nach hinten verfolgen, jedoch verhinderte mich die Undurchsichtigkeit des Urdarmes ihre hintere Grenze genau festzustellen, weshalb es mir auch nicht gelang, den Zeitpunkt der Verbindung des Urdarmes mit der Oesophagealeinstülpung sicher nachzuweisen, jedoch kann ich kaum annehmen, dass derselbe schon auf dem Stadium der Fig. 12 eingetreten sei.

Der auf der Entwicklungsstufe der Fig. 11 etwas nach links schauende After, welcher jedoch, im Gegensatz zu der in Fig. 9 etwas nach der Rückseite des Embryo gewendeten Position, wieder ziemlich genau den hinteren Pol des Embryonalkörpers einnimmt — was wohl im Zu-

sammenhang mit der Ausstülpung und Verflachung der Schalendrüse steht — bewegt sich nun mit der allgemeinen Drehung und Verschiebung, welche die hintere Hälfte des Larvenkörpers, der von der Schale bedeckte Eingeweidesack, erfährt, allmähig von der linken Seite über die Bauchseite des Embryos hinüber auf die rechte Seite und nach vorn (Fig. 43 u. 44). Die hiermit in Zusammenhang stehende relative Lageverschiebung der Mantelfalte und das Auswachsen des Darms zwischen After und dem, Magen und Leber repräsentirenden Abschnitt des Urdarmes wird durch die Figuren 42—44 wiedergegeben. Auf dem Stadium der Fig. 43 lässt sich die erste Andeutung einer Abschnürung des noch Magen und Leber zusammen umfassenden Urdarmsackes erkennen. Die kleinzellige, ursprünglich mehr nach der Rückseite gerichtete (Fig. 41 u. 42) und kleinere Hälfte desselben, mit welcher sich der Schlund in Verbindung setzt und von der auch der Darm entspringt, setzt sich gegen die grosszellige und grössere Hälfte deutlich ab; und indem sich diese Einschnürung zwischen den beiden Hälften vertieft, wird bald der in Fig. 44 wiedergegebene Zustand erreicht, wo Magen und Leber schon scharf von einander geschieden sind und nur durch eine verhältnissmässig schon sehr enge Oeffnung mit einander communiciren. Histologisch unterscheiden sich, wie gesagt, beide Abschnitte des ursprünglichen Urdarmsackes scharf von einander, indem der Magen aus kleineren feinkörnigen Zellen sich aufbaut, die Leber hingegen aus grösseren, reichlich mit Deutolecith gefüllten Zellen besteht¹⁾. Auf den Fig. 42—44 sieht man auch schon deutlich aus dem vordersten Abschnitt der Oesophagealeinstülpung die Mundhöhle und die durch Ausstülpung aus derselben sich bildende Zungenscheide entstehen.

Der auf der Entwicklungsstufe der Fig. 8 und 9 zuerst beschriebene urnierenartige Körper zeigt auch einige Weiterbildungen. Der auf Fig. 9 noch solid erscheinende Körper lässt auf dem Stadium der Fig. 41 einen kleinen Hohlraum in sich wahrnehmen und wächst bald an den Seiten des Schlundes zu einem mehr schlauchartigen Gebilde aus (Fig. 42), das an seinem einen Ende (Fig. 42) mehrfach wie in einzelne spindelförmige Zellen zerfasert erschien. Auch hatte es mehrfach den Anschein, als wenn sich an einer Stelle dieses Schlauches eine kleine rundliche Oeffnung finde, die in sein Inneres führte. Auf dem

1) Schon LAYDIG hat die Verschiedenheit in der Zusammensetzung der Wandung des Urdarmes beobachtet und in Zusammenhang mit der Bildung der Leber gebracht; jedoch scheint mir aus seiner Darstellung (l. c. p. 443) hervorzugehen, dass er die Leber nicht durch Abschnürung eines Theils des Urdarmes sich bilden lässt, sondern dieselbe sich durch Umbildung einer den Magen äusserlich umhüllenden Zellschicht entstanden denkt.

Stadium der Fig. 44 konnte ich auch in diesem schlauchartigen Gebilde bei * deutliche Flimmerbewegung wahrnehmen; von jetzt ab liess sich jedoch keine Weiterbildung desselben mehr constatiren und über sein schliessliches Schicksal vermag ich keine Angaben zu machen. Es dürfte jedoch keiner Frage unterliegen, dass wir es hier mit einem provisorischen Organ zu thun haben, das, nach Analogie der bei anderen Gastropoden beobachteten Einrichtungen, nur als ein Homologon der inneren Urnieren der Pulmonaten aufgefasst werden dürfte. Dagegen finden sich bei *Paludina* keine Einrichtungen, welche sich den grossen äusseren Urnierzellen gewisser Pulmonaten und Prosobranchiaten an die Seite stellen lassen¹⁾. —

1) Hinsichtlich der sog. Urnieren der Süsswasserpulmonaten, welche ich gelegentlich etwas genauer untersucht habe, möchte ich mir hier einige Bemerkungen erlauben. Wie FOL (Sur le dével. des gastérop. pulm.) bin ich gleichfalls der Ansicht, dass diese Organe gar nichts mit den oberen Schlundganglien zu thun haben, wie C. RABL (Ontogenie der Süsswasserpulmonaten) vermuthete. Auch ihren Bau finde ich entsprechend der Fol'schen Beschreibung. Von einem runden, mit weiter, von Flüssigkeit gefüllter Höhle versehenem Sack entspringt in der Richtung nach dem Mund zu eine ziemlich lange Röhre, die sich in der Gegend des Augenbläschens in einem Trichter frei öffnet. In dieser Röhre bemerkt man sehr lebhaft Flimmerbewegung, die den Anschein einer sich sehr lebhaft schlängelnden Wellenlinie hervorruft, deren Bewegung von der Trichteröffnung nach dem Sack zu stattfindet. In geringer Entfernung von dem Ursprung dieser Trichterröhre entspringt aus dem Sack noch eine zweite, kürzere, jedoch weitere Röhre, die in der Richtung nach dem Fuss zu verläuft. In dieser Röhre vermuthet man sogleich den Ausführungsgang des ganzen Apparates, der sich nach den übereinstimmenden Angaben von RABL und FOL durch Einstülpung von dem Ectoderm her bilden soll. Ich habe jedoch vergeblich nach einer Oeffnung dieses Ganges auf der Aussenfläche des Embryo gesucht. Innerhalb des Sackes bemerkt man noch eine sehr interessante Bildung; von der vorderen, nach dem Mund gerichteten Wand desselben hängt nämlich eine sehr grosse Zelle (Drüsenzelle?) frei in seine Höhle hinein, dieselbe nahezu halb ausfüllend. Diese, mit einem sehr grossen Kern versehene Zelle ist zu einem Stiel ausgezogen, mittelst welchem sie an der Wand des Sackes befestigt ist. Sowohl das Protoplasma dieser grossen Zelle, als das der kleinen prismatischen Wandzellen des Sackes sind von gelben Körnchen reichlich erfüllt. In Rücksicht auf diese Bauweise des besprochenen Organs kann auch ich, wie gesagt, mich nur der Fol'schen Ansicht anschliessen, dass hier ein den Urnieren der Landpulmonaten entsprechendes Gebilde vorliege. Dagegen kann ich FOL nicht zustimmen, wenn er vermuthet, dass die von GANIX (Beiträge zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken; Warschauer Universitätsber. Nr. 4. p. 415—474. Vergl. das Refer. von HOYER im Jahresber. über Anat. und Physiol. II) beschriebenen grossen Urnierzellen der Süsswasserpulmonaten wohl identisch seien mit dem soeben beschriebenen Organ. Ich glaube dies deshalb nicht, weil sowohl bei *Limnaeus* als auch *Planorbis*, bei welchen beiden Gattungen ich das fragliche Organ in ganz gleicher Weise beobachtet habe, neben diesem sich noch Gebilde finden, die ich für die von GANIX erwähnten Urnierzellen halten muss. Es finden

Das Nervensystem tritt auf dem Stadium der Fig. 44 schon sehr deutlich in seinen hauptsächlichsten Theilen hervor, wir erkennen die aus einer ziemlichen Anzahl spindelförmiger Zellen zusammengesetzten, nicht unansehnlichen Fussganglien *gf*, die Commissuren zu den oberen Schlundganglien *gk* und auch die Anlage einer Commissur, die nach der hinteren Körperhälfte hinzieht und sich ohne Zweifel zu dem wohl auch schon angelegten Eingeweideganglion begiebt. Ueber die erste Anlage der centralen Theile des Nervensystems vermag ich leider keine sichere Auskunft zu geben, jedoch habe ich, wie ich hauptsächlich in Bezug auf die Fussganglien behaupten kann, deren Beobachtung eine leichtere ist, nichts von einem etwaigen Einstülpungsprocess des Ectoderms wahrzunehmen vermocht, der mit der Entstehung dieser Ganglien in Beziehung zu setzen wäre. Zunächst bietet sich natürlich die Auffassung, dass die Bildung dieser Ganglienknotten, und des Nervensystems überhaupt, auf eine Differenzirung im Mesoderm zurückzuführen sei, wie dies BOBRETZKY¹⁾ hinsichtlich der von ihm untersuchten Prosobranchiaten angeht, und auch FOL²⁾ für die Fussganglien der Pteropoden vermuthet. Ich kann mich natürlich nicht mit Sicherheit hinsichtlich einer solchen Bildungsweise bei *Paludina* aussprechen, da ein solcher Vorgang sich nur auf guten Schnitten mit Sicherheit von einer Bildung durch Wucherung des Ectoderms unterscheiden lässt, und es mir nicht gelungen ist, hinreichend gute Querschnitte durch so frühe Stadien des Embryos herzustellen. Ich habe zwar ganz gute Querschnitte

sich nämlich jederseits am hinteren Umbiegungsrande des Velums, dicht vor dem Beutel der oben beschriebenen Urniere, drei dicht zusammengelagerte sehr grosse und reichlich mit gelben Körnchen erfüllte Zellen, die dem Ectoderm angehören und sich kuglig über die Seitenfläche des Embryo stark hervorwölben, so dass sie bei der Ansicht des Embryo von oben oder unten wie zwei Ohren auf dessen Seiten hervorspringen. Diese Zellen sind unbewimpert. In RABL'S Beschreibung der Entwicklung von *Limnaeus* finde ich dieselben nicht erwähnt. Ihrer Lage und Beschaffenheit nach entsprechen nun diese Zellen vollständig den schon lange bekannten, so ansehnlichen äusseren Urnierenzellen der marinen Prosobranchiaten, die neuerdings wieder von BOBRETZKY genau geschildert worden sind. Von Drüsengängen, welche, von diesen Zellen entspringend, sich in die Leibeshöhle öffnen, wie dieses GANIN beschreibt, habe ich nichts gesehen, jedoch ist auch bei den entsprechenden äusseren Urnierenzellen der Prosobranchiaten von solchen Gängen nichts bekannt. Dieses Vorkommen von äusseren Urnierenzellen neben einer inneren Urniere bei den Süßwasserpulmonaten ist um so interessanter, als sich, wie wir sahen, bei gewissen Prosobranchiaten (wie z. B. *Paludina*) gar keine äusseren Urnierenzellen mehr finden.

1) BOBRETZKY, N., Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1876. p. 95—170.

2) FOL, l. c. p. 153—154.

durch etwas ältere Embryonen als Fig. 44 erhalten, auf welchen jedoch die Ganglienknotten schon ganz von den übrigen Gewebslagen des Embryo abgesondert und von einem sehr deutlichen Neurilem umhüllt waren.

Dagegen gelang es jedoch besser die erste Entstehung des Augenbläschens zu verfolgen. Dasselbe wird wohl ziemlich zu derselben Zeit oder eher etwas später als die Tentakel angelegt, die durch eine auf beiden Seitenhälften des Velums stattfindende Zellwucherung entstehen. Am äusseren Grunde der Tentakelanlagen bilden sich diese Augenbläschen nun jedenfalls durch Einstülpung von Seiten des Ectoderms her, da ich dieselben bei einem Embryo, der sehr mässig hervorgewachsene Tentakeln besass, noch sehr deutlich durch eine Öffnung nach aussen mündend fand (Fig. 17) 1).

Etwas früher hingegen hat sich schon die erste Anlage eines anderen sehr wichtigen Organes, des Herzens nämlich, gebildet. Das Herz 2) bildet sich hier in einer sehr eigenthümlichen Weise, über die ich leider nicht in jeder Hinsicht zu der so wünschenswerthen Klarheit gelangte. Auf den der Fig. 44 etwa entsprechenden Entwicklungsstufen findet man nämlich in der hinteren Leibeshälfte einen anscheinend allseitig geschlossenen und sehr ansehnlichen Sack, dessen Wand von einer einfachen dünnen Zellschicht gebildet wird. Den Umfang dieses Sackes fand ich zuweilen noch beträchtlicher als auf Fig. 44, so dass derselbe dann den Raum zwischen Magen und Leber einerseits und den Leibeswänden der hinteren Körperhälfte andererseits nahezu völlig erfüllte. Seine Lage findet dieser Sack auf der linken Seite des Darmapparates. Die Bildungsgeschichte desselben vermochte ich nicht aufzuklären, doch muss sich derselbe jedenfalls aus dem Mesodermge-

1) LEYDIG sah gleichfalls das Augenbläschen etwas später als das Otholithenbläschen sich bilden, ist jedoch geneigt anzunehmen, dass die erste Anlage beider Sinnesorgane sich ziemlich gleichzeitig vollziehe. Dies ist jedoch sicherlich nicht der Fall, sondern die des Auges vollzieht sich beträchtlich später als die des Ohres (vergl. LEYDIG, l. c. p. 440).

2) Ich muss hier einen Umstand erwähnen, der mir sehr sonderbar und nicht recht erklärlich ist. Nach LEYDIG (l. c. p. 434—435) sollen nämlich bei den Embryonen der *Paludina*, bevor sich das Herz entwickelt, sowohl der Fuss als auch die Nackenregion pulsirende Bewegungen ausführen, wie sich ja ähnliches in noch höherem Grad auch bei anderen Prosobranchiaten findet und sogar zur Bildung sogenannter Larvenherzen binführt. Ich habe nun niemals, weder am Fuss noch am Nacken der Embryonen, etwas deutliches von solchen Bewegungen beobachtet. Ich kann mir kaum vorstellen, dass LEYDIG sich hinsichtlich eines solchen Punctes getäuscht haben könnte und möchte daher eher annehmen, dass irgend ein Umstand bei meiner Untersuchungsweise die Contractionen dieser Körperstellen gestört und aufgehoben haben könnte, so vielleicht der Druck des Deckglases.

webe entwickeln, obgleich ich mir nur schwer eine Vorstellung darüber zu bilden vermag, welche Bildungsvorgänge die Entstehung eines solchen Apparates hervorrufen möchten. Die Bedeutung dieses sackartigen Gebildes wird zum Theil wohl schon dadurch gekennzeichnet, dass ich denselben an einer weit nach hinten (ungefähr bei * Fig. 14) gelegenen Partie mehrfach rhythmische, pulsirende Bewegungen ausführen sah, die es schon vermuthen lassen, dass es sich hier um eine mit dem späteren Herzen in Beziehung stehende Einrichtung handle. Nach meinen Erfahrungen bildet jedoch dieser Sack sich nicht etwa selbst zu einem Theil des eigentlichen Herzens um, sondern er wird zu dem Pericardium, zum Herzbeutel. In den späteren Entwicklungsstadien nämlich sehen wir den besprochenen Sack in dem Maasse, als sich die Mantelhöhle entwickelt, relativ mehr und mehr an Grösse abnehmen, so dass er bald zu einem etwa birnförmigen Beutel wird, der an Grösse kaum dem Magen gleichkommt, dicht neben welchem er, auf der linken Seite des Embryo, gelegen ist (Fig. 15 *hb*). Mittlerweile hat sich jedoch auch in diesem Beutel das eigentliche Herz mit seinen beiden Abschnitten, dem Vorhof und der Herzkammer, herangebildet (Fig. 15 und 16 *b*, *h* und *h'*), ohne dass es mir jedoch gelungen wäre, die Entstehung desselben genau zu verfolgen. Was ich davon gesehen habe, ist, dass durch den schon in seinem Umfang sehr reducirten Herzbeutel eine von seiner hinteren Partie sich erhebende Einfaltung hindurch zu wachsen schien, und es lässt sich, wenn man damit eine allseitige Abspaltung einer Zellschicht von der Innenseite des Herzbeutels Hand in Hand gehen lässt, hierdurch die Ausbildung des eigentlichen Herzens unschwer begreifen. Im natürlichen Zustand liegen die Wandungen des Herzens dem Herzbeutel meist sehr dicht an und ziehen sich von diesen erst zurück, wenn man einen Druck auf den Embryo ausübt (in einem solchen zurückgezogenen Zustand sind dieselben in Fig. 15 u. 16 *b* dargestellt)¹⁾.

