

Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam.

Von

Dr. Richard Heymons,

Assistenten am zoologischen Institut in Berlin.

Mit Tafel XIV—XVI.

Die vorliegende Arbeit wurde von mir in der Absicht unternommen, um den Process der Furchung und Keimblätterbildung bei einem Gasteropoden genauer zu verfolgen.

Gerade die interessanten, sich aber noch unvermittelt gegenüber stehenden Ergebnisse, zu welchen v. ERLANGER in neuerer Zeit bezüglich der Mesodermbildung bei *Paludina* und *Bythinia* gelangt ist, mussten eine abermalige Prüfung dieser Frage an anderen Schnecken als wünschenswerth erscheinen lassen. Meine Wahl fiel auf *Umbrella*, weil ich zufällig von dieser Form eine größere Anzahl von Eiern erhielt. Ferner durfte sie auch um desswillen Interesse beanspruchen, weil gerade über die Entstehung der Keimblätter bei den Opisthobranchiern überhaupt noch keine ausreichenden Beobachtungen vorliegen.

Als meine Aufgabe habe ich es demgemäß betrachtet, die ersten Entwicklungsphasen bis zur Gastrulation und zur Ausbildung der Mesodermstreifen möglichst genau klar zu legen. Dagegen habe ich nicht beabsichtigt, auch die späteren Stadien in derselben Weise zu behandeln und ein zusammenhängendes Bild des gesamten Entwicklungsverlaufes zu geben. Dies geschah schon zum Theil um desswillen nicht, weil mir die letzten Embryonalstadien bis zum Ausschlüpfen der Larven nicht mehr in völlig ausreichender Weise zu Gebote standen.

Überhaupt werden sich manche Punkte in der Opisthobranchierentwicklung erst dann mit Sicherheit entscheiden lassen, wenn es gelingt, in die Entwicklungsvorgänge bei der Larve ebenfalls einen Einblick zu gewinnen. Alle auf dieses Ziel gerichteten Versuche sind aber bisher gescheitert, weil wir leider mit den jetzigen Hilfsmitteln die

außerordentlich hinfälligen Larven in den Aquarien nicht zur Weiterentwicklung bringen können. Wenn ich trotzdem auch auf die späteren Embryonalstadien noch in mancher Beziehung eingegangen bin, so ist es nur geschehen, um das weitere Schicksal einzelner bei dem Furchungsprocess auffallender Zellen zu verfolgen und zugleich ein Urtheil über das an der rechten Körperseite der Opisthobranchierembryonen schon vielfach beobachtete räthselhafte Organ zu gewinnen.

Die Untersuchung wurde von mir im Frühjahr 1892 in der Zoologischen Station zu Neapel begonnen, in der mir von seiten des Kgl. Preußischen Kultusministeriums ein Arbeitsplatz auf einige Monate zur Verfügung gestellt war. Im Laufe desselben Jahres ist sie sodann in Berlin zum Abschluss gebracht worden.

Material und Methoden.

Die Eier, deren Entwicklung hier geschildert werden soll, wurden in der Nacht vom 29. Februar zum 4. März im Schneckenbassin des Neapler Aquariums abgelegt. Sign. Lo Bianco hatte die Freundlichkeit, mir mitzutheilen, dass dieselben von *Umbrella mediterranea* Lam. herrührten, und sie mir zugleich bereitwilligst zur Untersuchung zu überlassen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle noch meinen besonderen Dank ausspreche.

Da in der mir zu Gebote stehenden Litteratur keine Angaben über den Laich von *Umbrella* zu finden waren, so will ich kurz erwähnen, dass derselbe ähnlich wie bei *Pleurobranchaea* und *Doris* ein etwas gewundenes breites Gallertband bildete, dessen Länge gegen 30, dessen Breite 8—10 cm betrug. In der farblosen Gallertmasse waren die bräunlichgelben Eikapseln in gewundenen Längsreihen angeordnet. Die Eikapseln besaßen eine etwas flachgedrückte, annähernd linsenförmige Gestalt und enthielten 30—40 Eier.

Von letzteren kommen nicht alle zur normalen Entwicklung, indem ein Theil von ihnen gleich nach den ersten Stadien abweichende Verhältnisse und Missbildungen zeigt und später dem Zerfalle unterliegt.

Nicht selten sind auch Doppel- oder gar Mehrfachbildungen zu beobachten, die durch Aneinanderwachsen der Eier zu Stande kommen, wie sich im zwei- oder vierzelligen Stadium leicht nachweisen lässt, und die demgemäß auch die doppelte resp. mehrfache Größe besitzen. Solche Doppelbildungen sind häufig noch ziemlich spät, noch nach Anlage des Fußes und der Schalendrüse anzutreffen und können bis auf die Berührungsstelle ganz normal ausgebildet sein.

Zur Bearbeitung wurden die Eier aus den Kapseln herausgenommen und im lebenden oder aufgehellten Zustande untersucht. Als

Konservierungsmittel kamen besonders Pikrinschwefel-, Pikrinsalpeter-, Pikrinessigsäure sowie Chromosmiumessigsäure zur Anwendung. Zur Färbung sind hauptsächlich Hämatoxylin und Alaunkarmin benutzt worden. Die weitere Behandlung (Einlegen in Dammarlack, Schneiden etc.) war die gewöhnliche.

I. Die Entwicklung bis zur Ausbildung der Keimblätter.

Das Ei von *Umbrella* ist $95\ \mu$ groß und von kugeliger Gestalt. Sein Inneres wird von Dotterkugeln, sog. Protoleicithtropfen fast vollständig ausgefüllt, wodurch das Ei im frischen Zustande beinahe undurchsichtig erscheint, ein Umstand, der die Untersuchung lebender Eier selbstverständlich bedeutend erschwert. Zwischen den Protoleicithtropfen befindet sich ein äußerst feines Netzwerk von Protoplasma. Eine größere Ansammlung desselben liegt in der Umgebung des Kernes am animalen Pol, und ist schon am lebenden Ei als hellerer Fleck leicht erkennbar.

Die Vorgänge während der Bildung der beiden Richtungskörper und der Befruchtung habe ich nicht verfolgt. Das Ei von *Umbrella* ist wegen seiner Kleinheit und Undurchsichtigkeit hierfür ein zu ungünstiges Objekt. Auch sind die betreffenden Verhältnisse bereits an anderen Opisthobranchiern (Aeolidien) von TRINCHESE (44) genauer untersucht worden.

Der Furchungsprocess begann bei *Umbrella* etwa 12 Stunden nach der Ablage der Eier.

Die erste Furche schneidet vom animalen Pol aus in gerader Linie in das Ei ein und zerlegt dasselbe in zwei ungleiche Hälften *AB* und *CD* (Fig. 4). Das Größenverhältnis der beiden ersten Furchungskugeln unterliegt ziemlich bedeutenden Schwankungen. Während es in manchen Fällen kaum möglich ist, einen Größenunterschied überhaupt wahrzunehmen, fällt er bei anderen Eiern sofort in die Augen und kann bisweilen zu einer so weit gehenden Differenz führen, wie dies für die beiden ersten Furchungskugeln von *Aplysia* bekannt ist. Wenn ich auch bezüglich der Vertheilung der Dottersubstanz in den ersten beiden Blastomeren von *Umbrella* niemals Unterschiede bemerken konnte, so erscheint mir doch letzteres Verhalten um desswillen interessant, weil nach BLOCHMANN (3) die Furchung bei den Eiern von *Aplysia* in abnormer Weise ebenfalls vollständig regelmäßig verlaufen kann.