1) Hinsichtlich der früheren Untersuchungen über die Bildungsgeschichte des Herzens der Gastropoden, will ich hier nur hervorheben, dass gegenüber widersprechenden Angaben anderer Forscher sich dennoch auch solche finden, welche, wie ich bei *Paludina* beobachtet habe, zuerst das Pericardium entstehen lassen, in welchem sich dann späterhin die Bildung des eigentlichen Herzens vollzieht. So hat zunächst GANIN einen solchen Vorgang der Herzbildung für die Pulmonaten geschildert (Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken, Warschauer Universitätsberichte 1873. Nr. 1. p. 145—174; nach dem Refer. von HOYER in Jahresbericht über Anatomie und Physiol. II. 1872), und fernerhin auch SALENSKY das Gleiche für die Bildung des Herzens bei einem Prosobranchier, der *Calyptraea sinensis*, angegeben (Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchien. Diese Zeitschrift, Bd. XXII. 1872. p. 428—454). In Widerspruch hiermit stehen hingegen die Angaben von FOL hinsichtlich der Entwicklung des Herzens bei den

Mit dem Herzbeutel steht nun die Niere in einem gewissen Zusammenhang, weshalb ich das wenige, was ich von ihrer Entwicklung wahrgenommen habe, hier kurz anführen will. Wenn sich die Mantelhöhle, die auf dem Stadium der Fig. 14 durch die den After überragende Hervorwölbung auf der rechten Seite des Embryo schon angedeutet ist, weiter eingesenkt hat, so bemerkte ich mehrfach eine von ihrem Grunde entspringende blindsackartige, schlauchförmige Ausstülpung, die nach der Gegend des Herzens hinreichte, und ich kann nicht zweifeln, dass dieser, sich durch Ausstülpung des Mantelhöhlengrundes in die Leibeshöhle bildende Schlauch die erste Anlage der Niere ist. Auf dem in Fig. 15 abgebildeten Stadium hingegen hat die Niere schon einen viel bedeutenderen Grad der Ausbildung erreicht und documentirt sich auch schon sehr deutlich in ihrer Eigenschaft als abscheidendes Organ, indem man nun schon in den Zellen ihres hinteren Abschnittes die bekannten Secretbläschen sehr deutlich beobachten kann. Diese Differenzirung der Niere in zwei Abschnitte, einen hinteren secernirenden und einen vorderen ausführenden¹⁾, zeigt sich sehr deutlich auf Fig. 16 a, wo es nur auffällt, dass der hintere Abschnitt relativ viel kleiner erscheint als auf dem etwas jüngeren Stadium der Fig. 15. Dieser hintere secernirende Abschnitt mündet nun durch eine ziemlich weite Oeffnung (bei * Fig. 15) in den Herzbeutel ein, wie ich mich bei dem der Fig. 15 zur Grundlage dienenden Präparat auf das deutlichste überzeugete. Weiter habe ich die Entwicklungsgeschichte der Niere nicht verfolgt²⁾.

Ueber die Bildung der Kiemen und der Geschlechtsorgane stehen mir keine Beobachtungen zu Gebote.

Auf dem Entwicklungsstadium der Fig. 15 bemerken wir auch noch die Hervorbildung eines Organes, auf das ich hier noch in Kürze hinweisen möchte. Auf der Oberseite des Fusses hat sich nämlich eine scheibenförmige, ovale Verdickung der Ectodermis gebildet, deren Mittelregion etwas grubenförmig eingesenkt ist, so dass die ganze Bildung von einem Zellwall umringt erscheint. Es ist dies, wie schon die Lage

Pteropoden, wogegen sich auch bei dieser Abtheilung die Einmündung der Niere in den Herzbeutel findet (vergl. H. FOL, Sur le développement des ptéropodes. Sep.-Abdr. p. 156).

1) Dieser vordere, nicht secernirende Abschnitt dürfte wohl die Anlage des grossen Sackes oder Wasserbehälters sein, welcher nach LEYDIG (l. c. p. 176) sich in der Decke der Kiemenhöhle findet, und auch von ihm als der Ausführungsgang der Niere, in die er sich öffnet, betrachtet wird.

2) Ganz ähnlich vollzieht sich nach den Beobachtungen von C. RABL die Entwicklung der Niere bei *Limnaeus*, auch hier erfolgt bald die Differenzirung in zwei Abschnitte (vergl. C. RABL, die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschrift. 1875. p. 195 - 240).

andeutet, die Bildungsstätte des Schalendeckels. Wie mir scheint, verdient dieses Gebilde deshalb einiges Interesse, weil es nicht gar zu entfernt an die Schalendrüse aus einer früheren Epoche der Entwicklung erinnert, welche der eigentlichen Schale die Entstehung gab. Auch bei *Bythinia tentaculata* geht die Deckelbildung von einer ähnlichen Ectodermverdickung auf der Oberseite des Fusses aus.

Schon in meiner vorläufigen Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte der *Paludina* habe ich darauf hingewiesen, dass, wenn sich die verschiedenartige Bedeutung des Blastoporus bei verhältnissmässig so nahe verwandten Gastropoden, wie sich dies aus der vorliegenden Untersuchung und der BOBRETZKY'schen Arbeit ergibt, bestätigen sollte, ich die HAECKEL'sche Gastraeatheorie für unhaltbar erachten müsste. Nur eine Möglichkeit liesse sich, meiner Ansicht nach, geltend machen, um ein so widersprechendes Factum mit der erwähnten Theorie zu vereinigen, nämlich die Annahme, dass die Einstülpungsöffnung der hypothetischen Gastraeathiere, welche die Urahnen sämmtlicher Metazoen vorstellen sollen, nicht allein physiologisch, sondern auch morphologisch der Mund- und Afteröffnung der Metazoen entspreche. Das heisst, dass sich Mund- und Afteröffnung ursprünglich durch Differenzirung der einfachen Gastraeaöffnung gebildet, sich etwa durch theilweise Verwachsung der Ränder der einfachen Gastraeaöffnung hervorgebildet hätten. Für diese Ansicht liesse sich eventuell in den neuerdings von RAY LANKESTER¹⁾ über das Verhalten der Gastrulaöffnung von *Limnaeus* gemachten Angaben eine Stütze finden, wonach es scheint, dass bei dieser Schnecke die langgestreckte Gastrulamündung sich bis auf eine kleine Oeffnung, welche an ihrem einen Ende gelegen ist, schliesst, welche Oeffnung sich wahrscheinlich zur Mundöffnung weiter entwickelt, während sich späterhin da, wo sich ursprünglich das entgegengesetzte Ende der langgestreckten Gastrulaöffnung befunden hat, späterhin der After bildet. Sollte sich diese Beobachtung von RAY LANKESTER bestätigen, so wäre man in diesem Fall wohl berechtigt, sowohl die definitive Mund- als Afteröffnung von der ursprünglichen Gastraeaöffnung herzuleiten.

1) RAY LANKESTER, E., On the coincidence of the Blastoporus and Anus in *Paludina vivipara*. Qu. Journ. of microsc. science. N. s. Vol. XVI. p. 377.

II.

Einige Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis* Müll.

Mit Tafel XVII.

Im Anschluss an meine Beobachtungen über die Entwicklung der *Paludina vivipara*, wäre es mir sehr erwünscht gewesen, zum Vergleich noch die Entwicklungsgeschichte eines anderen Prosobranchiers verfolgen zu können. Da mir die Eier von *Bythinia tentaculata* (*Paludina impura*) zu entwicklungsgeschichtlichen Studien verhältnissmässig ungünstig zu sein schienen, so suchte ich über die Vorgänge bei *Neritina fluviatilis* einige Aufschlüsse zu erlangen, wurde jedoch durch die Spärlichkeit, mit der sich das schwierig zu beschaffende Material zu ungünstiger Jahreszeit darbot, verhindert, eingehendere Studien über die Entwicklung dieser Schnecke zu machen. Ich bedaure dies um so mehr, da sich dieses Thier hinsichtlich seiner Entwicklung wohl viel näher an die marinen Prosobranchiaten anschliesst als *Paludina vivipara*, bei welcher durch die Entwicklung der Eier im mütterlichen Uterus, unter Mithilfe eines sehr reichlichen Nahrungsmaterials, ohne Zweifel eine Vereinfachung der Entwicklungsprocesse eingetreten ist. Es sind daher auch nur einige wenige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte der *Neritina*, über die ich hier eine Mittheilung zu machen in der Lage bin.

Bekanntlich enthalten, wie die Beobachtungen von CLAPARÈDE¹⁾ gezeigt haben, die Eikapseln (Cocons) von *Neritina fluviatilis* eine sehr beträchtliche Zahl von Eiern (nach dem genannten Forscher 40—60), von welchen sich jedoch nur ein einziges zu einem Embryo entwickelt. Es schliesst sich also in dieser Hinsicht *Neritina* an die marinen Prosobranchier: *Buccinum* und *Purpura* an, bei welchen die Zahl der in einer Kapsel enthaltenen Eier noch viel grösser ist, sich jedoch auch mehrere dieser Eier zu Embryonen heranbilden.

Nach CLAPARÈDE's Beobachtungen sollen sämmtliche Eier einer Eikapsel von *Neritina* den Furchungsprocess bis zu dem maulbeerförmigen

1) CLAPARÈDE, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis*. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1857. p. 194 ff.

Stadium durchmachen, hierauf jedoch nur ein Ei sich weiter entwickeln, während die übrigen allmählig in unregelmässige Kugeln zerfallen. Nach den neueren Untersuchungen von RAY LANKESTER¹⁾ hingegen soll nur der eine Dotter, der zur Weiterentwicklung bestimmt ist, den Furchungsprocess erleiden, die übrigen hingegen zerfallen (break up) und Nahrungsmaterial für den sich entwickelnden Embryo liefern.

CLAPARÈDE'S Beobachtungen sind ohne Zweifel zum Theil irrig, wie aus dem thatsächlichen Verhalten und seinen Abbildungen hervorgeht; er hat nämlich den ungefurchten Dotter, der sich aus dicht aneinandergedrängten hellen, wohl eiweissartigen Kugeln aufbaut, die durch protoplasmatische, feine Dotterkörnchen enthaltende Zwischensubstanz zusammengehalten werden, für ein maulbeerförmiges Furchungsstadium angesehen, und wurde dadurch veranlasst, sowohl dem fruchtbaren wie den unfruchtbaren Dottern einen Furchungsprocess bis zu jenem Stadium zuzuschreiben. Den eigentlichen Furchungsvorgang der unfruchtbaren Dotter hingegen, den er gleichwohl beobachtete, hielt er für einen Zerfall dieses maulbeerförmigen Stadiums in Kugeln (vergl. s. Fig. 40 a).

RAY LANKESTER hingegen hat Unrecht, wenn er meint, dass nur der fruchtbare Dotter die Furchung erleide; wie gesagt, hat er auch den Zerfall der unfruchtbaren beobachtet, scheint jedoch diesen Zerfall nicht für einen Furchungsprocess zu halten.

Nach meinen Beobachtungen erleiden sowohl die fruchtbaren wie die unfruchtbaren Dotter eine Furchung,^{*} nur verläuft dieselbe bei den letzteren sehr unregelmässig und viel langsamer als bei den ersteren.

Was mein Interesse jedoch zunächst in Anspruch nahm, war das Verhalten der Richtungsbläschen bei den beiden Arten von Dottern. Ich war hierauf um so mehr gespannt, als SELENKA²⁾ bei *Purpura* kein Richtungsbläschen an den unfruchtbaren Dottern gesehen haben will.

Bei *Neritina* zeigt sich jedoch nichts dieser Art, sondern es erzeugen beide Arten von Dotter Richtungsbläschen und auch bezüglich der Zahl und Beschaffenheit lässt sich zwischen den Richtungsbläschen der beiden Dotterarten kein Unterschied auffinden. Die genaue Bestimmung der Zahl der Richtungsbläschen leidet naturgemäss an dem Hinderniss, dass beim Oeffnen der Cocons leicht einzelne Bläschen abreißen und man daher nicht ganz sicher ist, ob man die Gesamtzahl der Richtungsbläschen vor sich hat. An einem entwicklungsfähigen Dotter

1) E. RAY-LANKESTER, Contributions to the developmental history of the mollusca. Philos. Transactions of the royal soc Part. I. 1875. p. 30.

2) SELENKA, Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura lapillus*. (Niederl. Archiv f. Zoologie. Bd. I. 1872.)

hatte ich nur einmal Gelegenheit die Richtungsbläschen wahrzunehmen, sie waren in der Dreizahl vorhanden (Fig. 3 a), in einer Linie hinter einander gelagert, und durch zarte Verbindungsfäden mit einander vereinigt.

Bei den unfruchtbaren Dottern hingegen hat man natürlich viel häufiger Gelegenheit diese Gebilde wahrzunehmen. Hierbei ist die bedeutende Zahl derselben, nicht selten bis 5 (Fig. 5), jedoch auch die Unregelmässigkeit ihrer Anzahl auffallend; 2, 3, 4 und 5 Richtungsbläschen beobachtete ich in wechselnder Mannigfaltigkeit, und es bleibt nur etwas fraglich, ob die geringere Anzahl solcher Bläschen, die man häufig trifft, nicht zum Theil wenigstens sich von dem Abreissen eines oder einiger herschreibt, da man auch vielfach auf frei in dem Eiweiss des Cocons schwimmende Richtungsbläschen stösst.

Ein besonders interessantes Verhalten zeigen jedoch diese Richtungsbläschen bei Behandlung mit Färbemitteln. Färbt man mit BEALESchem Carmin, so erzielt man eine gleichmässige, intensive Färbung der Bläschen, wie ich dies früherhin bei andern Objecten schon mehrfach gesehen habe; behandelt man jedoch die so gefärbten Präparate hierauf mit Salzsäureglycerin, so entfärbt sich die eigentliche Masse der Richtungsbläschen wie auch der Dotter vollständig und es treten nun innerhalb der Bläschen ein, zwei auch drei intensiv gefärbte kleine Körper hervor (Fig. 4, 1a u. 2). An noch ungefurchten, unfruchtbaren Dottern, wie man solche vielfach unter schon mehr oder weniger gefurchten antrifft, sieht man bei gleicher Behandlung in der ganz ungefärbten Dottermasse ein bis drei ganz ähnliche, sehr intensiv gefärbte Körperchen auftauchen, die in dem Radius, welcher das Dottercentrum mit der Austrittsstelle der Richtungsbläschen verbindet ihre Lage haben, also excentrisch und dicht bei einander liegen. — Es ist bekannt, dass sich bei der angegebenen Behandlungsweise ausschliesslich Kerne färben, und ich habe in letzterer Zeit vielfach Gelegenheit gehabt, diese Erfahrung an den verschiedensten Zellen zu bestätigen; es würden demnach diese Beobachtungen lehren, dass die Richtungsbläschen der Neritina nicht, wie ich es für die in dieser Hinsicht früher von mir untersuchten Objecte wahrscheinlich zu machen suchte, nur aus Kernsubstanz bestehen, sondern dass dieselben aus Protoplasma bestehen, das einen bis drei kleine Kerne einschliesst; und fernerhin würde sich hieraus noch ergeben, dass auch die unfruchtbaren Dotterkugeln nach Ausstossung der Richtungsbläschen noch einen bis drei kleine Kerne enthalten, dass demnach bei der Bildung der Richtungsbläschen der Eikern, das Keimbläschen, nicht völlig verloren gehen kann, sondern zum Theil wenigstens in der Eizelle zurückbleibt.

Die angeführten Beobachtungen haben jedoch in allgemeiner Hinsicht einig Interesse. Es ist gewiss sehr wahrscheinlich, wie dies auch SELENKA für *Purpura lapillus* ausführt, dass die unfruchtbaren Dotter unbefruchtet geblieben sind; ist dies nun wirklich der Fall, so wäre der Beweis geführt, dass auch unbefruchtete Dotter Richtungsbläschen zu bilden vermögen, eine Frage, die ich vor einiger Zeit aufgeworfen habe, deren scharfe Beantwortung jedoch damals noch unmöglich war. Auch durch diese Beobachtungen an *Neritina* ist dieselbe keineswegs sicher entschieden, jedoch scheint mir hierdurch die aus früheren Beobachtungen schon sich ergebende Wahrscheinlichkeit dieses Vorgangs bedeutend vermehrt zu werden¹⁾.

In einer zweiten Hinsicht jedoch scheinen mir die Beobachtungen von grosser Bedeutung, da nämlich aus denselben hervorgeht, dass die Richtungsbläschen von *Neritina* nicht allein aus Kernsubstanz bestehen, sondern als kleine, aus Protoplasma und Kern bestehende Zellen aufzufassen sind. Diese Wahrnehmung muss auf meine frühere Deutung der Richtungsbläschen von Einfluss sein, und ich muss offen gestehen, dass mich dieselbe an der Richtigkeit dieser Deutung wankend gemacht hat. Ich glaube nämlich, dass ich mich bei meiner früheren Deutung der Richtungsbläschen, als ausgestossene Kernsubstanz, zu sehr von der zuerst durch OELLACHER hervorgerufenen und dann von einer Reihe anderer Forscher bestärkten Richtung in der Auffassung und Deutung der Richtungsbläschen habe beeinflussen lassen. Als ich die oben geschilderten Beobachtungen an den Richtungsbläschen der *Neritina* machte, wurde ich zuerst darauf aufmerksam, dass sich wohl auch aus meinen Beobachtungen über die Richtungsbläschen eine andere und vielleicht natürlichere Deutung der Vorgänge herauslesen liesse, durch welche jenes Verhalten der Richtungsbläschen bei *Neritina* gleichzeitig eine ausreichende Erklärung finde. Wie aus meinen früheren Beobachtungen hervorgeht, ist nämlich das Verhalten des Eikernes bei der Bildung der Richtungsbläschen so ziemlich dasselbe wie bei jeder Theilung der Eizelle, so dass sich meine früheren Beobachtungen wohl auch so auffassen liessen, dass die Richtungsbläschen durch einen wiederholten Theilungsprocess (Knospung) an der vermeintlichen Austritts-

1) Ich habe das oben bemerkte so stehen lassen, wie es zuerst niedergeschrieben wurde, obgleich durch die kurz darauf erschienenen Mittheilungen von H. FOL und O. HERRWIG die aufgeworfene Frage nun einen ziemlich befriedigenden Abschluss gefunden hat (vergl. die verschiedenen Artikel von H. FOL im *Cmpt. rend. 1877.* und hauptsächlich *Sur le commencement de l'hénogénie ch. div. animaux. Arch. des sciences de la bibliothèque univers. Avr. 1877. t. LVIII* und HERRWIG, O., Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thier. Eies. *Morpholog. Jahrbuch. 1877. p. 274*).

stelle derselben (am Bildungspol) ihren Ursprung fänden. Leider habe ich bei meinen früheren Beobachtungen die ausgedehntere Anwendung der Färbungsmethoden vernachlässigt, da ich mit der gewöhnlichen Färbung keine besonderen Resultate erzielte, und mir die Anwendung des Salzsäureglycerins damals noch nicht geläufig war. Jedenfalls wäre es angezeigt, die Untersuchung der Entstehungsweise der Richtungsbläschen mittels der Färbungsmethode nochmals in Angriff zu nehmen, wo sich dann wohl mit Hilfe der schon vorliegenden Arbeiten die fraglichen Punkte unschwer entscheiden lassen würden.

Wenn sich die veränderte Auffassung bestätigen sollte, wie ich für wahrscheinlich halte, so wäre damit, wie sich dies schon oftmals als das schliessliche Resultat der Erforschung einer bestimmten Frage herausgestellt hat, eine Vermittlung zwischen den sich seither entgegengesetzten extremsten Ansichten über die Entstehung der Richtungsbläschen erreicht. Einmal geht bei der Bildung derselben ein Theil des Eikerns verloren, andererseits entstünden dieselben durch Knospenbildung, an der natürlich auch das Protoplasma der Eizelle sich theiligt. Die hier geäußerte veränderte Auffassung der Richtungsbläschen finde ich nun auch in einem vor Kurzem erschienenen Aufsatz von A. GIARD¹⁾, wo derselbe hinsichtlich dieser Körperchen bemerkt: »La sortie des globules polaires (corpuscules de direction) s'effectue d'après Bütschli, comme une simple division cellulaire dans laquelle l'une des cellules formées serait très petite.« GIARD hat sich auf Grund meiner früheren Beobachtungen diese Ansicht gebildet, und es geht daraus jedenfalls hervor, dass die von ihm geäußerte Ansicht über die Entstehung der fraglichen Körper, auf deren grosse Wahrscheinlichkeit ich nun auch unabhängig von ihm aufmerksam wurde, sich mit meinen früheren Beobachtungen leicht in Einklang bringen lässt. Eine erneute Beobachtung auf Grundlage des bis jetzt Ermittelten wird, wie ich hoffe, die Frage nach den Richtungsbläschen ihrer definitiven Lösung, was das Thatsächliche betrifft, entgegenführen²⁾.

1) GIARD, A., L'oeuf et les débuts de l'évolution. Bulletin scientifique, historique et littéraire du département du Nord. Lille 1876. p. 253—254.

2) Kaum hatte ich die obigen Zeilen niedergeschrieben, so wurde auch die oben ausgesprochene Hoffnung durch die in diesen Tagen erschienene schöne Untersuchung OSCAR HERTWIG's über die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Nepheleis* erfüllt. HERTWIG hat die, in den obigen Zeilen von mir über die Bedeutung der Richtungsbläschen ausgesprochenen Vermuthungen durch seine Untersuchungen vollkommen sicher nachgewiesen, und dadurch die von mir früherhin über die Bedeutung und das Wesen dieser Körperchen geäußerte Ansicht in dem Sinne corrigirt, zu dem auch ich durch die geschilderten Erfahrungen bei *Neritina* gelangt bin. Da ich nun ganz unabhängig gleichfalls meine frühere Anschauung in gleicher

Schon in einer früheren Publication und neuerdings in seiner Entwicklungsgeschichte der Malermuschel sucht C. RAEL (Jenaische Zeitschrift Bd. X, N. F. p. 337) die Erzeugung der Richtungsbläschen phylogenetisch zu erklären, indem er in ihnen Schutzorgane der Eizelle gegen den Druck der Dotterhaut zu erkennen glaubt. Ich habe früherhin schon hervorgehoben, dass ich mich dieser Anschauung nicht anzuschliessen vermag; auch bei der veränderten Auffassung der Richtungskörperchen als Zellen ist mir dies nicht möglich. Einmal finden sich Richtungsbläschen auch unter Umständen vor, wo ein solcher Schutz von ihnen nicht ausgeübt wird und auch nicht nöthig ist, so bei *Paludina*, *Neritina* und wohl in allen Cocons, wo sich eine grössere Zahl von Eiern ohne Dotterhaut im Eiweiss frei schwimmend findet. — Fernerhin scheint ein solcher Schutz illusorisch in den Eiern der kleinen von AUERBACH und mir untersuchten Nematoden, da bei diesen die Richtungsbläschen sich loslösen und frei in der Eitlüssigkeit schwimmen. Meiner Ansicht nach kann die Bedeutung dieser Erscheinung nicht in so rein äusserlichen Vortheilen für das sich entwickelnde Ei gesucht werden, sondern es liegt ihr ohne Zweifel bei ihrer grossen Verbreitung und ihren wahrscheinlichen Anklängen im Pflanzenreich ein tieferer Grund unter, d. h. sie dürfte wohl als eine Erscheinung zu betrachten sein, die erst bei näherer Erkenntniss der Fortpflanzungsprocesse und namentlich der Conjugationserscheinungen der niederen Organismen ihre ausreichende Erklärung finden wird.

Wie ich schon oben hervorgehoben habe, furchen sich die unfruchtbaren Dotter ebenfalls, jedoch sehr viel langsamer als der fruchtbare und ganz unregelmässig; auch sind die unfruchtbaren Dotter eines und desselben Cocons auf sehr verschiedenen Furchungsstadien anzutreffen. Gewöhnlich finden sich z. B. noch eine ziemliche

Richtung corrigirt habe, und die Abfassung obiger Zeilen schon geschah, bevor die HERTWIG'sche Arbeit erschien, so habe ich dieselben gerade so stehen lassen, wie ich dieselben ursprünglich niederschrieb. Wie gesagt, schliesse ich mich O. HERTWIG völlig an, was die Entstehung und das Wesen der Richtungsbläschen bei den Hirudineen und Gastropoden betrifft. In physiologischer Hinsicht glaube ich jedoch an der früher schon von mir vertretenen Ansicht, dass die hauptsächlichste Bedeutung der Bildung der Richtungskörperchen in der Entfernung eines Theils des Eikernes zu suchen ist, möge diese Entfernung sich nun in der Weise vollziehen, dass ein Theil des Kernes direct entfernt wird, oder so, dass er unter der Form einer Zellknospung seinen Austritt aus der Eizelle findet. Auch die von mir früher gezogenen Vergleiche zwischen dem Befruchtungsvorgang und der Conjugation der Infusorien glaube ich daher aufrecht erhalten zu müssen, um so mehr, als durch die oben citirten neueren Beobachtungen von FOL und HERTWIG die Wahrscheinlichkeit, dass es sich hier um Vorgänge handelt, die sich in entsprechender Weise durch die ganze Thierreihe wiederholen, bedeutend erhöht worden ist.

Zahl ganz unveränderter Dotter (Fig. 1), während hingegen andere in mehr oder weniger zahlreiche Furchungskugeln zerfallen sind. Die weitest fortgeschrittenen Furchungsstadien solcher unfruchtbaren Dotter, die ich sah, bestanden aus 2, 3 oder auch 4 grösseren und homogenen Dotterkugeln und zum Theil recht zahlreichen kleinen Furchungskugeln (Ectodermzellen), welche jedoch sehr unregelmässig angeordnet waren, während die kleinen Furchungszellen bei dem fruchtbaren Dotter eine sehr regelmässige Anordnung besitzen, wie ich sogleich zu zeigen haben werde. Meist sind jedoch die unfruchtbaren Dotter in dem Furchungsprocess noch nicht so weit vorgeschritten und in eine Anzahl grösserer oder kleinerer Kugeln in sehr unregelmässiger Weise zerfallen, wie solches aus den in Fig. 5 u. 6 wiedergegebenen Zuständen deutlich hervorgeht.

Dagegen erfolgt nun, wie schon gesagt, der Furchungsprocess des fruchtbaren Dotters in sehr grosser Regelmässigkeit, was ich nach den wenigen Stadien, die ich zu Gesicht bekam, hier besonders hervorheben will. RAY LANKESTER bildet das Stadium von vier kleinen Furchungskugeln auf den vier grossen ab; ich sah dies nicht, jedoch ein weiter fortgeschrittenes zweimal in gleicher Regelmässigkeit (Fig. 3 a u. 3 b). Hier ruhten auf den vier grossen Furchungskugeln 46 kleine, den formativen Pol bildende, in grosser Regelmässigkeit, die aus der Abbildung am besten ersichtlich ist. Diese grosse Regelmässigkeit in der Anordnung der Ectodermzellen des formativen Pols zeigt sich auch auf dem bedeutend weiter fortgeschrittenen Stadium Fig. 4 a sehr deutlich, wenn es auch hier nicht gelang, sämmtliche Zellen der Ectodermscheibe in ihren Umrisen genau zu erkennen. Besonders interessant ist hier noch das Erscheinen zweier ansehnlicher Zellen am vegetativen Pol (Fig. 4 b, α), die es wohl zweifellos machen, dass sich von den grossen Furchungskugeln während der Ausbildung des Ectoderms noch weitere Zellen abspalten, ähnlich wie dies Fol bei den Heteropoden nachgewiesen hat.

Von den spärlichen Beobachtungen, die ich über entwickeltere Stadien zu machen vermochte, will ich hier nur hervorheben, dass ich wie RAY LANKESTER eine sehr wohl entwickelte Schalendrüse, dicht neben dem hinteren Pol des mit ansehnlichem Segel versehenen Stadiums gesehen habe. Die kappenförmige Anlage der Schale zeigte recht deutlich die von RAY LANKESTER beschriebene, knopfförmig in die Höhlung der Schalendrüse vorspringende Verdickung. Die Mundöffnung findet sich auf diesem Stadium gerade gegenüber am vordren Pol, dicht hinter dem Segel, und führt in einen etwa bis zur Hälfte der Körperlänge hinabreichenden Oesophagus, der höchst wahrscheinlich blind geschlossen ist. An Stelle des Darmes finden sich auf diesem Stadium

noch vier oder vielleicht auch fünf grosse, homogene Dotterkugeln, welche die hintere Leibeshöhle nahezu vollständig ausfüllen. Von einer Afteröffnung war nichts zu erkennen, dagegen schien es mir bei einem der Embryonen, als wenn eine der grossen Dotterkugeln in der Nähe des Hinterendes eine Strecke weit vom Ectoderm noch unbedeckt sei.

III.

Zur Kenntniss des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung bei *Nephele vulgaris* Moqu. Tand.

Mit Tafel XVIII.

Da, wie ich schon oben bei Gelegenheit der Schilderung meiner entwicklungsgeschichtlichen Studien an *Paludina* hervorhob, das Bestreben, welches den in dieser Abhandlung dargestellten Beobachtungen die Veranlassung gab, die Erforschung der Schicksale des Gastrulamundes, des Blastoporus, war, so haben sich dementsprechend meine Beobachtungen über *Nephele* hauptsächlich auf die Furchung und Keimblätterbildung beschränkt. Manche wichtige Fragen, die durch die SEMPER'schen Arbeiten¹⁾ über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anneliden und Wirbelthiere in den Vordergrund getreten sind, haben deshalb keine Berücksichtigung finden können und dies um so mehr, als persönliche Verhältnisse und schwierige Beschaffung des Materials mich zu einem Abbruch der Beobachtungen zwangen. Ich hätte daher wohl Anstand vor einer Publication der von mir erzielten, zum Theil noch sehr unzureichenden Ergebnisse genommen, wenn mir nicht nach Beendigung meiner Untersuchungen das umfangreiche Werk ROBIN's²⁾ über die Entwicklung der Hirudineen bekannt geworden wäre, dessen zum Theil von meinen ziemlich abweichenden Resultate, welche ich in manchen Punkten für unzutreffend halten muss, mich zu dieser Darstellung der von mir gefundenen Ergebnisse veranlassen.

1) SEMPER, E., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation.

Arbeiten aus dem zoolog. zoot. Institut zu Würzburg. III. 1876. p. 445—404.

2) ROBIN, CH., Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinees. (Extrait du T. XL des Mémoires de l'Académie des sciences de l'institut de France.) Paris 1875.