Schwankungen in der Größe der ersten Furchungskugeln hat übrigens auch PATTEN (33) an den Eiern von *Patella* beobachtet.

Nach einer verhältnismäßig langen Ruhepause von etwa 10—12 Stunden bereitet sich das Ei zur nächsten Theilung vor. Die Kerne nehmen in beiden Blastomeren beinahe gleichzeitig die Spindelform an.

Der Theilungsprocess verläuft aber an dem kleineren Blastomer *CD* weit schneller, was wohl seinen Grund in der geringeren Masse der hier zu bewältigenden Zellsubstanz haben mag. Sobald die beiden Kernplatten aus einander gewichen sind, schneidet die Furche wieder vom animalen Pole aus ein und greift bald auch auf die vegetative Seite des Blastomers über. Damit wird das letztere in zwei gleich große Hälften *C* und *D* zerlegt, und wir haben nun ein dreizelliges Stadium vor uns. Die Durchschnürung ist jedoch dieses Mal in schräger Richtung von der animalen nach der vegetativen Seite hin erfolgt, und zwar in Bezug auf die spätere Orientirung des Eies von links nach rechts.

Es geht während dieses Vorganges eine auffällige Lageveränderung der beiden neu entstandenen Blastomeren *C* und *D* vor sich. Das eine derselben, *C*, wölbt sich nämlich etwas nach dem animalen Pole empor und schiebt sich gewissermaßen vom Centrum fort, das andere, *D*, bewegt sich etwas nach der vegetativen Seite, sowie dem Centrum hin und drückt sich zugleich in die noch nicht durchgeschnürte Masse des ersten Blastomers *AB* ein (Fig. 2).

An letzterem kann man bald darauf denselben Vorgang beobachten. Auch hier schneidet die Furche schräg, und zwar von rechts nach links durch. Es tritt dann gleichfalls eine Verschiebung ein, und es lässt sich dann ein dem unteren, d. h. vegetativen Pol genähertes Theilstück *B* und ein damit gleichgroßes, näher dem oberen oder animalen Pol befindliches Stück *A* unterscheiden.

Die vier Blastomeren liegen nunmehr kreuzweis über einander (Fig. 3). Die beiden unteren *B* und *D* stoßen in einer breiten »Querfurche« zusammen, die beiden oberen *A* und *C* sind von einander durch die Richtungskörper getrennt. Zur Ausbildung einer zweiten sog. dorsalen Querfurche kommt es niemals.

Hiermit ist das für die Eier der Gasteropoden, wie auch für die Eier sehr vieler anderer Thiere so charakteristische vierzellige Stadium erreicht, welches darin beruht, dass die vier Furchungskugeln mit einander alterniren, d. h. dass sich nur zwei gegenseitig berühren, während die beiden anderen mehr oder weniger vom Centrum abgedrängt sind.

Diese typische Anordnung der vier ersten Blastomeren bei den Gasteropoden haben schon früher BLOCHMANN (2) und RABL (34) wohl mit Recht auf mechanische Ursachen zurückgeführt. Nicht übereinstimmen kann ich dagegen mit der früheren Ansicht, dass der Grund in der ungleichen Größe der Blastomeren zu suchen sei, da wir dasselbe Verhalten auch bei gleichgroßen Furchungskugeln antreffen, noch auch wird die ungleichzeitige Theilung der beiden ersten Furchungskugeln

wesentlichen Einfluss haben können. Vielmehr scheinen mir mechanische Principien in so fern maßgebend zu sein, als die vier Blastomeren das Bestreben haben, möglichst dicht an einander zu rücken und zugleich ihre ursprüngliche kugelige Form beizubehalten. Dies wird am vollkommensten durch die beschriebene Anordnung erreicht, gerade wie sich Schaumblasen etc. stets unter Bildung von »Querfurchen« an einander legen. Die Frage, in wie weit die vier Blastomeren einander als gleichwerthig anzusehen sind, mag hierbei unberücksichtigt bleiben.

Besonders aufmerksam möchte ich auf das bei *Umbrella* anfänglich sehr deutlich hervortretende kreuzweise Übereinanderlegen der vier ersten Furchungskugeln machen. Ein ähnliches Verhalten scheint auch WARNECK (47) bei *Limnaeus* beobachtet zu haben, ist aber später für die Gasteropodeneier nicht mehr beschrieben worden. FOL (13) erwähnt für die Pteropoden sogar ausdrücklich, dass die vier ersten Zellen sich in einer Ebene befinden.

Eine Übereinanderlagerung der ersten Furchungszellen wurde dagegen schon bei Turbellarien festgestellt. LANG (22) hat darauf hingewiesen, dass bei *Discocoelis tigrina* sich die vier Blastomeren in zwei verschiedenen Ebenen befinden, indem zwei kleinere Zellen sich kreuzweis über zwei größere legen. Auch bei den Anneliden scheint dieser Fall häufiger vorzukommen, worauf neuerdings besonders von WILSON (48) Werth gelegt worden ist.

WILSON betrachtet das Übereinanderlegen der Furchungskugeln als in Zusammenhang stehend mit einer frühzeitigen Rotation derselben und leitet diesen sog. Spiraltypus von einem ursprünglich genau radiären Furchungstypus ab.

Eine thatsächliche Lageveränderung oder Rotation der einzelnen Blastomeren, nachdem sie einmal als solche fertig ausgebildet sind, scheint mir jedoch nach meinen Beobachtungen bei *Umbrella* nicht stattzufinden. Die Kernspindeln liegen in den beiden Blastomeren *AB* und *CD* anfänglich zwar genau in derselben Ebene, sie erleiden aber noch, während die Durchschnürung vor sich geht, allmählich eine derartige Verschiebung, dass ihre Längsachsen einen Winkel mit einander bilden. Die Folge davon ist, dass zwei der Furchungskugeln weiter nach dem animalen Pole gelangen und sich über die anderen beiden legen.

Wir können somit, wie dies WILSON und wie es schon LANG gethan hat, diese zweite Theilung des Eies, welche zur Bildung des vierzelligen Stadiums führt, als eine sog. spirallige auffassen. Es geht dieselbe, gerade wie die Mehrzahl der später zu beschreibenden Theilungen in

schiefer Richtung vor sich, und zwar, wenn wir das Ei vom animalen Pol betrachten, im entgegengesetzten Sinne der Bewegung eines Uhrzeigers, indem von den Zellen *B* und *D* gleichsam je eine neue Zelle (*A* und *C*) nach der animalen Seite des Eies abgeschnürt wird.

Es erübrigt noch, einige Worte über die Achsenverhältnisse des vierzelligen Stadiums zu sagen.