Ich beginne meine Beschreibung mit dem bekannten Furchungsstadium von *Nephelis*, wo vier kleine Furchungszellen sich über dem einen Pol von vier grossen Furchungskugeln gelagert finden. Diese vier kleinen Furchungskugeln entstehen bekanntlich paarweise, indem je zwei, der durch zweimalige Theilung entstandenen vier grossen Furchungskugeln, gleichzeitig zwei dieser kleinen Furchungskugeln abschneiden oder hervorknospen lassen. Ich war früher der Meinung¹⁾, dass zuerst die zwei durch Theilung der grösseren Kugel des zweikugligen Stadiums entstandenen Furchungskugeln (*a* u. *a'*) zwei solcher kleinen Zellen erzeugten, und hierauf einige Zeit später die beiden aus der kleineren Zelle des erwähnten Stadiums hervorgegangenen Furchungszellen (*b* u. *b'*) die zwei anderen kleinen Zellen hervorbrächten. Nach den Beobachtungen *ROBIN'S*²⁾ scheint dies jedoch nicht der Fall zu sein, sondern sich zuerst aus *a* und *b* zwei der vier kleinen Furchungskugeln zu erzeugen und später aus *a* und *b'* die beiden anderen kleinen Furchungskugeln hervorzugehen; da ich den Entstehungsprocess dieser vier kleinen Furchungskugeln nicht durch fortlaufende Untersuchungen an lebenden Eiern festgestellt habe, so muss ich die Unrichtigkeit meiner Annahme zugeben. Dagegen ist *ROBIN'S* Vorstellung über den näheren Vorgang bei der Entstehung dieser kleinen Furchungskugeln ganz irrig. Er lässt dieselben durch Knospung aus den grossen Furchungskugeln hervorgehen, wobei der Kern dieser grossen Furchungskugeln ganz unverändert bleiben und sich der Kern der kleinen neubilden soll. Ich will nun hier nur kurz hervorheben, dass diese kleinen Furchungszellen ganz in derselben Weise durch einen Theilungsprocess der grossen entstehen, wie die Furchungskugeln überhaupt. Zum Beweis hierfür habe ich in Fig. 4 eine grosse Furchungskugel abgebildet, die gerade in der Bildung einer kleineren begriffen ist. Man bemerkt den in Theilung begriffenen, spindelförmig umgewandelten Kern und die Strahlensysteme an dessen Enden.

Bekanntlich vollzieht sich der weitere Fortschritt des Furchungsprocesses in der Weise, dass sich eine der vier grossen Furchungskugeln theilt und zwar ist dies nach *ROBIN* (l. c. p. 436) die Furchungskugel *a'* nach der oben gegebenen Bezeichnung, d. h. diejenige der vier ursprünglichen Furchungszellen, welche keine kleine Furchungszelle hervorgebracht hat. Die Theilung geschieht (Fig. 2) so, dass die Theilungsebene senkrecht auf der Linie steht, welche den Mittelpunkt, der sich

1) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandlungen der Senkenberg. Gesellschaft. Bd. X. p. 9 des Sep.-Abdr.

2) *ROBIN*, l. c. p. 429 und 432.

theilenden Kugel mit der Achse, um welche die vier grossen Kugeln gruppirt waren, verbindet.

Zunächst muss ich jedoch hervorheben, dass kurz vor diesem Theilungsprocess, oder doch während seines Beginns eine erneute Erzeugung kleiner Furchungszellen stattfindet und zwar ohne Zweifel von Seiten der drei grossen Furchungskugeln a , b und b' .

Es sind dies nämlich die in Fig. 2—4 dargestellten kleinen, roth gezeichneten Zellen, deren Entstehung ich nicht direct beobachten konnte. Fig. 2 zeigt, dass während die vierte grosse Furchungskugel noch in der Theilung begriffen ist, sich schon zwei dieser Zellen gebildet haben. Aus ihrer Lage zu den drei grossen Furchungskugeln a , b und b' (Fig. 2 u. 4) scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass sie diesen drei grossen Furchungszellen ihren Ursprung verdanken, und zwar in der Weise, dass jede dieser drei grossen Furchungszellen eine dieser kleinen Zellen in der Richtung nach der Achse, um welche die grossen Zellen gelagert sind, erzeugt. Es liegen also diese drei kleinen Zellen Fig. 4 ganz im Innern des bis jetzt noch aus wenigen Zellen bestehenden Embryo's, seitlich und hinten umschlossen von den drei grossen Furchungszellen, nach oben und unten hingegen einmal von den vier kleinen Furchungszellen und andererseits von den zwei aus der Theilung der vierten grossen Furchungskugel hervorgegangenen beiden Zellen.

In dieser Weise sind also zunächst drei im Innern des Embryo liegende kleine Zellen, die Anlage eines inneren Blattes, des Entoderms, entstanden. ROBIN hat diese Zellen ganz übersehen, wie sich denn auch bei ihm hinsichtlich der Entstehung des Entoderms und Mesoderms gar keine zuverlässigen Angaben finden.

Der nächste Fortschritt in dem Furchungsprocess besteht nun darin, dass sich zu den vier kleinen Furchungszellen, welche die eine Seite des Embryos bedecken, noch zwei weitere gesellen, so dass die Zahl dieser kleinen Zellen auf sechs erhöht wird (Fig. 5). Von diesem Stadium mit sechs kleinen Zellen findet sich bei ROBIN keine sichere Angabe¹⁾, obgleich mir dasselbe relativ sehr häufig zu Gesicht kam. Die Herkunft dieser beiden neuen kleinen Furchungszellen ist nicht ohne Interesse; sie entstehen nämlich eine nach der anderen wie ich für die zuerst entstehende direct zu beobachten Gelegenheit hatte, aus der den vier kleinen Furchungszellen anliegenden Theilzelle der vierten

1) ROBIN spricht zwar auch (l. c. p. 456) von einer Vermehrung der vier kleinen Furchungszellen zur Sechszahl, jedoch lässt er diesen Vorgang erst auf die Vierteilung der beiden grösseren Zellen der entgegengesetzten Seite folgen und lässt die beiden neuen kleinen Zellen durch eine Theilung der beiden Zellen k meiner Fig. 4 hervorgehen, womit meine Erfahrungen sich gar nicht in Einklang setzen lassen.

grossen Furchungszelle (Fig. 4). Ohne Zweifel geht nun auch die zweite dieser kleinen Furchungszellen (die sechste) aus derselben Furchungskugel hervor, indem die letztere in entgegengesetzter Richtung eine zweite kleine Zelle abschnürt, jedoch konnte ich diesen Vorgang, wie gesagt, nicht direct beobachten. Nachdem nun in dieser Weise die Zahl der kleinen Furchungskugeln der einen Seite des Embryo auf sechs erhöht ist, theilen sich die beiden grösseren Zellen der andern Seite nach einander in der Querrichtung, wie dies auch von ROBIN dargestellt wird, und zwar die an die sechs kleinen Zellen anstossende zunächst und hierauf erst die folgende (Fig. 5).

Auf diesem und den folgenden Stadien ist es sehr schwierig, genau festzustellen, wo und wie die drei grossen Furchungszellen an die kleineren der beiden Seiten angrenzen; jedenfalls werden letztere an ihren seitlichen und hinteren Rändern zum Theil von diesen grossen Furchungskugeln überdeckt, ja ich sah einige Embryonen, bei welchen mit grosser Deutlichkeit ein fast völliges Umschliessen der kleineren Furchungskugeln durch die drei grossen festzustellen war.

Eine sichere Verfolgung des Furchungsprocesses in seinen Einzelheiten gelang von diesem Stadium ab nun nicht mehr, auch bei ROBIN finden sich in dieser Beziehung keine bestimmten Angaben, nur behauptet er mit grosser Bestimmtheit, dass die Seite mit den vier ursprünglichen kleinen Furchungszellen sich zur ventralen des Embryo entwickle, die entgegengesetzte zur dorsalen (l. c. p. 164). Ich vermag jedoch in seiner Beschreibung der ferneren Entwicklung keinen ausreichenden Beweis für diese Angabe zu finden, und bin auch meinerseits nicht im Stande in dieser Hinsicht eine bestimmte Angabe zu machen.

In Fig. 6 sehen wir ein Stadium, von welchem ich vermuthe, dass es von der Seite der vier grösseren Furchungszellen (g Fig. 5) gesehen ist. Es hat eine Vermehrung der Ectodermzellen dieser Seite stattgefunden, deren Gang sich aus der Figur erschliessen lässt, aber auch die roth gezeichneten Entodermzellen haben eine Vermehrung erfahren. — Auf dem Stadium der Fig. 7, wo ich nicht mehr im Stande bin über die Seite, von welcher die Ansicht des Embryos genommen ist, eine Angabe zu machen, ist die Zahl der Entodermzellen schon sehr ansehnlich vermehrt, jedoch liessen sich die Contouren aller Zellen nicht mit genügender Schärfe feststellen, weshalb in der Abbildung einige Lücken geblieben sind. Die Contouren der ganz freiliegenden Ectodermzellen sind in der Abbildung schwarz gezeichnet, die roth gezeichneten Zellen hingegen werden von den drei grossen Furchungszellen überdeckt, schliessen sich jedoch direct den Ectodermzellen an und liegen auch

auf sich unter dieselben erstreckenden Theilen der grossen Furchungszellen auf, ich möchte sie daher noch zu der Ectoderm-lage der hier gesehenen Seite rechnen, deren Ränder von den grossen Furchungszellen überdeckt werden. Sehr deutlich treten auf diesem Stadium die blau gezeichneten Entodermzellen hervor, von welchen sich im optischen Durchschnitt deutlich sechs in zwei Reihen geordnete wahrnehmen lassen. Es ist fraglich ob auf diesem Stadium nicht schon ein Mesoderm angelegt ist, da sehr bald ein solches mit grosser Deutlichkeit hervortritt, und doch vielleicht einige der roth gezeichneten Zellen zur Anlage des Mesoderms zu rechnen sein dürften.

Auf einem weiter entwickelten Stadium nämlich, das in Fig. 8 im optischen Durchschnitt dargestellt ist, lassen sich Ectoderm, Entoderm und Mesoderm wohl unterscheiden. Zu beiden Seiten der blau gezeichneten Entodermzellen treten nämlich je drei Mesodermzellen deutlich hervor, jedoch könnten vielleicht auch noch die beiden vordersten blau gezeichneten Entodermzellen mit zu dem Mesoderm gerechnet werden, wie sich aus späteren Stadien ergibt. Leider konnte ich, wie gesagt, die Frage nach der Herkunft der in diesem Stadium zum ersten Mal mit hinreichender Deutlichkeit hervortretenden Mesodermzellen nicht entscheiden, es ist daher auch immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass dieselben sich aus der Entodermanlage entwickeln.

Um diese Zeit oder auch schon etwas früher beginnt nun die Ausscheidung homogener Tropfen in den Entodermzellen, die sich dann scharf von den übrigen Zellen des Embryo unterscheiden lassen. ROBIN, der von einem Entoderm und Mesoderm auf diesem Stadium der Entwicklung nichts weiss, verlegt diese Bildung homogener, stark lichtbrechender Tropfen zwischen die drei grossen Furchungskugeln und das Blastoderm (unser Ectoderm), er lässt sie daher ganz neu entstehen und schreibt ihnen vorerst wenigstens keinen zelligen Character zu, wogegen schon RATHKE¹⁾ diese sog. Tropfen ROBIN's durch Umbildung von in die Tiefe gelangten kleinen Furchungszellen hervorgehen lässt, welche sich in Tropfen einer klaren Flüssigkeit umwandeln und die Bedeutung von Nahrungsdotter erlangen sollen. KOWALEWSKY²⁾ hingegen hat in seinen kurzen Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Nepheleis* die Bedeutung dieser Zellen als Darmdrüsenblatt schon hervorgehoben. — Es vollzieht sich hier in diesen Zellen derselbe Vorgang, welchen FOL³⁾ neuerdings ausführlich von dem Embryo der Heteropoden

1) RATHKE, l. c. p. 45.

2) KOWALEWSKY, l. c. p. 3.

3) FOL, H., Études sur le développement des mollusques. Sec. mém. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Archives de zoologie éx-

beschrieben hat und der sich auch bei vielen andern Mollusken und Würmern findet. Fol nennt die in den Entodermzellen zur Ausscheidung kommende Substanz Deutolecith und fasst den ganzen Vorgang als eine Aufspeicherung des flüssigen Nahrungsmaterials, in welchem die Eier schwimmen, des sog. Eiweisses, in den Entodermzellen auf.

Die Entodermzellen verlieren bei dieser Umwandlung ihren Kern nicht, derselbe wird nur sammt dem unveränderten Protoplasma der Zelle, das, je mehr die Deutolecithbildung zunimmt, auf einen relativ kleineren Raum beschränkt wird, nach den centralen Enden der Zellen hingedrängt, zwischen welchen sich denn nun auch sehr bald eine zuerst nur spaltartige Höhlung sichtbar macht, die spätere Darmhöhle.

Einen solchen weiter fortgeschrittenen Zustand habe ich im optischen Durchschnitt in Fig. 9 abgebildet, wo die Mesodermzellen sehr deutlich hervortreten und sich gegenüber dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium sehr vermehrt haben. Die Mundöffnung, welche sich später auf dem vorderen Ectoderm pol des Embryo findet, hat sich noch nicht angelegt; das Ectoderm überzieht die beiden Seiten des Embryo und stösst an die grossen Dotterkugeln an, die jedoch, wie die Figur zeigt, fast noch ganz unbedeckt sind. Das Mesoderm lässt sich, im Vorderende blattförmig ausgebreitet, unter dem Ectoderm verfolgen. Bei Ansichten auf dem vorderen Ectoderm pol, die jedoch selten zu erhalten sind, schien es mir, dass das Mesoderm symmetrisch zu beiden Seiten des Embryo sich finde, dass also die in Fig. 9 dargestellten Mesoderm-lagen jeder Seite sich nicht als ein continuirliches Keimblatt um das gesammte Entoderm herumziehen, sondern sich in Gestalt schmaler Zellreihen auf den beiden Seiten des Embryo erstrecken, und nur unter dem vorderen Ectoderm pol sich in der gezeichneten Weise blattförmig ausbreiten und mit einander vereinigen. Hinsichtlich der Entstehung dieses Mesoderms, der Anlage der späteren sog. Keimstreifen, muss ich hier noch hervorheben, dass ich keine Wahrnehmungen gemacht habe, die darauf hinwiesen, dass auf diesem Stadium oder früheren, seit sich das Mesoderm überhaupt auffinden lässt, eine Vermehrung oder Erzeugung dieser Mesodermzellen von Seiten der drei grossen Furchungskugeln geschieht. Dasselbe gilt jedoch auch für spätere Stadien von noch in den Eihüllen eingeschlossenen oder freigewordenen Embryonen mit deutlicher Anlage der Keimstreifen. Ich habe nie einen Theilungs-

perim. etc. Vol. V. Sep.-Abdr. p. 26 und 48. Ich kenne diese Deutolecithbildung auch recht wohl von den Embryonen der Pulmonaten, bei welchen sie bekanntlich in hervorragender Weise zu Stande kommt, und ich kann auf diese Beobachtungen hin versichern, dass die bezüglichen Erscheinungen bei den Mollusken und Würmern übereinstimmende sind.

process dieser grossen Furchungskugeln zu solchem Zweck gesehen, erst auf einem sehr späten Stadium des freien Embryolebens theilen dieselben sich zu einer Anzahl kleinerer Zellen, wie zuerst ROBIN gezeigt hat und ich zu bestätigen vermag¹⁾, welche Zellen in die Leibeshöhle gelangen, um hier einem bis jetzt noch unaufgeklärten Schicksal entgegen zu gehen. Ich habe diesen Punkt hier besonders hervorgehoben, da KOWALEWSKY²⁾ das Mesoderm von jenen drei grossen Furchungskugeln herleitet, die später am Hinterende der Keimstreifen gelegen sind, und nach ihm durch fortgesetzte Abtheilung kleiner Zellen nach vorn zu die Keimstreifen entstehen lassen sollen. Wie hervorgehoben, habe ich auf Stadien, wo schon ein deutliches Mesoderm vorhanden war, niemals eine Betheiligung dieser grossen Furchungszellen an dessen Wachstum beobachtet, obgleich ich eine solche für die erste Anlage des Entoderms und Mesoderms in einem noch höheren Grad, als ich dies gezeigt zu haben glaube, anzunehmen geneigt bin. Zunächst bildet sich nun — indem gleichzeitig die eigentliche Embryonalanlage, gewissermassen gestützt auf die drei grossen hinteren Furchungszellen mehr und mehr emporwächst und dadurch der gesammte Embryo sich der kugelförmigen Gestalt allmählig annähert — die Mundöffnung des Embryo. Obgleich ich diesen Vorgang nicht direct zu verfolgen vermochte, so kann derselbe doch kaum anders als in Gestalt einer Einstülpung vor sich gehend gedacht werden, wobei gleichzeitig, wahrscheinlich aus dem eingestülpten Ectoderm, eine dickwandige Röhre hervorgeht, der Oesophagus, der sich nach hinten in die noch sehr mässige Darmhöhle öffnet (Fig. 42). Auf die irrige Ansicht RATHKE's, dass die hintere grosse Furchungszelle sich zum Kopfende umbilde, brauche ich hier nicht näher einzugehen, da dieselbe ja durch die Arbeiten von KOWALEWSKY und namentlich ROBIN schon hinreichend widerlegt worden ist.

Die erste ganz deutliche Gruppierung des Mesoderms als Keimstreifen habe ich auf dem in Fig. 44 abgebildeten Stadium beobachtet, ich bin jedoch über den auf der Abbildung angegebenen Zusammenhang der beiden Keimstreifen am Mundende nicht ganz sicher geworden. In solcher Ausbildung trifft man die Keimstreifen schon höchst deutlich bei dem noch in der Dotterhaut eingeschlossenen Embryo, und ich kann daher auch SEMPER nicht zustimmen, wenn er die Keimstreifen bei *Nephelis* an dem beweglichen, mit Urnieren und Muskelzellen der Haut versehenen Embryo durch Verdickung des Ectoderms

1) RATHKE (l. c. p. 36—37) sieht bekanntlich in den drei kolossalen Zellen die erste Anlage zu dem Saugnapf.

2) KOWALEWSKY, l. c. p. 3.

entstehen lässt¹⁾. — Ich glaube in diesen Untersuchungen gezeigt zu haben, dass ihre Anlage sich viel früher vollzieht, und es scheint mir sehr fraglich, ob sich das Ectoderm hierbei betheiligt; jedenfalls geschieht dies jedoch nicht in der von SEMPER hervorgehobenen Weise. Eine an der gleichen Stelle von SEMPER erwähnte Eigenthümlichkeit dieser beweglichen Larve, an der sich die Keimstreifenbildung vollziehen soll, muss ich hier noch für einen Augenblick berühren. Er schreibt derselben nämlich eine ziemlich geräumige primitive Leibeshöhle zu, in welcher der blindgeschlossene, kuglige Magensack, durch einzelne Muskelzellen gehalten, aufgehängt sein soll. Nun findet sich aber bei Embryonen, die schon lange die Dotterhaut durchbrochen haben und in der Entwicklung bis zum Verwachsen der Keimstreifen schon vorge-rückt sind, noch gar keine Leibeshöhle in der Umgebung des Magensacks, wie dies auch schon aus den früheren Beobachtungen von RATHKE und ROBIN hervorgeht, sondern die mächtig angeschwollenen, von Deutolecith strotzenden Entodermzellen werden dicht von dem Ectoderm mit den unter ihm hinstreichenden, zarten zerstreuten Muskelfasern bedeckt. Eine Leibeshöhle findet sich nur in dem bewimperten Kopfsapfen in der Umgebung des Oesophagus und wird hier auch von zahlreichen Muskelzellen durchzogen, welche sich zwischen Leibeshöhle und Oesophagus ausspannen. — Im Anschluss an diese Bemerkung über die Leibeshöhle will ich sogleich eine weitere über die Beschaffenheit des Urdarmes anschliessen, bezüglich dessen ich mich mit ROBIN nicht in Uebereinstimmung befinde. Diesem Forscher zufolge soll sich nämlich der eigentliche Darmcanal des Embryo in derselben Weise wie der Oesophagus durch Entstehung einer Ectodermverdickung an der Stelle der späteren Mundöffnung bilden, in welcher Verdickung sich alsdann ein Canal herstellt, welcher sich als Mund nach aussen öffnet. Indem nun diese Bildungsmasse des Oesophagus allmählig zwischen die das Innere des Embryo erfüllenden homogenen, stark lichtbrechenden Körper (unsre Entodermzellen) hineinwächst, soll sich als directe Fortsetzung des Oesophagus der eigentliche Darm hervorbilden. ROBIN schildert diesen primitiven Darm daher auch als einen schmalen zelligen Cylinder, der durch die Mitte der stark lichtbrechenden fettähnlichen Körper, vom Ende des Oesophagus beginnend, nach hinten laufe. Eine eigentliche Darmhöhle soll sich in diesem Zellstrang erst verhältnissmässig sehr spät ausbilden. Hiermit sind nun meine Erfahrungen in völligem Widerspruch. Ich habe oben die Entstehung der primitiven Darmhöhle inmitten der Entodermzellen geschildert und finde, dass

1) SEMPER, l. c. p. 368.

diese Darmhöhle, in welche sich der Oesophagus von Anfang an öffnet, sich bei den aus ihrer Dotterhülle hervorgegangenen Embryonen, deren Rumpf nun schnell sehr mächtig heranwächst, sehr beträchtlich erweitert, nur von einer einfachen Lage der mit Deutolecith so reichlich erfüllten und mächtig vergrösserten Entodermzellen umschlossen. Von dieser mit klarer Flüssigkeit (ohne Zweifel die vom Embryo verschluckte Eiweissflüssigkeit des Cocons) angefüllten Darinhöhle hat ROBIN, wie es scheint, gar nichts gesehen. Ich kann hingegen nichts auffinden, was ich als den Zellenstrang zu deuten vermöchte, aus welchem nach ihm innerhalb der stark lichtbrechenden Körper der eigentliche Darm entstehen soll. Meinen Beobachtungen zufolge sind es denn auch die an Deutolecith reichen Entodermzellen, durch deren spätere Umbildung und reichliche Vermehrung das Epithel des Darmes seinen Ursprung nimmt, wenn ich auch nicht im Stande bin, die gesammte Folge von Umbildungsstufen hier vorzulegen, welche diese eigenthümlichen Entodermzellen noch zu durchlaufen haben. Nach ROBIN hingegen soll aus seinen homogenen, stark lichtbrechenden Körpern schliesslich eine den Darm umgebende Schicht von Leberzellen hervorgehen.

Von den zerstreuten Beobachtungen, welche mir bis jetzt nur über die spätere Entwicklungsgeschichte des aus seinen Eihüllen befreiten Nephelisembryo vorliegen, will ich hier nur noch eine hervorheben, welche eine Frage berührt, die durch die neuesten Untersuchungen von SEMPER ein erhöhtes Interesse erhalten hat.

Schon RATHKE¹⁾ hat gezeigt, dass das obere Schlundganglion von Nephelis eine von der Bauchganglienkeite gesonderte Entstehung nimmt; er fand nämlich auf der Rückseite des Oesophagus (von noch ovalen Embryonen, mit nicht vereinigten Keimstreifen) »eine besondere Gruppe von dichtgedrängten, rundlich-eckigen Zellen, die erst nach dem Beginn der zweiten Periode entstanden sind und einen kurzen, im Verhältniss zur Länge aber ziemlich breiten Halbgürtel darstellen« (vergl. auch seine Fig. 4 u. 4, Taf. V). SEMPER beschreibt nun bei Nephelis zwei zu den Seiten des Kopfpapfens sich entwickelnde Kopfkeimstreifen, die gesondert von den Rumpfkeimstreifen und wie diese durch Einsenkung aus dem Ectoderm sich bilden sollen. Aus diesen Kopfkeimstreifen sollen nun nach ihm der nervöse Schlundring, jedoch auch noch andere Theile des Kopfes (Muskulatur etc.) hervorgehen, und er glaubt diese Kopfkeimstreifen mit der von RATHKE beschriebenen Anlage des oberen Schlundganglions identificiren zu dürfen²⁾. Meinen Beobach-

1) RATHKE, l. c. p. 26.

2) SEMPER, l. c. p. 214, 246. SEMPER befindet sich auch entschieden im Irrthum, wenn er glaubt, dass die Beobachtungen LEUCKART's an *Hirudo medicinalis* gleich-

tungen zufolge ist dies letztere jedoch nicht zutreffend, sondern die von RATHKE geschilderte Anlage des oberen Schlundganglions und die SEMPER'schen Kopfkeimstreifen sind verschiedene Gebilde. Letztere nämlich sind auch mir aufgefallen, es sind bandförmige Anhäufungen kleiner Zellen, die mit denen der Rumpfkeimstreifen ganz übereinstimmen, zu beiden Seiten der Rückenhälfte des Kopfzapfens, genau auf der Grenze desselben gegen den Rumpf. Es scheint mir jedoch fraglich, ob diese Kopfkeimstreifen eine von den Rumpfkeimstreifen verschiedene Entstehung haben, und ob nicht vielmehr beide auf einem früheren Stadium der Entwicklung einen gemeinsamen Keimstreifen bilden, der sich erst später in diese beiden Theile auf jeder Seite des Embryo gesondert hat. Das RATHKE'sche Kopfganglion hingegen findet sich bei Embryonen von 0,5 Mm. Länge in der halben Länge des Oesophagus, demselben auf der Rückseite dicht aufgelagert. Es setzt sich zusammen aus einem Haufen rundlicher ziemlich stark granulirter Zellen, der nach beiden Seiten hin den Oesophagus etwas umfasst. Die Grösse dieser Zellen ist viel beträchtlicher als die der Kopfkeimstreifen. Ueber die Entstehung dieses Zellenhaufens, den ich wie RATHKE für die Anlage des dorsalen Schlundganglions halten muss, habe ich Folgendes finden können. Embryonen von 0,36 Mm. Länge zeigten noch nichts von demselben. Bei einem Embryo von 0,46 Mm. hingegen zeigte sich auf der Rückseite des Oesophagus eine von dem Ectoderm dicht oberhalb des Mundes ausgehende Wucherung, die als eine beutelförmige Zellenmasse auf der Rückseite des Oesophagus herunterhing (Fig. 44). Bei einem andern Embryo hatte sich diese Zellenmasse schon deutlicher von ihrer Ursprungsstätte gesondert. Es scheint mir hiernach nicht fraglich, dass die Entstehung des dorsalen Ganglions zurückzuführen ist auf eine über

falls die Entstehung des oberen Schlundganglions aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen, entsprechend den von ihm bei Nais und Chaetogaster gefundenen beiden Sinnesplatten bewiesen (vergl. SEMPER, l. c. p. 246). Aus der Beschreibung LEUCKART's lässt sich meiner Meinung nach im Gegentheil nur entnehmen, dass die Anlage des oberen Schlundganglions (des Gehirnes nach ihm) eine ursprünglich unpaarige ist. Er sagt nämlich hierüber (Menschl. Parasiten. Bd. I. p. 705): »Sie (die Bildung des Hirnes) geschieht unabhängig von dem Primitivstreifen, durch Entwicklung eines Zellenstranges, der bogenförmig die Mundöffnung umfasst, und sich an die vordern Ecken des Primitivstreifens anlegt, ohne jedoch gleich anfangs damit in eine continuirliche Verbindung zu treten. Da derselbe überdies eine anfangs nicht eben sehr beträchtliche Dicke besitzt etc.« Wenn LEUCKART späterhin auf p. 706 von zwei einfachen seitlichen Anschwellungen spricht, so bezieht sich dies ohne Zweifel auf die spätere Umwandlung dieses einfachen Zellenstrangs zu der definitiven Gestalt des obern Schlundganglions, was daraus folgt, dass diese Anschwellungen mit dem Unterschlundganglion schon in Zusammenhang stehend geschildert werden.

dem Mund stattfindende Wucherung des Ectoderms und dass es am Oesophagus weiter hinabrückt, nachdem es sich von seiner Entstehungsstätte gesondert hat ¹⁾).

Wie schon früher bemerkt, war es bei Vornahme dieser Beobachtungen meine Absicht, die Frage nach der Bedeutung des sog. Blastoporus, der ursprünglichen Gastrulaöffnung, bei den untersuchten Thieren ihrer Lösung näher zu bringen. Während sich dieses Ziel bei *Paludina* mit Sicherheit erreichen liess, liegen hingegen die Verhältnisse bei *Nephele* weniger klar vor, ja es darf wohl behauptet werden, dass sich dieses Object zur sicheren Entscheidung dieser Frage nur wenig eignet.

Die Furchung und Keimblätterbildung dieses Wurmes vollzieht sich in einer so eigenthümlichen Weise, dass es schwer hält diesen Vorgang mit einer der bis jetzt beschriebenen Arten der Keimblätter- oder Gastrulabildung direct zu vergleichen, sondern es scheint hier bei näherem Zusehen eine Art Zwischenstufe zwischen zwei Formen der Gastrulabildung vorzuliegen, nämlich zwischen derjenigen durch Epibolie (sog. Amphigastrula HAECKEL'S) und der Discogastrulabildung. Anscheinend hat die Furchung und Keimblätterbildung von *Nephele* eine ziemliche Aehnlichkeit mit der ersten jener beiden Arten der Gastrulabildung, bei näherer Betrachtung findet sich jedoch ein wesentlicher Unterschied, nämlich die Bildung eines vollständigen Entoderms und Mesoderms, ja der Mundöffnung und anderer Organe bevor noch die Ueberwachsung der drei grossen hinteren Furchungszellen durch das Ectoderm sich vollendet hat. Die Abweichung von der Gastrulabildung durch Epibolie wird eben durch das eigenthümliche Verhalten der drei grossen Furchungskugeln hervorgerufen, die sich zum eigentlichen Entoderm oder Mesoderm kaum mit einiger Sicherheit rechnen lassen, und deren schliessliches Schicksal — nämlich ihr Zerfall in eine Anzahl kleiner Zellen, welche sich in der Leibeshöhle zu zerstreuen scheinen und hier vielleicht auch nur zu Grunde gehen — hinsichtlich ihrer Bedeutung, ob zum Ento- oder Mesoderm gehörig, ebenfalls keinen Aufschluss zu verleihen vermag.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, wo eigentlich bei dem *Nephele*-embryo die, dem Blastoporus einer echten Gastrula entsprechende

1) Auch für *Lumbricus* scheint, durch die vor Kurzem veröffentlichten Untersuchungen von B. HATSCHEK (Beiträge zur Entwicklungsgesch. und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. zu Wien 1876. Bd. 74. 4. Abth. Octoberheft), die unpaare und sehr frühzeitige Entstehung des oberen Schlundganglions in ähnlicher Weise wie bei *Nephele* und im Gegensatz zu SEMPER'S Ansicht festgestellt.

Stelle zu suchen sei, so können wir als solche nur die schliessliche Verwachsungsstelle des Ectoderms betrachten, denn sonst findet sich an dem Nephelisembryo keine Stelle, die sich dem Blastoporus vergleichen liesse. Keiner Frage kann es jedoch unterliegen, dass die Mundöffnung des Nephelisembryo, welche ohne Zweifel in die definitive Mundöffnung des reifen Thieres übergeht, sich in keiner Weise mit dem Blastoporus in Zusammenhang bringen lässt, dass daher für Nephelis von einem Uebergehen der Gastrulaöffnung in die bleibende Mundöffnung nicht die Rede sein kann. Wenn wir jedoch berechtigt sind, die Verschlussstelle des Ectoderms als ein Homologon des Gastrulamundes aufzufassen, so liegt natürlich die Möglichkeit viel näher, die spätere Afteröffnung mit dem Blastoporus in Beziehung zu setzen, da beide ja ihrer örtlichen Lage nach nahezu übereinstimmen, wenn auch ein bleibender und direct in die Afteröffnung übergehender Blastoporus nicht vorhanden ist.