Schon FOL (13) war es bekannt, dass sich in diesem Stadium die Hauptachsen des zukünftigen Embryos erkennen lassen. RABL (34) und besonders BLOCHMANN (2) haben dann darauf hingewiesen, dass die Berührungsfläche der beiden Zellen (in unserem Falle der Zellen *B* und *D*) der späteren Transversalebene, die darauf senkrecht stehende (die Zellen *B* und *D* in gleiche Hälften zerlegende) Ebene, als Medianebene aufzufassen sei. Auch nach v. ERLANGER (10) entsprechen die vier Blastomeren dem Vorder- und Hinterende, sowie den beiden Seiten des künftigen Embryo.

Für die Turbellarien ist von SELENKA (43) und LANG (22) ebenfalls dasselbe Verhalten beschrieben worden.

So wenig ich die Richtigkeit der Beobachtungen seitens der genannten Autoren anzweifeln will, so kann ich mich doch dieser Ansicht nicht anschließen. Ich sehe vielmehr in Übereinstimmung mit CONKLIN, der leider über diesen interessanten Punkt erst zwei kurze Mittheilungen gemacht hat (6, 7, in der zweiten hat er seine frühere Ansicht wieder zurückgezogen), die Hauptebenen in den die einzelnen Blastomeren von einander trennenden Furchen repräsentirt. Es entspricht die erste Furche, welche *AB* von *CD* getrennt hat, der späteren Transversalebene, die zweite Furche, durch welche *A* und *B*, sowie *C* und *D* von einander geschieden sind, der späteren Medianebene. Betrachten wir das vierzellige Stadium vom animalen Pol, so liegt mithin die Zelle *A* vorn links, *B* vorn rechts, *C* hinten rechts und *D* hinten links. Wir können ferner die animale Hälfte des Eies als Dorsal-, die vegetative Hälfte als Ventralseite bezeichnen. Die die Mitte des animalen und vegetativen Poles verbindende Achse mag den Namen Dorsoventralachse oder Vertikalachse führen. Dieselben Ausdrücke werde ich auch in der folgenden Darstellung gebrauchen.

Auf eine Begründung dieser Ansicht kann ich jedoch erst nach der Schilderung des weiteren Entwicklungsverlaufes eingehen.

Nach einer Ruhepause von 5—6 Stunden kommt es zur Bildung der ersten Äquatorialfurchen. Das Auftreten der Kernspindeln und das Abschnüren der Mikromeren findet in der Regel bei den ersten vier Blastomeren, die wir von nun an als Makromeren bezeichnen wollen, gleichzeitig statt. Ein Voraneilen der Zellen *A* und *B* habe ich niemals

beobachtet, dagegen findet dies bisweilen bei den Zellen *C* und *D* statt, ohne dass man jedoch hier von einer so gesetzmäßigen Aufeinanderfolge der Theilungen sprechen dürfte, wie sie z. B. BLOCHMANN für *Neritina* nachweisen konnte.

Die vier Mikromeren *a' b' c' d'* erleiden während ihrer Bildung eine Verschiebung im Sinne der Bewegung eines Uhrzeigers (Fig. 4). Sie nehmen das Centrum des animalen Poles ein und unterscheiden sich am lebenden Ei durch ihre glashelle durchsichtige Färbung von den dunklen, dotterreichen Makromeren.

Letztere beginnen jetzt ihre frühere charakteristische Übereinanderlagerung allmählich einzubüßen, an die dann später nur noch durch das schiefe Einschneiden der Furchen erinnert wird. Bisweilen kann sie sich jedoch auch noch während der Abschnürung von vier weiteren Mikromeren erhalten, welche sich in der der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten Richtung von den Makromeren abtrennen. Diese neuen Mikromeren *a'' b'' c'' d''* nehmen ihren Platz weiter peripher von denen der ersten Generation ein und liegen immer an den trennenden Einschnitten zwischen zwei Makromeren (Fig. 5).

Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von WARNECK (47) an *Limnaeus*, BLOCHMANN (2) an *Neritina*, sowie von FOL (13, 14) an Pteropoden und Heteropoden kommt es nunmehr zu einer Theilung der vier zuerst entstandenen Mikromeren. Bei *Umbrella* findet dagegen regelmäßig zunächst eine abermalige Theilung der vier Makromeren statt. Man beobachtet, dass die Kernspindeln in den beiden hinteren Makromeren in vielen Fällen früher auftreten wie in den vorderen. Die vier neu gebildeten Mikromeren *a''' b''' c''' d'''* werden wieder wie die zuerst entstandenen im Sinne der Uhrzeigerbewegung abgeschnürt. Sie nehmen ihren Platz zwischen den Mikromeren der zweiten Generation ein. Die Mikromeren der ersten Generation sind am kleinsten, die der letzten am größten. Unter einander sind die Mikromeren einer Generation stets von gleicher Größe (Fig. 6). Wir treffen hier somit andere Verhältnisse an wie bei der Furchung vieler Anneliden.

Mit dem Ablauf der zuletzt beschriebenen Theilung ist das 16zelige Stadium erreicht. Die Makromeren haben hinter einander drei Generationen von je vier Mikromeren abgegeben. Aus diesen letzteren geht das gesammte Ektoderm hervor, an dessen Bildung die Makromeren sich nicht mehr betheiligen. Sie enthalten vielmehr jetzt nur noch die Bestandtheile des Entoderms und Mesoderms.

Im nächsten Stadium (Fig. 6) sehen wir die Zellen *a' b' c' d'* sich theilen und im Sinne der Uhrzeigerbewegung die Zellen *a'_1 b'_1 c'_1 d'_1* abgeben. Unmittelbar darauf und in vielen Fällen schon gleichzeitig

treten auch in den Zellen $a'' b'' c'' d''$ Kernspindeln auf. Die Theilung erfolgt in demselben Sinne wie die vorige, und es entstehen vier etwas kleinere Mikromeren $a''_1 b''_1 c''_1 d''_1$, die sich etwas über die Zellen $a''' b''' c''' d'''$ schieben (Fig. 7). Diese neuen Mikromeren fallen dadurch auf, dass sie relativ hoch liegen und liefern hiermit auch noch für spätere Stadien ein bequemes Mittel zur Orientirung.

Den Verlauf der bisherigen Theilungen habe ich so geschildert, wie er bei der Mehrzahl der Eier zu beobachten ist. Doch kommen nicht selten auch Abweichungen vor. Häufig ist besonders zu bemerken, dass die Ruhepause im zwölfzelligen Stadium sehr lange andauert, und dass darauf ganz gleichzeitig alle zwölf Zellen sich zu theilen beginnen.

Der bei Umbrella gewöhnliche Fall, dass sich von den Makromeren hinter einander zwölf Mikromeren abschnüren, die sich dann erst zu theilen beginnen, ist meines Wissens bisher noch nicht beobachtet worden. Dagegen gilt das andere soeben von mir erwähnte Verhalten, dass das zwölfzellige Stadium direkt durch gleichzeitige Theilung aller Zellen in das 24zellige Stadium übergeht, nach RABL (34) für die Eier der Pulmonaten und Dermatobranchier als Regel.