Aus diesen Betrachtungen, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, würde sich also ergeben, dass bei Nephelis die Mundöffnung nicht dem Gastrulamund entsprechen kann, ein Resultat, das ähnlich wie die Erfahrungen hinsichtlich der Paludina mit den durch Beobachtung anderer Anneliden erzielten Ergebnissen zum Theil nicht in Einklang steht. So ist es bekannt, dass KOWALEWSKY¹⁾ bei *Lumbricus* die Einstülpungsöffnung, den Gastrulamund, auch zur definitiven Mundöffnung werden lässt²⁾ und auch aus anderen Abtheilungen der Würmer sind Beispiele bekannt geworden, welche zeigen, dass der Blastoporus zur Mundöffnung zu werden vermag, so dass wohl die Vermuthung gerechtfertigt war, auch hier ähnliches anzutreffen. Dagegen liegen nun auch Angaben vor, welche es für andere Anneliden sehr wahrscheinlich machen, dass die Gastrulaöffnung in Beziehung zu der definitiven Afteröffnung steht. So einmal die Beobachtungen von WILLEMOES-SUHM³⁾, der für drei von ihm beobachtete Annelidentarven mit grosser Bestimmtheit angiebt, dass die Afteröffnung sich vor der Mundöffnung bilde; und dann die neueren Beobachtungen von GIARD⁴⁾, der bei *Salmacina Dysteri* die Afteröffnung in der Nähe des Blastoporus entstehen sah. Ich kann übrigens nur den letzteren Angaben von GIARD hinsichtlich der von uns hier berührten Frage Beweiskraft zuschreiben, da es sich bei derselben

1) KOWALEWSKY, l. c. p. 21.

2) Neuerdings ist diese Beobachtung von KOWALEWSKY und B. HATSCHEK bestätigt worden (l. c. p. 6).

3) WILLEMOES-SUHM, R. von, Biolog. Beobachtungen über niedere Meeresthiere. Diese Zeitschr. Bd. XXI. p. 380—396.

4) GIARD, Note sur l'embryogénie de la *Salmacina Dysteri*, Huxley. Compt. rend. 47. janv. 1875.

ja nicht darum handelt, ob eine oder die andere der beiden Oeffnungen früher oder später vorhanden ist, sondern um den Ort ihrer Entstehung und die Elemente, aus welchen sie hervorgeht. Bei *Nepheleis* tritt ja gerade die definitive Mundöffnung viel früher auf als die Afteröffnung, obgleich es die letztere ist, die sich allein mit dem Blastoporus in Beziehung bringen lässt¹⁾.

Ich habe früher hervorgehoben, dass die Keimblätterbildung von *Nepheleis* auch gewisse Anklänge an die sog. Discogastrulabildung zeigt, und hierüber möchte ich hier noch einige Worte zufügen. Betrachten wir uns z. B. das Stadium des in Fig. 9 dargestellten Embryos, so fällt uns die Vergleichbarkeit desselben mit den Erscheinungen der Discogastrulabildung wohl auf. Wir haben hier nur eine spärlichere Entwicklung des sog. Nahrungsdotters, auf welchem die Keimscheibe bei der echten Discogastrula aufgelagert ist, und dieser Nahrungsdotter wird hier nicht durch einen ungetheilten Dotterrest, sondern durch drei grosse Furchungszellen repräsentirt, welche sich noch aus den ersten Zeiten des Furchungsprocesses unverändert erhalten haben. Als wirklicher Nahrungsdotter können diese drei Zellen, wenn überhaupt, doch nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen, da dem Embryo ein so reichliches Nahrungsmaterial in anderer Weise dargeboten ist, dass sein rasches Wachsthum die erwähnten drei grossen Zellen in kurzer Zeit zu relativ sehr unbedeutenden Bestandtheilen des Embryonalleibes herabdrückt²⁾.

1) Nach KOWALEWSKY soll auch bei *Phoronis* die Einstülpungsöffnung der Gastrula zur Afteröffnung werden (vergl. das Referat in LEUCKART's Jahresbericht f. 1866—67. p. 72), jedoch macht schon LEUCKART darauf aufmerksam, dass diese Angabe der Vergleichung der von KOWALEWSKY beobachteten Larvenform mit der *Actinotrocha* widerspreche. Ich habe hierüber kein selbständiges Urtheil, da mir die KOWALEWSKY'sche Arbeit nicht zugänglich ist.

2) Hinsichtlich dieser 3 grossen Zellen des Embryo von *Nepheleis* und anderer Hirudineen ist von LEUCKART die Vermuthung ausgesprochen worden (*Menschl. Parasiten. Bd. I. p. 698—699*), dass dieselben den sogen. Urnieren des Hirudoembryo entsprechen könnten, daher als eine Art embryonaler abscheidender Organe zu betrachten seien. Nun besitzt ja bekanntlich der *Nepheleis*embryo gleichfalls Organe, welche ohne Zweifel den sog. Urnieren des medicinischen Blutegels gleichzustellen sein werden, nämlich die zu jeder Seite des Rumpfes sich findenden complicirten Systeme von Gefässschlingen. Ich kann nun bestimmt versichern, dass diese Gefässbildungen des *Nepheleis*embryo, deren Hervorgehen aus unter dem Ectoderm zerstreuten Mesodermzellen ich für ziemlich sicher halte, in gar keiner Beziehung zu jenen drei grossen Zellen am Hinterende des Keimstreifens stehen. Auch will ich bemerken, dass sich an diesen Gefässen keine Mündung nach aussen auffinden lässt, und ihr Inhalt immer ganz klar und wasserhell erscheint. Ich kann nicht in Abrede stellen, dass vielleicht in jenen drei grossen Zellen namentlich in den späteren Zeiten ihrer Existenz Abscheidungen stattfinden, da ich mir

Noch in anderer Hinsicht würden sich jedoch die drei grossen Furchungszellen von Nephelis von den Nahrungsdotterzellen oder dem Nahrungsdotter bei der Discogastrulabildung unterscheiden, nämlich dadurch, dass sie nicht wie diese in die Darmhöhle des sich entwickelnden Embryo sondern in dessen Leibeshöhle gelangen.

Carlsruhe, März 1877.

selbst das Auftreten von zahlreichen gelben Körnchen notirt habe; keinesfalls können jedoch diese Zellen in morphologischer Beziehung mit den sog. Urnieren von Hirudo verglichen werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV u. XVI.

Buchstabenbezeichnung.

<i>a</i> , After (ursprüngliche Einstülpungs- öffnung der Gastrula),	<i>mf</i> , Mantelfalte,
<i>au</i> , Augenbläschen,	<i>mh</i> , Mantel- (Kiemen-) höhle,
<i>ec</i> , Ectoderm,	<i>ms</i> , Mesoderm,
<i>en</i> , Entoderm,	<i>n</i> , Niere,
<i>f</i> , Fuss,	<i>o</i> , Otolithenblase,
<i>gf</i> , Fussganglion,	<i>os</i> , Mundöffnung,
<i>gk</i> , oberes Schlundganglion,	<i>oes</i> , Oesophagus,
<i>h</i> , Herz,	<i>sch</i> , Schale,
<i>hb</i> , Herzbeutel,	<i>schd</i> , Schalendrüse,
<i>i</i> , Darm,	<i>t</i> , Tentakel,
<i>l</i> , Leber,	<i>ud</i> , Urdarm,
<i>m</i> , Muskelzellen,	<i>v</i> , Velum,
<i>mg</i> , Magen,	<i>x</i> , urnierenartiger Körper,
	<i>z</i> , Zungenscheide.

Fig. 1. Embryo, der den Beginn der Gastrulaeinstülpung zeigt. (Grösster Durchmesser = 0,085 Mm.)

Fig. 2. Embryo, bei welchem die Einstülpung weiter fortgeschritten ist.

Fig. 3. Noch weiterer Fortschritt der Einstülpung. *r*, ein Richtungskörper.

Fig. 4. Die Einstülpung ist vollendet, der Blastoporus etwas auf die spätere Rückseite verschoben, und das Velum und Mesoderm angelegt.

Fig. 5. Etwas weiter entwickeltes Stadium; Mesoderm bedeutend weiter gebildet.

Fig. 6. Mesoderm schon nahezu bis zu dem oberen Pol ausgewachsen. Höhe des Embryo etwa = 0,204 Mm.

Fig. 7. Ein ähnliches, jedoch etwas weiter entwickeltes Stadium wie Fig. 6. von unten auf die Afteröffnung betrachtet; das Mesoderm lässt eine symmetrisch-zweiseitige Ausbildung deutlich erkennen.

Fig. 8. Schalendrüse und Mundöffnung gerade angelegt; die Leibeshöhle im Vorderende durch Auseinanderweichen der Mesodermsschichten entstanden. Die urnierenartigen Körper α sind schon vorhanden. Ansicht von der Rückseite.

Fig. 9. Profilansicht eines Embryo mit Schalendrüse, Mundanlage und allseitig ausgebildeter Leibeshöhle. Der Fuss beginnt sich hervorzuwölben.

Fig. 10. Etwas weiter entwickelter Embryo. Höhe = 0,33 Mm. Dicht vor Beginn der Schalenbildung.

Fig. 11. Etwas weiter entwickelter Embryo mit Schalenrudiment und schon vollständig ausgestülpter Schalendrüse. Verhältnissmässig stärker vergrössert als die vorhergehenden Figuren. Höhe des Embryo etwa = 0,40 Mm. Otolithenblase und Mantelfalte angelegt.

Fig. 12—15. Weitere Stadien in Profilansicht, jedoch die einzelnen Stadien nicht in ihrem richtigen Grössenverhältniss dargestellt. Auf Fig. 15 γ die Oeffnung des Magens in die Leber.

Fig. 16. Hinterer Theil des Eingeweidesackes eines etwas weiter als Fig. 15 entwickelten Embryos. 16 *a* von der rechten Seite, wo sich hauptsächlich die Niere deutlich präsentirt, gesehen; 16 *b* von der linken Seite, hier tritt das Herz deutlicher hervor.

Fig. 17. Ein Augenbläschen, dessen Einstülpungsöffnung sich noch nicht geschlossen hat, von einem Stadium etwas weiter wie Fig. 14.

Fig. 18. Ein Otolithenbläschen von einer ähnlichen Entwicklungsstufe wie Fig. 14, lässt noch deutlich die kleine Einstülpungsöffnung wahrnehmen.

Tafel XVII.

Entwicklungszustände der Eier von *Neritina fluviatilis* darstellend:

Fig. 1. Ein unfruchtbarer Dotter mit zwei Richtungsbläschen. Im Dotter wie in den Richtungsbläschen treten nach Behandlung mit BEALE'Schem Carmin und Auswaschen mit Salzsäureglycerin stark gefärbte Kerngebilde hervor. Fig. 1 *a* stellt die beiden Richtungsbläschen stärker vergrössert dar.

Fig. 2. Zwei andere Richtungsbläschen von einem unfruchtbaren Dotter, in derselben Weise behandelt.

Fig. 3 *a* und *b*. Furchungsstadium eines fruchtbaren Dotters. 3 *a* Ansicht auf den die Richtungsbläschen tragenden (animalen) Pol. Fig. 3 *b* Ansicht von der Seite.

Fig. 4 *a* und *b*. Weiter fortgeschrittenes Furchungsstadium. 4 *a* Ansicht des animalen, 4 *b* Ansicht des vegetativen Pols.

Fig. 5—7. Drei verschiedene Furchungszustände unfruchtbarer Dotter. Fig. 5 *r* Richtungsbläschen.

Tafel XVIII.

Furchungszustände und frühe Embryonalzustände von *Nephele vulgaris* darstellend.

Fig. 1—9. Zur Furchung und Keimblätterbildung, worüber der Text zu vergleichen ist. Die blau gezeichneten Zellen stellen das Entoderm vor, die roth gezeichneten der Fig. 8 und 9 die Anlage des Mesoderms. Fig. 8 und 9 optische Durchschnitte.

Fig. 10. Kopfpapfen eines aus der Dotterhaut schon befreiten ovalen Embryo (von 0,46 Mm. Länge), vom Rücken gesehen. *g* Anlage des oberen Schlundganglions nach RATHKE, durch eine Wucherung des Ectoderms auf der Rückseite des Mundes entstehend.

Fig. 11. Ein noch in der Dotterhaut eingeschlossener, jedoch nahe vor dem Austreten stehender Embryo, mit deutlicher Mundöffnung, zu sehr kenntlichen Keimstreifen (*k*) gruppiertem Mesoderm, über deren in der Abbildung angedeuteten Zusammenhang am Munde ich jedoch nicht ganz sicher bin. — Die drei grossen Zellen *z* noch ganz unbedeckt.

Fig. 12. Etwas weiter entwickeltes Stadium von einem schon aus der Dotterhaut herausgetretenen Embryo. Oesophagus (*oes*) und die, von den stark mit Deutolecith gefüllten Entodermzellen (*E*) umgebene Darmhöhle (*dh*) sehr deutlich. Die Ausdehnung der Keimstreifen (*k*), die hinten im optischen Querschnitt zu sehen sind, liess sich nicht scharf feststellen. Auch bei diesem Embryo erscheinen die drei grossen Zellen (*z*) in der gezeichneten Lage des Embryo noch ganz unbedeckt.

Fig. 13. Weiter entwickelter Embryo von 0,30 Mm. Höhe. Die weite, von den grossen Entodermzellen umgebene Darmhöhle (*dh*) sehr gut sichtbar; *kk* Kopfkeimstreifen, *k* Rumpfkeimstreifen, welche auf diesem Stadium noch ziemlich weit von einander getrennt sind. *u*, erste Anlage der urnierenartigen Gefässe unter dem Ectoderm, zuerst in Gestalt einer einfachen Schlinge jederseits. In ihrer Umgebung bemerkt man eine Anzahl zerstreuter Mesodermzellen, die, wie mir scheint, an der Bildung der Gefässwände betheiligt sind, und aus welchen sich späterhin auch die zarte Längs- und Ringmuskulatur des Embryo entwickelt. Im Hinterende des Embryo bemerkt man eine Anzahl dieser Zellen, die anscheinend in der Bildung einer hinteren Gefässschlinge begriffen sind, wie sie sich auf spätern Stufen des embryonalen Lebens findet. Oberes Schlundganglion noch nicht angelegt.

Fig. 1.

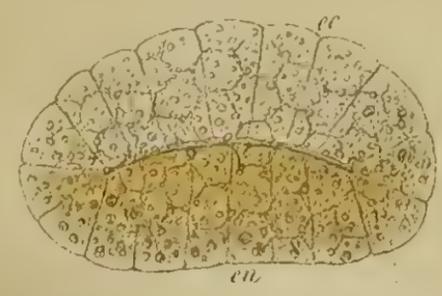


Fig. 2.

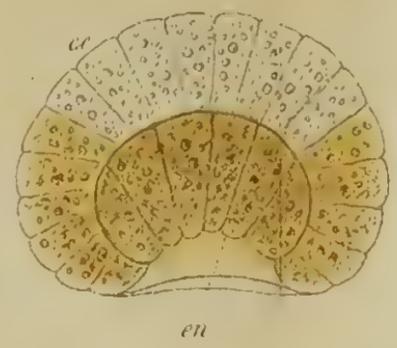


Fig. 3.

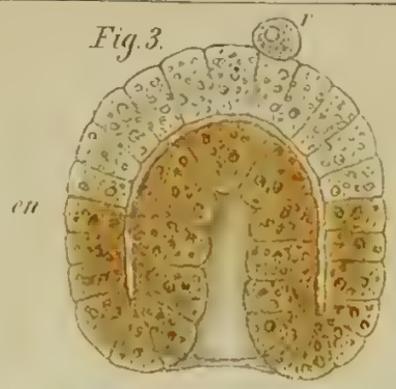


Fig. 4.

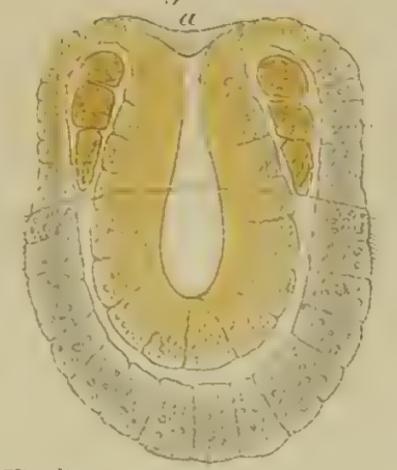


Fig. 11.

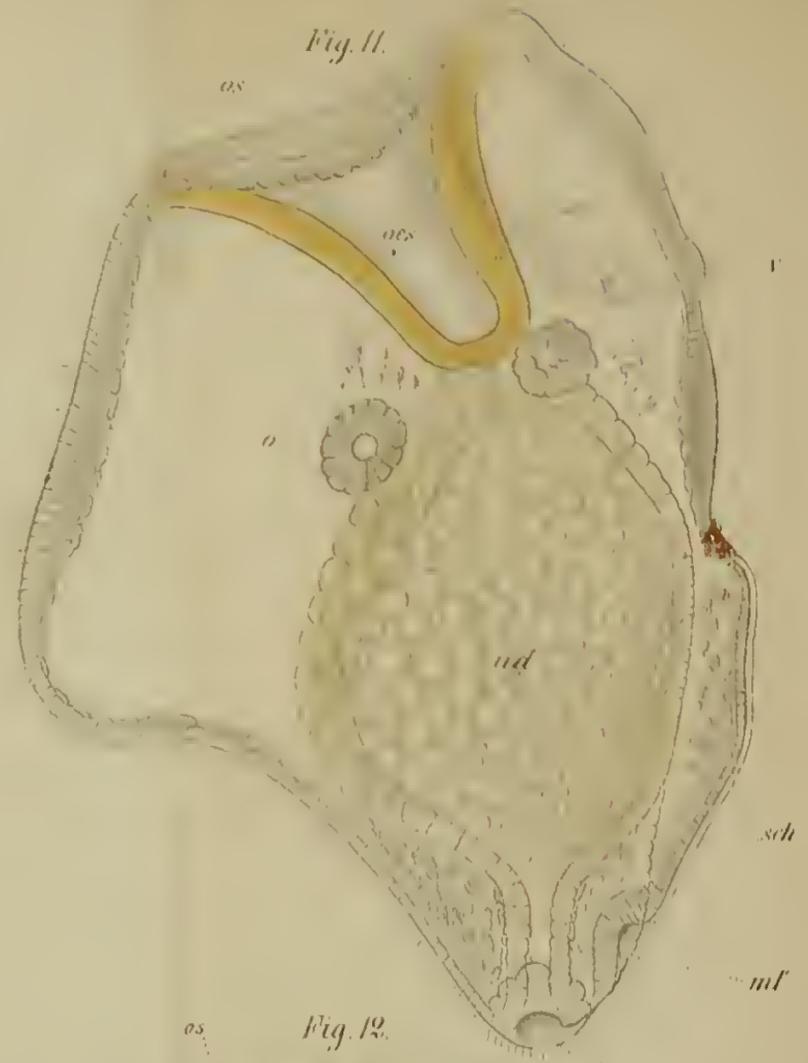


Fig. 5.

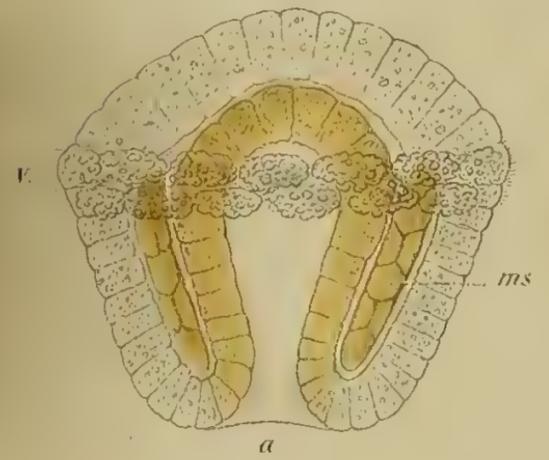


Fig. 6.

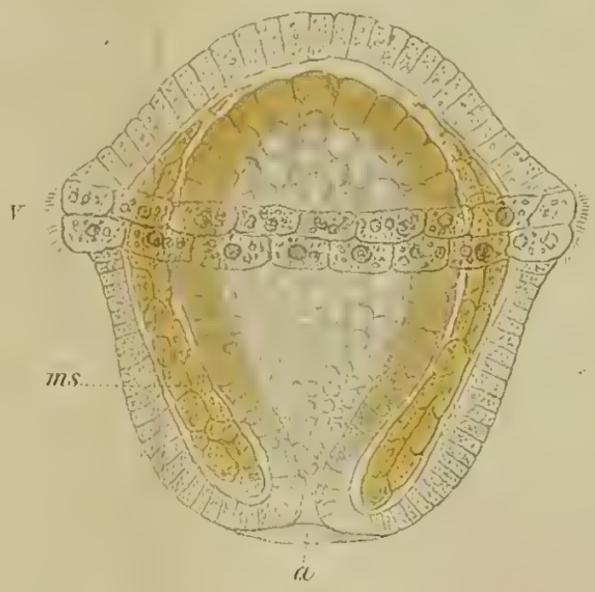


Fig. 7.

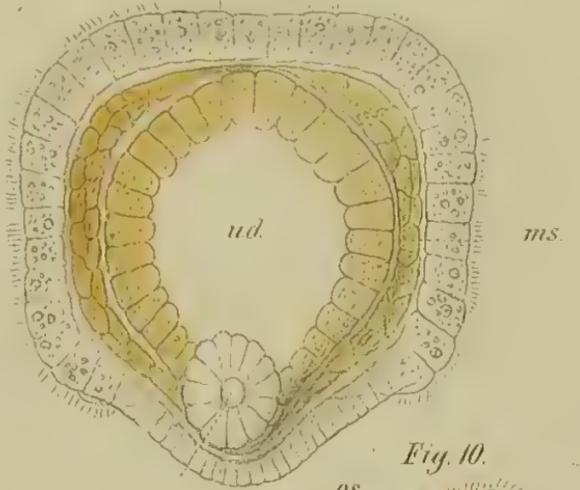


Fig. 8.

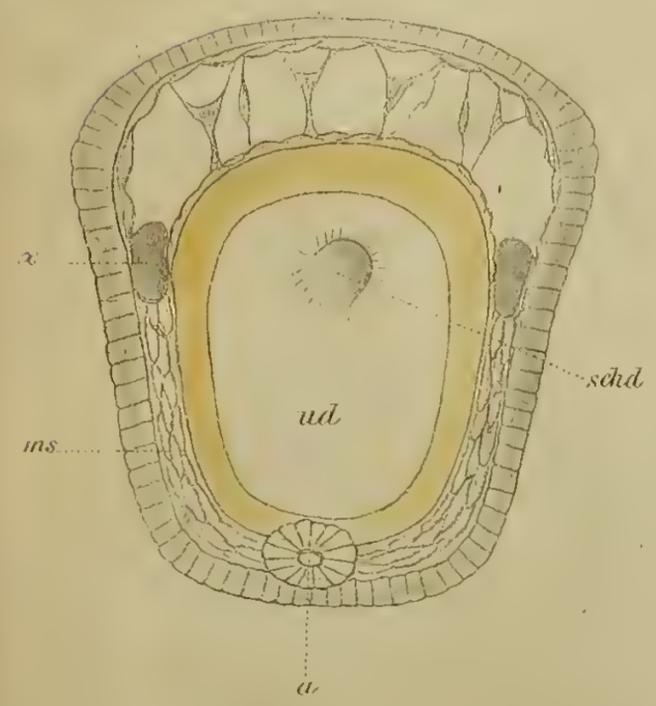


Fig. 9.



Fig. 10.

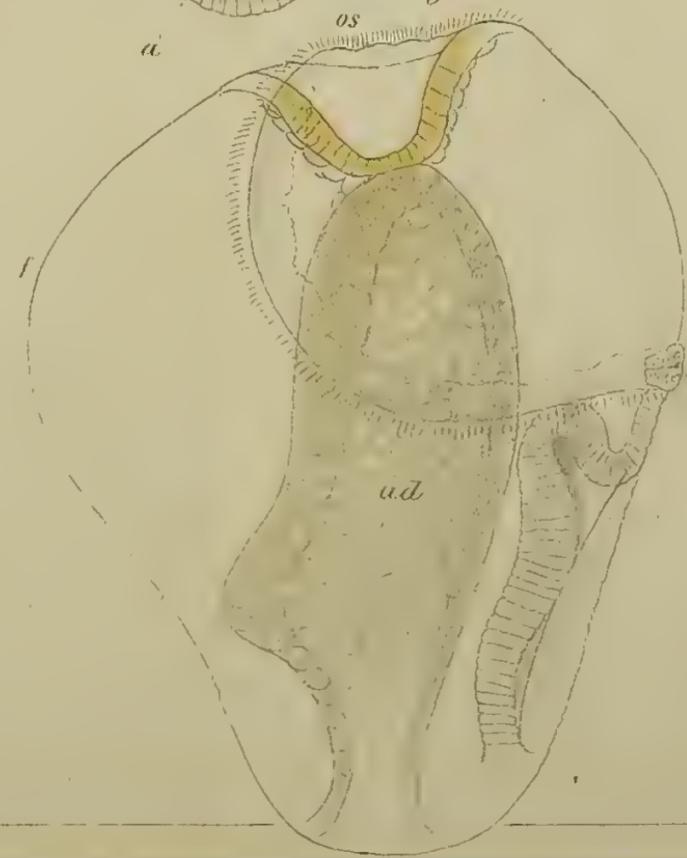


Fig. 12.

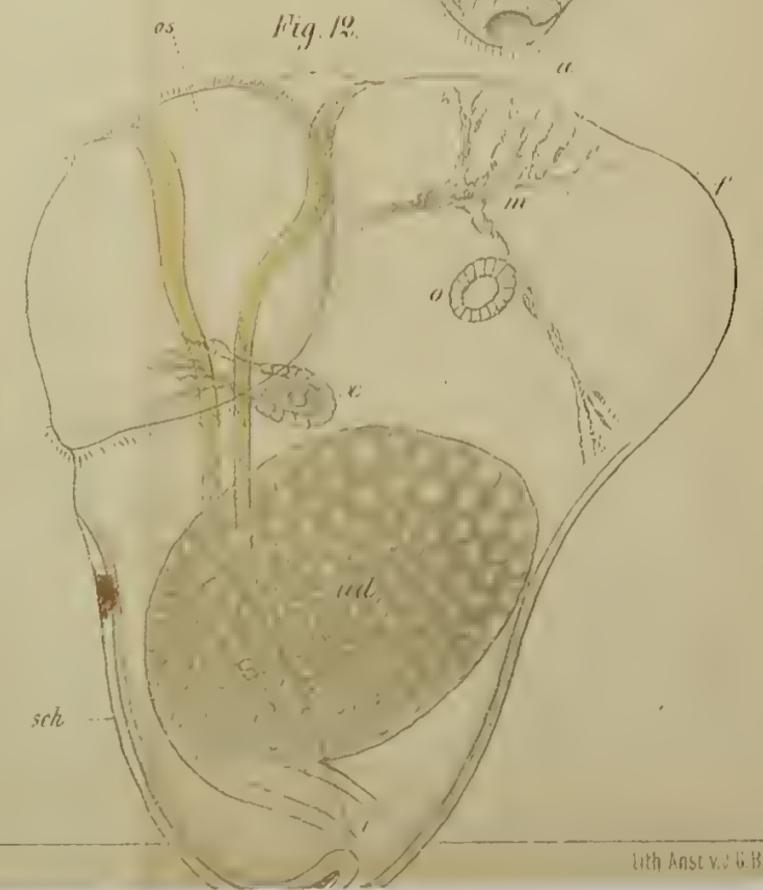




Fig. 13



Fig. 16a.



Fig. 17

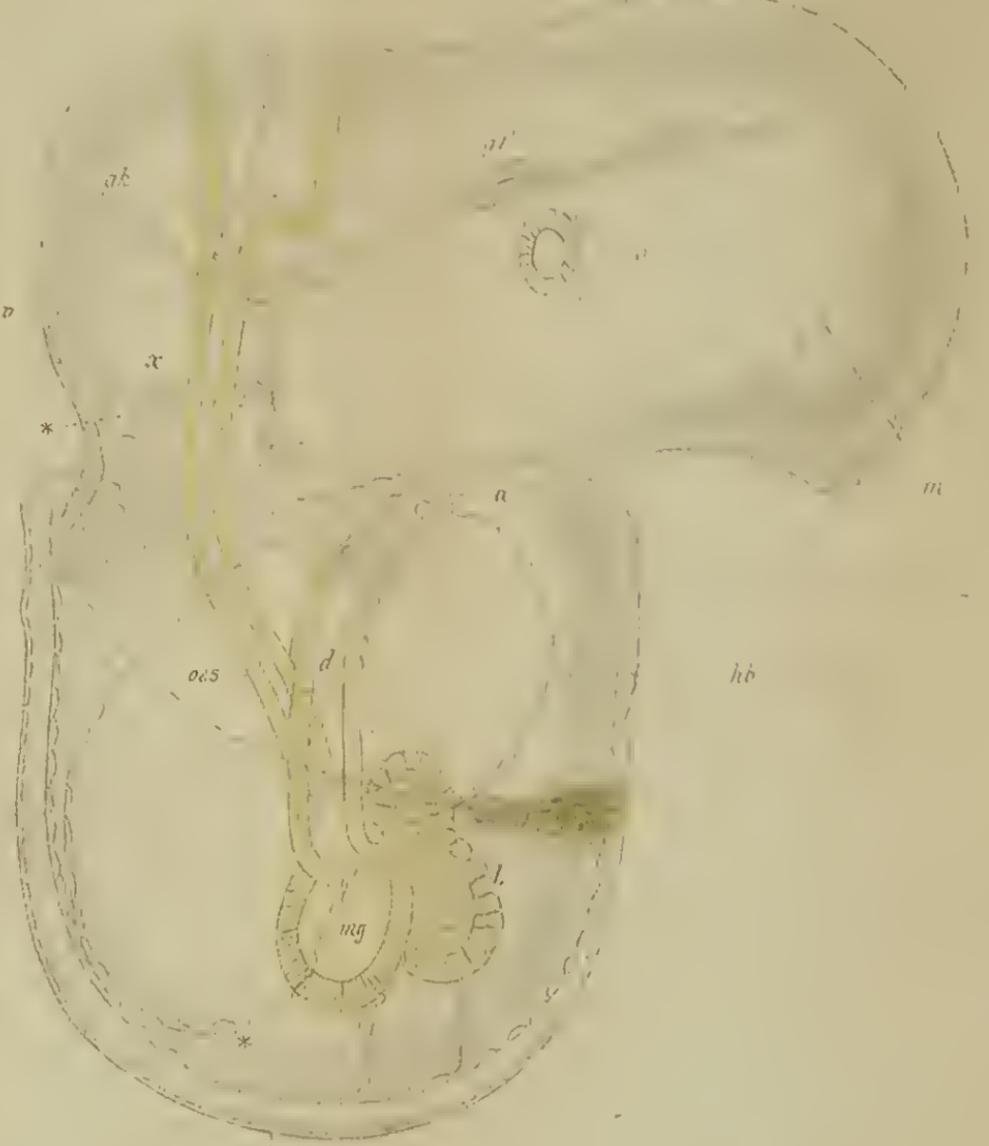


Fig. 15.