RABL glaubte diese Erscheinung auf die geringe Menge des in diesen Eiern enthaltenen Nahrungsdotters zurückführen zu müssen. Hieraus zieht er dann den Schluss, dass: »bei den Keimen mit reichlichem Nahrungsdotter von dem Zeitpunkte an, als die Äquatorialfurchen auftreten, die Zellvermehrung in arithmetischer, bei den Keimen mit spärlichem Nahrungsdotter dagegen zuerst in arithmetischer, sodann aber in geometrischer Progression erfolgt«. Wiewohl ich mit RABL im Princip völlig darin übereinstimme, dass ein Mangel an Dottermaterial einen schnelleren Verlauf der Furchung veranlassen kann, so dürfte doch der erwähnte Satz, zumal in seinem mathematischen Gewande, nicht so allgemein hinzustellen sein. Gerade bei der Furchung von Umbrella zeigt es sich, dass individuellen Schwankungen ein weiter Spielraum gesteckt ist, ohne dass sich doch deshalb Unterschiede im Dotterreichthum der betreffenden Eier nachweisen lassen.

Nach Ablauf der beschriebenen Theilungen besteht das Ei aus 24 Zellen (Fig. 7). Am vegetativen Pol befinden sich die vier Makromeren, die hinsichtlich ihrer Struktur, sowie ihrer charakteristischen Lage, eben so wenig wie die sie von einander trennenden Furchen, noch keinerlei Veränderungen erkennen lassen. Über ihnen liegen 20 Mikromeren. Von einer Furchungshöhle ist keine Spur zu finden. Bis zu diesem Stadium ist die radiärsymmetrische Anordnung der einzelnen Zellen vollkommen beibehalten worden. Nunmehr tritt jedoch eine

Störung ein. Man bemerkt schon am lebenden Ei, dass das Plasma der linken hinteren Makromere *D* eine bedeutend dunklere Färbung, als das der übrigen Makromeren annimmt. Die Zelle wölbt sich zugleich weiter nach dem vegetativen Pole vor. Untersucht man solche Stadien im aufgehellten Zustande, so zeigt sich in der Zelle *D* eine Kernspindel, die in der Nähe des Eicentrums sich befindet und schräg von der dorsalen und linken nach der ventralen und rechten Seite gerichtet ist. Die Theilung erfolgt in zwei ungleiche Hälften. Wir unterscheiden eine kleinere im Centrum des vegetativen Poles befindliche Zelle *D* und eine größere davon abgetrennte Zelle *D'* oder *M*. Die erstere haben wir als die erste Entodermzelle zu betrachten, die letztere stellt die Anlage des Mesoderms dar. Das Plasma der Zelle *M* zeichnet sich durch dunklere Färbung aus und enthält einen großen im hinteren Theil befindlichen Kern. Gleich nach dem Erscheinen der Zelle *M* bemerkt man, dass dieselbe weiter nach vorn und rechts getücht ist, und dass sie dadurch einen Theil der Zelle *C* überdeckt. Bei der Ansicht vom vegetativen Pol ist daher bald nur noch ein kleines Stück ihres hinteren Abschnittes sichtbar (Fig. 8).

Wenn ich hier von einer Lageveränderung spreche, so glaube ich, dass eben so wenig wie früher bei der Bildung der Mikromeren eine thatsächliche und selbständige Bewegung der Zelle *M* eintritt. Dieselbe ist vielmehr nur eine scheinbare, indem die Theilung, wie schon durch die erwähnte schräge Lage der Kernspindel angedeutet war, in schiefer Richtung erfolgt ist.

Zugleich mit der Theilung der Makromere *D* geht eine Verschiebung der gesammten Ektodermscheibe vor sich. Bisher befand sich das durch die Richtungskörperchen gekennzeichnete Centrum des animalen Poles genau oberhalb der Querfurche, nunmehr erscheint es etwas nach links, und vor Allem nach hinten verschoben. Dadurch werden bei der Ansicht vom vegetativen Pol zwei Ektodermzellen *c'''* und *d'''* sichtbar. Sie liegen dort zu den Seiten der Zelle *M*.

Ehe es noch zu einer Theilung der letzteren kommt, lassen sich schon wieder Kernspindeln in den Ektodermzellen, und zwar dieses Mal in denen der dritten Generation *a''' b''' c''' d'''* erkennen. Eine bestimmte Aufeinanderfolge in ihrem Auftreten ist nicht zu konstatiren. Die Spindeln sind rechtwinkelig zur Dorsoventralachse des Eies gestellt (vgl. Fig. 9, bei welcher die Theilung von *d'''* bereits vollendet ist). Nach erfolgter Durchtrennung treffen wir vier neue Ektodermzellen an, die sich am weitesten peripher befinden und sich etwas in dem der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten Sinne fortbewegt haben. Durch die vorhin erwähnte Verschiebung der Ektodermscheibe nach

dem Hinterende des Eies wird es erklärlich, dass die beiden Zellen d'''_1 und c'''_1 bei der Ansicht von oben nicht mehr erkennbar sind. Sie sind bereits völlig auf die vegetative Seite des Eies hinübergerückt. Ihre Lagerung veranschaulicht Fig. 8, bei welcher übrigens erst d'''_1 ausgebildet ist, während sich c''' noch in Theilung befindet.

Bevor noch die beschriebenen Theilungen sämmtlich vollendet sind, treten Kernspindeln in den Zellen $a''_1 b''_1 c''_1 d''_1$ auf. Fig. 9 zeigt sie in den Zellen b''_1 und c''_1 schon ausgebildet, während die Kerne von a''_1 und d''_1 auffallend groß und hell geworden sind, ein Zeichen ihrer bevorstehenden Umwandlung zur Spindel. Es trennen sich von diesen Zellen nach dem Centrum des animalen Poles hin, und zwar in dem der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten Sinne, vier weitere Zellen $a''_{1.1} b''_{1.1} c''_{1.1} d''_{1.1}$ ab. Es sind dies die kleinsten Ektodermzellen, welche bisher gebildet wurden. Sie nehmen ihren Platz neben $a'_1 b'_1$ etc. ein (Fig. 40 und 41).

Die Theilungen folgen jetzt sehr rasch auf einander. Auch hier sind die Zellen $a''_{1.1}$ etc. häufig noch nicht vollzählig, wenn man bereits wieder andere Theilungsfiguren auffinden kann. In Fig. 40 zeigen sich dieselben in den Zellen b'' und d'' . Ihre Theilung, sowie die der beiden anderen entsprechenden Zellen erfolgt in derselben Weise wie vorhin die Theilung der benachbarten Zellen $a''' b'''$ etc. Es werden hiermit vier neue Zellen, $a''_2 b''_2 c''_2 d''_2$ weiter vom Centrum des animalen Poles fortgeschoben (s. Fig. 44). Von ihnen ist die Zelle d''_2 bei der Betrachtung vom animalen Pole aus nicht mehr sichtbar.