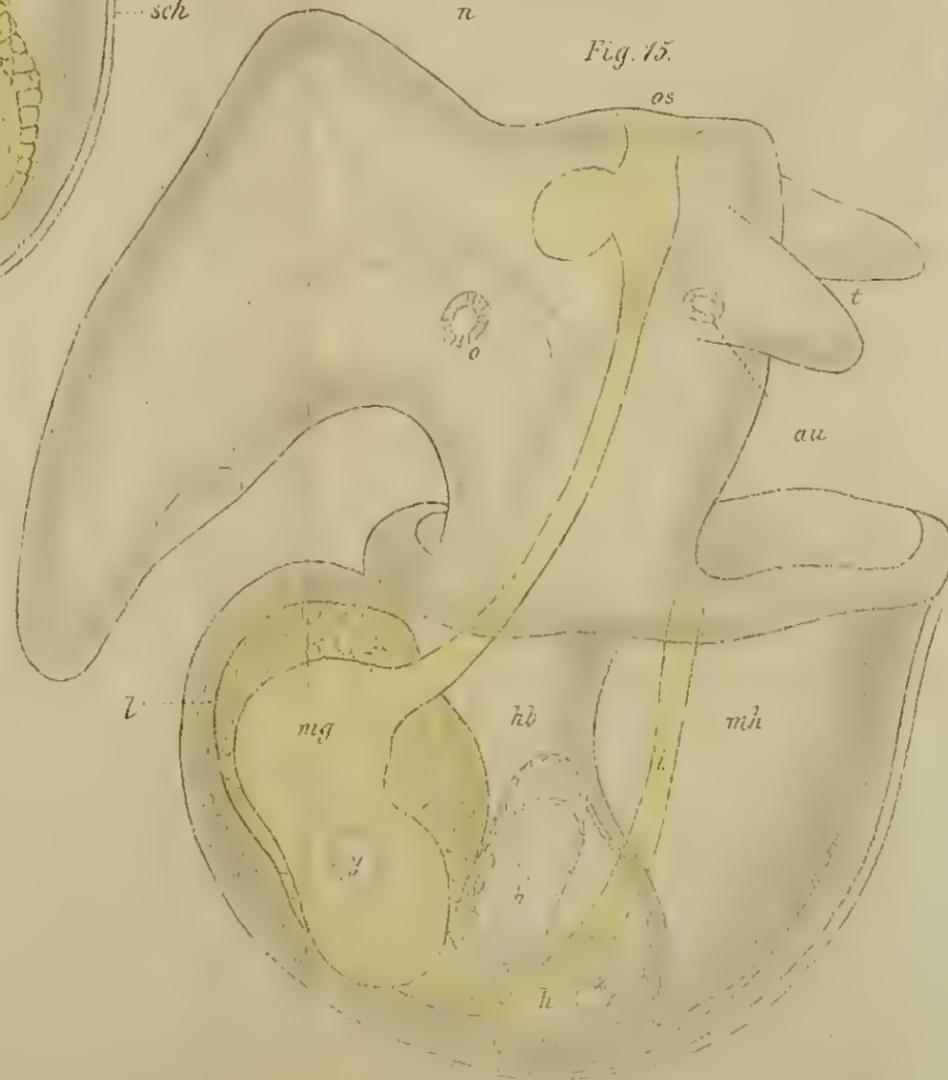


Fig. 16b.

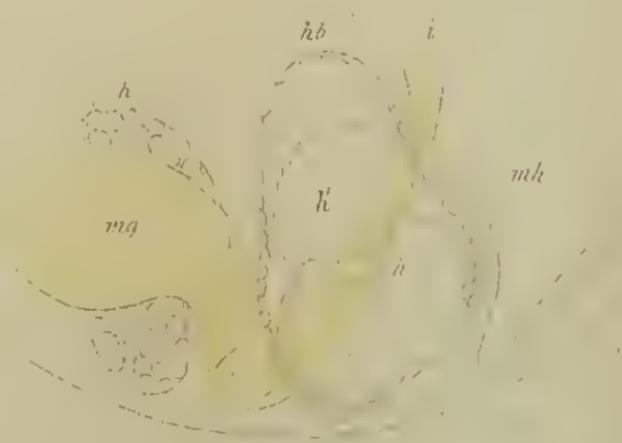


Fig. 17.



Fig. 18.





Fig. 1.

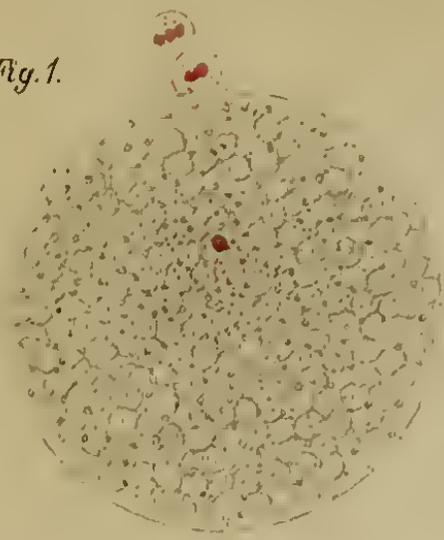


Fig. 1a.



Fig. 2.



Fig. 7.

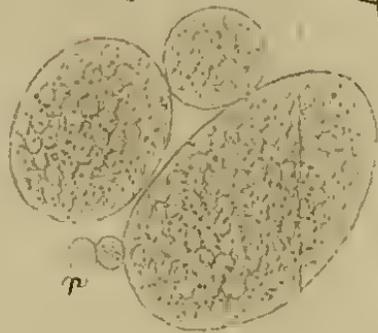


Fig. 3a.

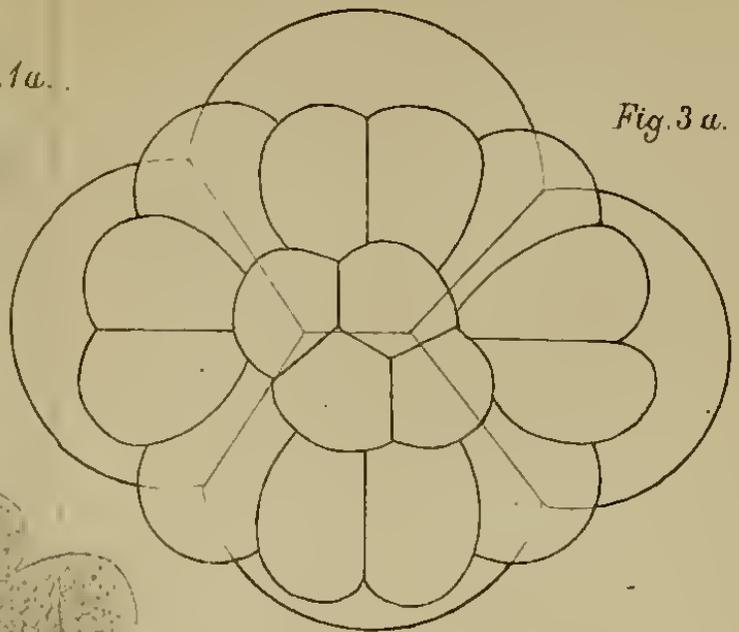


Fig. 5.



Fig. 3b.

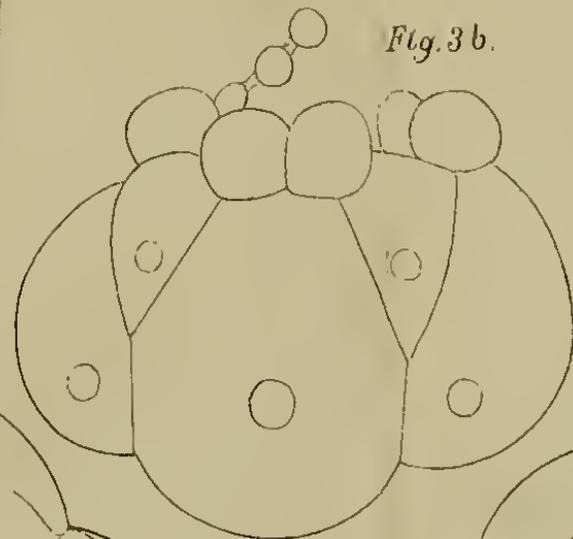


Fig. 6.

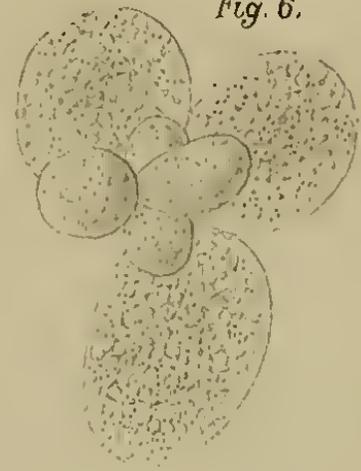


Fig. 4a.

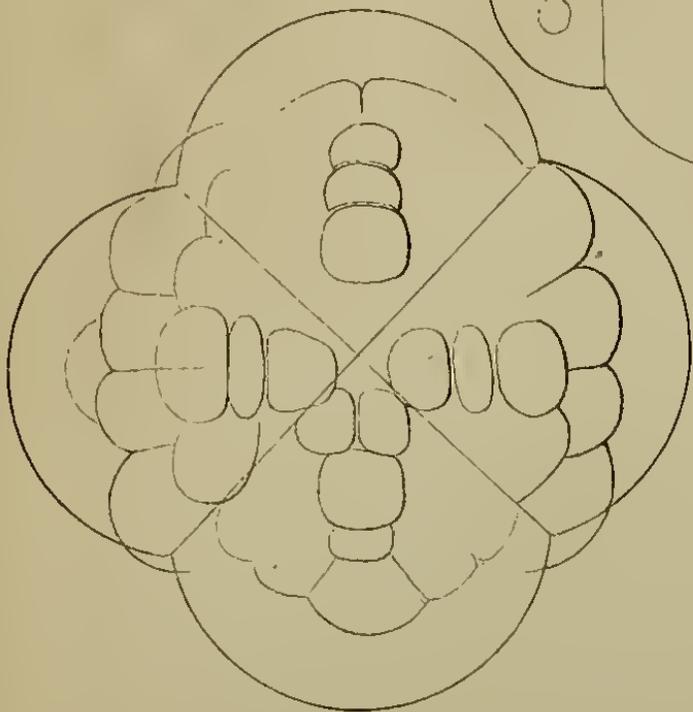
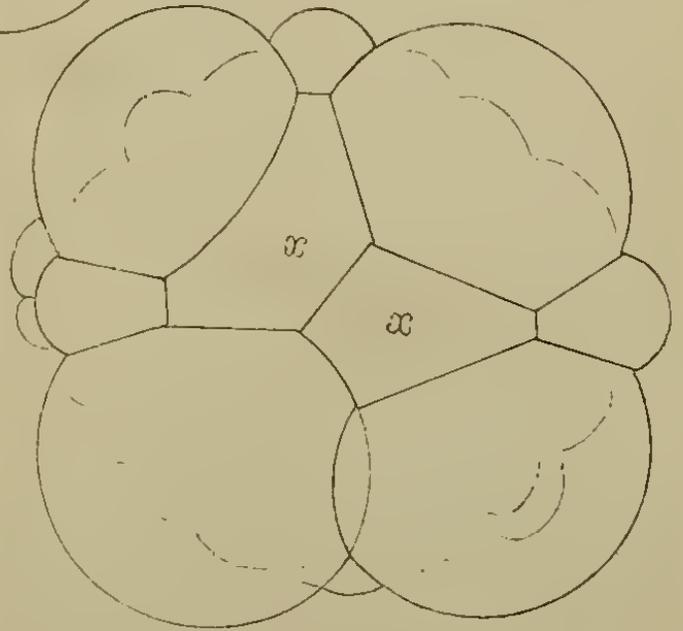


Fig. 4b.





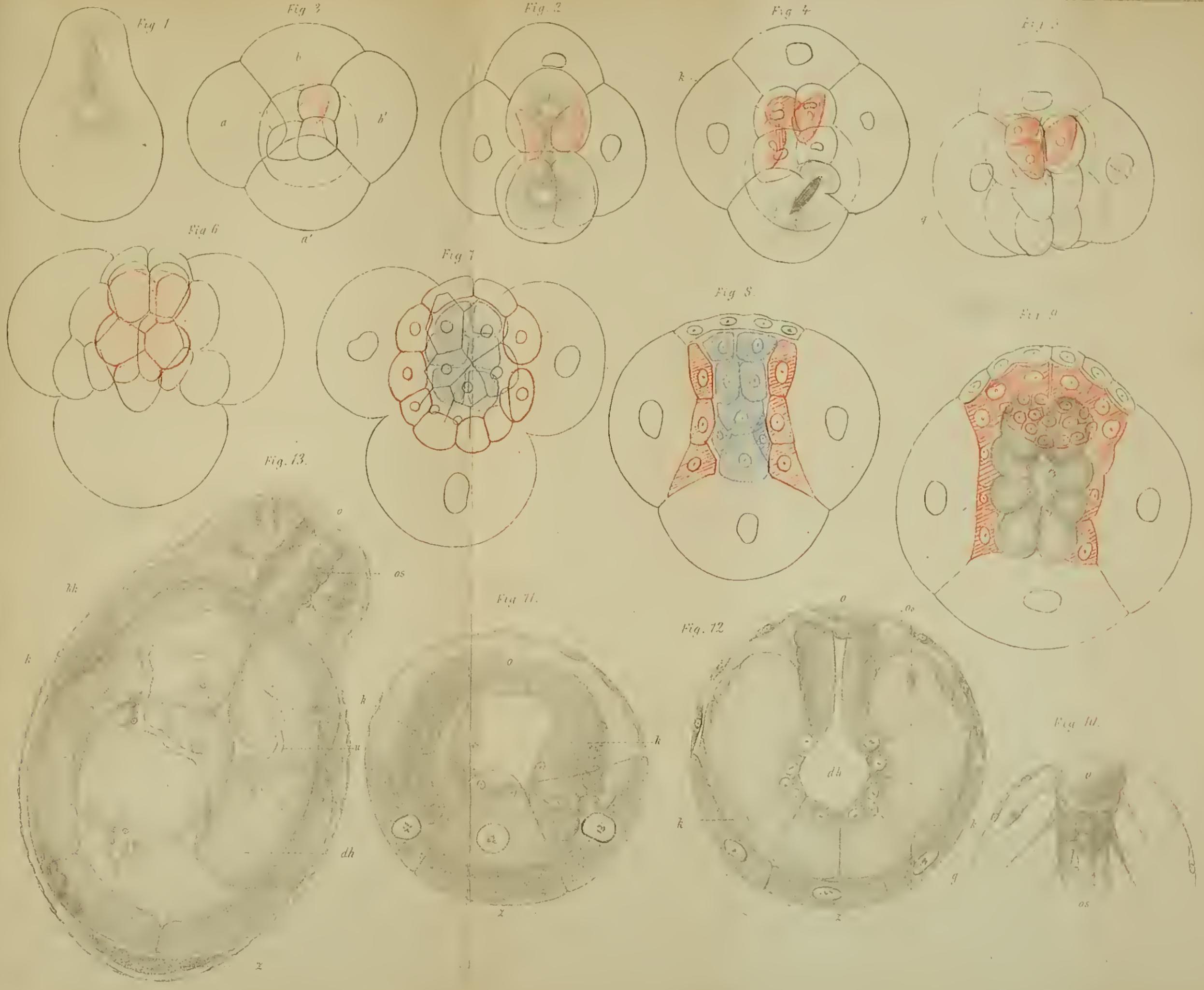


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Bütschli Otto [Johann Adam]

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichtliche Beiträge 216-254](#)