Währenddessen ist die Zelle M in zwei gleichgroße Hälften MM zerfallen, welche als Urmesodermzellen zu bezeichnen sind. Die Theilung von M scheint sich sehr schnell zu vollziehen. Es ist mir nur in wenigen Fällen gelungen, die dazu gehörige Kernspindel aufzufinden. Schon vor der Theilung hatte sich die Zelle M so weit nach rechts verschoben, dass sie sich der Trennungslinie zwischen den beiden Makromeren A und B gerade gegenüber befand (Fig. 8). Es ist daher leicht verständlich, dass nach der erfolgten Theilung die beiden Urmesodermzellen sich rechts und links von der Verlängerung der erwähnten Trennungslinie befinden müssen (vgl. Fig. 42). Bei der Ansicht vom vegetativen Pole zeigt es sich ferner, dass nur der hintere Abschnitt der beiden Urmesodermzellen noch sichtbar ist. Ihre größere vordere Partie liegt über den drei noch ungetheilten Makromeren. Die Kerne der Urmesodermzellen liegen stets am hinteren Ende und sind kleiner und chromatinreicher als die der Makromeren.

Durch die beiden auffallend großen und sehr leicht aufzufindenden Urmesodermzellen wird die Orientirung der Eier von nun an

wesentlich erleichtert, und es tritt durch sie zugleich das erste Anzeichen der bilateralen Symmetrie deutlich hervor. Die Urmesodermzellen liegen stets am hinteren Ende des Eies, und zwar rechts und links von der späteren Medianebene.

Im Gegensatz zur bilateralen Lagerung des Mesoderms steht jedoch noch die Anordnung des Ektoderms.

Die nach Ablauf aller vorhin geschilderten Theilungen vorhandenen 32 Mikromeren sind genau radiär angeordnet. Man kann einen vorderen, hinteren, rechten und linken Quadranten unterscheiden, von denen ein jeder aus acht Zellen besteht. Wie aus Fig. 44 ersichtlich ist, wird der Überblick über die 32 Zellen durch die vier Zellen $a''_1 b''_1 c''_1 d''_1$ bedeutend erleichtert, welche durch ihre Form und verhältnismäßig hohe Lage leicht bemerkbar sind. Sie bilden gewissermaßen ein rechtwinkeliges Kreuz, von dem zwei Arme nach vorn, zwei dagegen nach hinten gerichtet sind.

Die radiäre Anordnung der Ektodermzellen erleidet aber schon im nächsten Stadium eine auffallende Störung. Die beiden Zellen c''' und d''' nehmen eine hellere Färbung an, sie wölben sich deutlich über die Oberfläche empor, und es treten zugleich damit in ihnen die Kernspindeln auf. Die letzteren sind bereits in Fig. 44 sichtbar. Die Theilung erfolgt genau senkrecht zur Dorsoventralachse des Eies und liefert zwei Paare vollkommen gleich großer Zellen. Wir wollen die nach der Mitte zu liegenden Zellen eines jeden Paares als E resp. E' bezeichnen, während die seitlichen ihren Namen d''' resp. c''' beibehalten sollen. Zu einer Theilung der entsprechenden Zellen a''' und b''' kommt es nicht.

Die neu gebildeten Zellen $c''' E d''' E'$ besitzen eine sehr charakteristische Gestalt und Lage. Es sind relativ große Zellen mit hellem Plasma, die sich stets in dem stumpfen Winkel befinden, den die beiden Urmesodermzellen mit den beiden daran stoßenden Makromeren A und C bilden. Auf wirklichen und optischen Durchschnitten sind sie daher sowohl in diesem, wie in den folgenden Stadien immer leicht zu erkennen. In Fig. 43 ist ihre Lage an einem optischen Schnitt zu sehen.

Nach dieser gewissermaßen sprungweisen Vermehrung von 32 zu 34 Mikromeren nehmen die Theilungen in der Ektodermscheibe wieder ihren früheren regelmäßigen Verlauf. Es spielen sich mit anderen Worten die in einem Quadranten auftretenden Zelltheilungen alsbald auch an den entsprechenden Zellen der anderen drei Quadranten ab.

Zunächst sind es die vier central gelegenen Zellen, welche sich zum zweiten Male theilen. Es schnüren sich von ihnen in dem ent-

gegengesetzten Sinne der Uhrzeigerbewegung die Zellen $a'_2 b'_2 c'_2 d'_2$ ab. Letztere schieben sich zwischen die durch die erste Theilung gebildeten Zellen $a'_1 b'_1$ etc. ein und drängen zugleich damit die kleinen Ektodermzellen $a''_{1,1} b''_{1,1}$ etc. vom Centrum des animalen Poles fort. Die Mitte der Ektodermscheibe bekommt dadurch eine außerordentlich regelmäßige Gestaltung. Sie besteht, wie Fig. 14 zeigt, aus 12 annähernd gleich großen Zellen, vier davon liegen im Mittelpunkt und werden von einem Kranz von acht Zellen umgeben, der von ihnen aus entstanden ist.

Zu erwähnen ist, dass die zweite Theilung von $a' b' c' d'$ nicht selten schon beginnt, wenn noch c''' und d''' in Theilung begriffen sind (vgl. Fig. 11).

Sobald die 38 Mikromeren vollzählig ausgebildet sind, scheint eine kurze Pause einzutreten. Man bemerkt wenigstens, dass sich einmal sämtliche Ektodermkerne im Ruhestadium befinden.

Dagegen wird nun das Interesse durch Veränderungen gefesselt, welche am vegetativen Pole statthaben.

In vielen Fällen ist es zuerst die Makromere C , welche in ähnlicher Weise, wie es vorhin die Zelle D that, eine dunklere Färbung annimmt und sich über das Niveau der übrigen Makromeren, nach der vegetativen Seite hin, emporwölbt. Die Theilung führt zur Abtrennung einer ungefähr gleich großen, weiter dorsal befindlichen Zelle C' , während, wie eine Betrachtung des vegetativen Poles lehrt, die Zelle C anfänglich noch die Zellen B und D etwas überlagert. Unmittelbar darauf treten auch Kernspindeln in den Makromeren A und B auf. Dieser Fall wird durch die Fig. 15 veranschaulicht. In den meisten anderen Fällen dagegen findet die Theilung der drei Makromeren gleichzeitig statt. Stets ist aber mit der Theilung eine Verschiebung der neu gebildeten Zellen $A' B' C'$ verbunden, gerade wie bei der Mehrzahl der vorhin beschriebenen Ektodermtheilungen, und zwar erfolgt die Verschiebung im entgegengesetzten Sinne der Uhrzeigerbewegung, wenn wir wie früher das Ei vom animalen Pol aus betrachten. Es ist hervorzuheben, dass die Theilung der Makromere D , die zur Bildung der Urmesodermzelle führte, in ganz entsprechender Weise vor sich gegangen ist.

Wir werden hiermit den ganzen Theilungsprocess so auffassen können, dass sich jetzt von den vier am vegetativen Pol befindlichen Zellen eine neue Generation von Zellen nach dem animalen Pol hin abgeschnürt hat.

Nach dem Ablauf der letzten Theilungen liegen, wie sich aus Fig. 16 ergibt, die aus den Makromeren hervorgegangenen Zellen in zwei Schichten über einander. Am vegetativen Pol befindet sich eine

Lage von vier Zellen, von denen zwei *B* und *D* unter Bildung einer Querfurche im Centrum zusammenstoßen, die beiden anderen *C* und *A* seitlich davon abgedrängt sind. Unmittelbar darüber liegt in entsprechender Lagerung eine Schicht von fünf Zellen *A' B' C'*, sowie die beiden, die Zelle *D'* ersetzenden, Urmesodermzellen *MM*. Hiermit hat das Ei eine vollkommen bilateral-symmetrische Form angenommen. Die beiden Urmesodermzellen bezeichnen das Hinterende, die Zelle *B'* das Vorderende desselben. Durch die Zelle *A'* wird die linke, durch *C'* die rechte Körperseite kenntlich gemacht. Das Ei ist dabei vom animalen nach dem vegetativen Pole hin abgeplattet und hat dadurch eine herzförmige Gestalt gewonnen.

Wenn wir darauf wieder unsere Aufmerksamkeit den Ektodermzellen zuwenden (Fig. 14), so ergibt sich die Anfangs überraschende Thatsache, dass das vorhin erwähnte Kreuz, welches von den Zellen *a''₁ b''₁ c''₁ d''₁* gebildet wird, nunmehr eine andere Lagerung aufweist. Im Gegensatz zu früher können wir jetzt einen vorderen, einen hinteren, einen rechten und linken Arm unterscheiden. Es muss somit eine Drehung desselben um 45 Grad stattgefunden haben.

Diese Verschiebung hängt, wie sich Schritt für Schritt nachweisen lässt, lediglich mit der Theilung der drei Makromeren *A B C* zusammen. Besonders bei einer gleichzeitigen Theilung der letzteren zeigt es sich sehr deutlich, dass mit der in schiefer (der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten) Richtung erfolgenden Abschnürung ihrer dorsalen Stücke *A' B' C'* zugleich eine ganz allmähliche Bewegung der denselben aufgelagerten Ektodermscheibe Hand in Hand geht.

Inzwischen sind abermals Kerntheilungsbilder in den Mikromeren aufgetreten, und zwar in den Zellen *a''₁ b''₁ c''₁ d''₁*. In Fig. 14 ist die Theilung von *c''₁* und *d''₁* schon vollendet, und es sind zwei neue Zellen *c''_{1.2} d''_{1.2}* entstanden, die weiter nach dem vegetativen Pol vorgeschoben sind. Der Kern von *b''₁* ist noch in Theilung begriffen und zeigt die senkrecht zur Dorsoventralachse des Eies gestellte Spindel. Der Kern von *d''₁* ist vergrößert und bereitet sich gleichfalls zur Theilung vor.

Annähernd zu derselben Zeit theilen sich auch die Zellen *a'' b'' c'' d''*. Die Theilung geht in demselben Sinne wie die eben beschriebene vor sich, und es resultiren hieraus die Zellen *a''₃ b''₃ c''₃ d''₃* (Fig. 17).

Hiermit erhöht sich die Zahl der Ektodermzellen auf 46. Erst während dieser Zeit kommt es zu einer Vermehrung der Mesodermzellen. Fast in allen Fällen sieht man zuerst in der linken und dann in der rechten Urmesodermzelle die Kernspindel auftreten. Die Längsachse derselben verläuft schräg von hinten und ventral nach vorn und

dorsal. Es kommt hierauf zur Abtrennung zweier Mesodermzellen $m\ m$, welche weit kleiner, kaum $\frac{1}{4}$ so groß wie die Urmesodermzellen sind. Sie liegen ungefähr im Centrum des Eies, nicht in derselben Ebene wie die Urmesodermzellen, sondern etwas mehr dem animalen Pol genähert. Die rechte noch etwas höher wie die linke. Fig. 24 stellt einen optischen Querschnitt durch ein derartiges Stadium dar.

Die nächsten Theilungen gehen wieder, wie man aus Fig. 47 ersieht, bei den Mikromeren vor sich. Man trifft jetzt Kernspindeln in den Zellen a''' und b''' an, und auch die Kerne von $d''' E' c''' E$ bereiten sich bald darauf zur Theilung vor. Dieselbe ist in dem Stadium von Fig. 49 bereits beendet. Die Zellen a''' und b''' haben sich in etwas schiefer (der der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten) Richtung in $a''' a'''_2$ und $b''' b'''_2$ getheilt. Die Zellen a'''_2 und b'''_2 sind bisweilen ein wenig kleiner.

Das Ei hat jetzt eine kugelige Form angenommen und bietet bei der Betrachtung vom animalen Pol ein in auffallender Weise wieder durchaus regelmäßiges Ansehen dar.

Die Arme des Kreuzes bestehen aus je vier Zellen (durch das Zutreten von $a'' a'''_3$ etc. entstanden), zwischen denen immer je zwei verhältnismäßig große Zellen liegen. Berücksichtigt man aber auch die an der vegetativen Seite des Eies befindlichen Ektodermzellen, so ergibt sich ein Plus von vier Zellen zu Gunsten der hinteren Eihälfte.

Es sind dies die durch die zuletzt erwähnte Theilung entstandenen Zellen $c'''_3 E_1 d'''_3 E'_1$. Sie sind außerordentlich klein, fallen aber durch ihre dunklen Kerne sowie ihre symmetrische Lagerung leicht in die Augen (Fig. 48).

Von der nächsten Theilung werden die Zellen $a'_1 b'_1 c'_1 d'_1$ betroffen. Die Kernspindeln sind in Fig. 49 noch bei a'_1 und b'_1 sichtbar. Die Theilung erfolgt in der Uhrzeigerrichtung und es werden vier neue Zellen gebildet: $a'_{1.1} b'_{1.1} c'_{1.1} d'_{1.1}$.

Es besteht jetzt somit die Ektodermscheibe aus 56 Zellen. Die Theilungen der Mikromeren sind bisher — wenn wir von dem Auftreten der beiden Zellen $E E'$ absehen — ganz regelmäßig erfolgt, indem ihre Zahl sich immer von je vier zu vier erhöht hat. Nunmehr tritt eine weitere Störung auf. Es theilen sich die beiden Zellen a'''_1 und b'''_1 durch eine Meridionalfurche, d. h. senkrecht zur Vertikalachse in je zwei gleiche Hälften, ohne dass an den beiden entsprechenden Zellen c'''_1 und d'''_1 derselbe Vorgang stattfände.

Es besitzt hiernach die hintere Partie des Eies wieder nur ein Mehr von zwei Ektodermzellen.

Die nächsten Theilungen spielen sich wieder ganz regelmäßig, und

zwar in den Zellen $a'_2 b'_2 c'_2 d'_2$ ab. Dieselben geben in der Richtung der Uhrzeigerbewegung vier auffallend kleinen Zellen $a'_{2,1} b'_{2,1} c'_{2,1} d'_{2,1}$ den Ursprung (Fig. 20).

Ferner theilen sich die Zellen $a''_1 b''_1 c''_1 d''_1$ annähernd senkrecht zur Vertikalachse in je zwei gleich große Zellen. Es entstehen hierdurch die Zellen $a''_{1,3} b''_{1,3} c''_{1,3} d''_{1,3}$. Gleichzeitig damit schnürt sich von den Zellen $a''_{1,2} b''_{1,2} c''_{1,2} d''_{1,2}$ in der Uhrzeigerrichtung je eine kleinere Zelle ab: $a''_{1,2,1} b''_{1,2,1} c''_{1,2,1} d''_{1,2,1}$ (Fig. 20).

Endlich geht noch der entsprechende Process bei den Zellen $a'' a''_3$ etc. vor sich, wodurch wiederum acht neue Ektodermzellen gebildet werden.

Die Gesamtzahl der Ektodermzellen erhöht sich damit auf 78. Hierzu kommen noch sieben Makromeren resp. ihre Derivate und sechs Mesodermzellen, so dass das Ei in diesem Stadium im Ganzen 91 Zellen besitzt.

Von nun an wird es außerordentlich schwierig, die weiteren Theilungen der Ektodermzellen genau zu verfolgen. Es hat dies seinen Grund einmal in der schon vorhin erwähnten kugelförmigen Gestalt, die das Ei angenommen, wodurch die Übersicht wesentlich erschwert wird, sowie ferner darin, dass die Niveaudifferenzen zwischen den Ektodermzellen verschwinden und dass die kreuzförmige Anordnung der Zellen durch die letzten Theilungen verloren gegangen ist. Schließlich beginnen jetzt immer mehrere Theilungen auf einmal einzutreten, die, ehe sie sich in allen Quadranten abgespielt haben, bereits wieder durch neue überholt werden.

Mit Sicherheit habe ich noch die Theilung der vier central gelegenen Zellen $a' b' c' d'$ beobachten können. Sie geben nach der Mitte des animalen Poles sehr viel kleinere Zellen ab. Letztere haben in ihrer Anordnung eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit den vier Zellen der »apical rosette« von Nereis, welche Wilson (48) beschrieben hat, und die gleichfalls durch die dritte Theilung der vier Mikromeren der ersten Generation gebildet werden.

Ferner habe ich noch Theilungen der Zellen $a''_{1,1}$ etc., sowie der Zellen a'_2 etc. beobachtet, ihren genaueren Verlauf aber nicht mehr verfolgt.

Bereits früher, ungefähr in dem Stadium von 60 Mikromeren, ist die zweite Theilung der Urmesodermzellen vor sich gegangen. Dieselben theilen sich wieder in der Richtung von vorn nach hinten und zerfallen dieses Mal in zwei annähernd gleiche Stücke. Stets sind aber die vorderen $M M$ noch etwas größer wie die hinteren $M' M'$, so dass die ersteren als Urmesodermzellen im engeren Sinne zu bezeichnen

sind (Fig. 22). Bald beginnt eine interessante Lagerungsverschiebung einzutreten. Es rücken nämlich die hinteren Zellen weiter nach dem animalen Pol hin und legen sich vollkommen auf die vorderen auf. Wir treffen jetzt somit am Hinterende vier große Mesodermzellen an, zwei dorsale und zwei ventrale. Vor ihnen und in derselben Höhe wie die ersteren liegen die durch die erste Theilung gebildeten Mesodermzellen $m\ m$. Nicht lange darauf theilen sich die beiden Urmesodermzellen wieder. Es schnüren sich dieses Mal von ihnen zwei sehr kleine Mesodermzellen $m' m'$ ab, welche noch nicht einmal die Größe der zuerst gebildeten Zellen $m\ m$ haben, an welche sie sich hinten anlegen. Die nächste Theilung geht auch wieder bei den beiden Urmesodermzellen $M\ M$ vor sich. Es entstehen dadurch zwei weitere kleine Mesodermzellen $m'' m''$, die sich seitlich an die vorhin gebildeten Zellen anschließen. In Fig. 23 ist die Zelle m'' der linken Seite gerade in Bildung begriffen.

In einzelnen Fällen habe ich beobachtet, dass die zuletzt erwähnten Zellen von $M' M'$ geliefert werden. Dasselbe gilt von der nächsten Generation kleiner Mesodermzellen, die sowohl von den Urmesodermzellen, wie von den Zellen $M' M'$ gebildet werden kann.

Diese im Inneren des Eies sich abspielenden Vorgänge lassen sich selbstverständlich nicht am lebenden Objekt studiren, und es ist daher schwer, ihre Aufeinanderfolge genau festzustellen, doch halte ich es für wahrscheinlich, dass die Zellen $M' M'$ nur eine, die Urmesodermzellen dagegen die übrigen Generationen von kleinen Mesodermzellen nach dem Centrum des Eies hin abgeben.

Inzwischen fallen die Veränderungen ins Auge, welche die bei der letzten Theilung aus den Makromeren hervorgegangenen Zellen betreffen.

Es zerfällt zunächst die Zelle D in zwei gleiche hinter einander gelegene Stücke D und D'' . Dasselbe geschieht mit der Zelle C , welche in C und C'' sich theilt, und schließlich wird von B und A je eine größere vordere Zelle B'' und A'' abgetrennt.

Wie schon durch die Benennung der Zellen ausgedrückt ist, müssen wir diese Theilungen als die Bildung einer abermaligen (der fünften) Generation von Zellen ansehen, welche die vier im Centrum des vegetativen Poles gelegenen Zellen (Makromeren) $ABCD$ liefern. An Fig. 27 erkennt man, dass diese letzteren ihre charakteristische Anordnung auch jetzt noch beibehalten haben, indem sogar noch die »Querfurche« erkennbar ist.

Diese fünfte Theilung der Zellen $ABCD$ ist in anderer Weise vor sich gegangen, als wie die vier früheren Theilungen. Bei den letzteren erfolgte die Abschnürung der zu bildenden Zellen in schiefer Richtung,

so dass es zu einer Verschiebung der neu entstandenen Zellen kam. Dieses Mal liegen jedoch die Kernspindeln in den Zellen *ABCD* parallel zur zweiten Furche, welche *A* und *B*, sowie *C* und *D* trennt, mithin parallel zur späteren Medianebene, so dass jetzt eine Abschnürung nach vorn und hinten vor sich geht. Es lässt sich daher diese fünfte Theilung als eine bilateral-symmetrische bezeichnen.

Hierauf verschieben sich alle aus den beiden letzten Theilungen von den Makromeren abstammenden Zellen, mit Ausnahme der Abkömmlinge der Zelle *M*, in der Weise, dass sie sämmtlich annähernd in eine Ebene zu liegen kommen. Wir haben jetzt somit, wie an Fig. 27 ersichtlich ist, sechs kleinere in der Mitte des vegetativen Poles befindliche Zellen, die rechts, links und vorn von großen dotterreicheren Zellen umgeben werden. Die sechs centralen Zellen *A B C D C'' D''*, welche sich auch durch ihr helleres Plasma und ihre weit kleineren Kerne leicht erkennen lassen, wollen wir als die sechs primären Darmzellen bezeichnen.

Die Ektodermkappe rückt nun immer weiter nach der vegetativen Seite hinüber und beginnt bereits, wie Fig. 27 zeigt, die hinteren der primären Darmzellen zu überdecken. Die beiden großen Ektodermzellen *EE'* sind bei der Ansicht vom vegetativen Pol kaum noch zu erkennen, weil sie sich mehr an der Seite des Eies befinden.

Dagegen fallen jetzt am Hinterende desselben zwei große mit hellen Kernen versehene Ektodermzellen *aa* auf. Es sind dies die späteren Analzellen, die schon seit längerer Zeit bekannt sind, und auf deren Lage und Beziehung zum Blastoporus besonders BLOCHMANN hingewiesen hat.

In diesem Stadium ziehen die Vorgänge, die an den Mesodermzellen stattfinden, wieder die Aufmerksamkeit auf sich. Sobald acht kleine, central gelegene Mesodermzellen gebildet sind, beginnen die vier großen Mesodermzellen sich neben einander zu legen. Dies geht dadurch vor sich, dass die Zellen *MM* nach der Dorsalseite des Eies verschoben werden, während gleichzeitig die Zellen *M' M'* weiter lateralwärts rücken und sich den ersteren anlegen. Die kleinen Mesodermzellen rücken bei diesem Vorgang viel weiter nach hinten. Das Mesoderm hat dann etwa die Gestalt eines Hufeisens (s. Fig. 24), dessen Schenkel von den vier großen Zellen gebildet werden, und an dessen Grund sich die Gruppe der kleinen Zellen befindet. Unter diesen fallen die zuerst gebildeten Zellen *mm* sowohl durch ihre Größe, wie durch ihre centrale Lage auf.

Bald darauf theilen sich die beiden Urmesodermzellen und liefern je eine weitere Mesodermzelle *M''*, die hinsichtlich ihrer Größe zwischen

den Zellen *M* und *M'* die Mitte hält und sich zwischen und über beide lagert (s. Fig. 25, bei welcher bereits wieder neue Kernspindeln in *M* und *M'* der rechten Seite sichtbar sind).

Währenddessen wird das Interesse durch eine Anzahl anderer Entwicklungsvorgänge in Anspruch genommen. Dieselben betreffen zunächst die äußere Form des Eies, das wieder eine herzähnliche Gestalt anzunehmen beginnt. Es kommt dieselbe dadurch zu Stande, dass sich das Vorderende schärfer absetzt und sich zugleich etwas dorsalwärts vorwölbt. Ferner treten am Hinterende zwei Ausbauchungen hervor.

Hieran sind lebhaftes Wucherungsprocesse im Ektoderm beteiligt. Dieselben schließen sich im Wesentlichen an die neuerdings auch von CONKLIN (7) beschriebenen Erscheinungen an. Im hinteren Theile des Ektodermfeldes beginnen die Zellen sich mehrfach zu theilen und nach vorn fortzuschieben, während gleichzeitig das durch die Richtungskörper gekennzeichnete Centrum des animalen Poles allmählich an das Vorderende gelangt. Nur der hinterste Theil des Ektodermfeldes nimmt an dieser Verschiebung keinen Antheil, sondern wuchert weiter nach hinten, d. h. nach dem vegetativen Pol hin. Die beiden Urmesodermzellen werden dadurch gewissermaßen vom Ektoderm entblößt, oder doch nur von sehr wenigen plattenförmig ausgebreiteten Ektodermzellen an ihrer dorsalen Fläche bedeckt. Letztere stellen damit die Grenze zwischen der nach vorn und der nach hinten wachsenden Partie des Ektoderms dar. Unmittelbar vor ihnen macht sich später, wenn die eben geschilderten Vorgänge beendet sind, wieder eine starke Vermehrung und Anhäufung von Ektodermzellen bemerkbar, die sich später in das Innere einsenken und die Anlage der Schalendrüse bilden.

Die Verschiebung des Centrums der Ektodermscheibe an das spätere Vorderende und die Anlage der Schalendrüse sind bereits von BLOCHMANN (2, 3) bei *Neritina* resp. *Aplysia* erwähnt und durch Figuren erläutert worden, so dass ich hier einfach auf dieselben verweisen kann.

Die Zellen *E E'* verließen wir früher in dem Stadium, wo das Ei noch aus verhältnismäßig wenigen Zellen bestand. Auch später noch waren sie durch ihre bestimmte Lage und verhältnismäßige Größe leicht aufzufinden (vgl. Fig. 22—28). Aus diesem Grunde konnten auch ihre weiteren Schicksale festgestellt werden. In einem Stadium, in welchem etwa acht Mesodermzellen gebildet sind, treten in ihnen und in den ihnen benachbarten Zellen *c''' d'''* Kernspindeln auf. Die Theilung geht in demselben Sinne vor sich wie die erste. Die vier neuentstandenen Zellen sind nur wenig größer, als die zum ersten Mal abge-

schnürten. Sie werden gleichfalls nach dem vegetativen Pol hin abgegeben und schieben sich zwischen die Zellen $c'''_3 E_1 d'''_3 E'_1$ und ihre bezüglichen Mutterzellen ein. Kurz darauf bereiten sich die Zellen zum dritten Male zur Theilung vor. Die Durchschnürung erfolgt senkrecht zur Dorsoventralachse. Die Zellen $E E'$ geben je eine kleinere Zelle nach der Medianlinie ab. Die Zellen $c''' d'''$ zerfallen in ungefähr gleiche Theile.

Nunmehr beginnen die Zellen $E E'$ sich etwas zu vergrößern. Ihr Kern erreicht gleichfalls einen beträchtlicheren Umfang und nimmt eine etwas hellere Färbung an, so dass die Zellen nun noch deutlicher hervortreten. Bei den Zellen $c''' d'''$ findet dies nicht statt. Während der oben geschilderten im Ektoderm vor sich gehenden Wachstumsprocesse gelangen die Zellen $E E'$ etwas weiter nach der Dorsalseite, und zwar liegen sie dort an den beiden vorhin erwähnten Ausbauchungen am Hinterende des Eies.

Nachdem die vegetative Seite vom Ektoderm bis an die sechs primären Darmzellen hin überwachsen ist, beginnen die letzteren in das Innere des Eies einzudringen, wodurch es zur Anlage des Urdarmes kommt. Der Invaginationsprocess fängt bei der Zelle D an, welche durch ihre dunklere Färbung und ihren kleinen Kern (Fig. 27) sich von den übrigen unterscheidet. Die Zelle D'' nimmt zugleich damit das hinterste Ende des ganzen Entodermfeldes ein. Bald darauf beginnt auch sie zwischen die beiden großen Zellen C' und A' sich einzusenken, bleibt dort aber noch längere Zeit hindurch sichtbar.

Während dessen ist eine Theilung der beiden Zellen C' und A' erfolgt. Die Lage der Kernspindel von C' zeigt Fig. 27. Sie geben nach vorn zwei Zellen A'_1 und C'_1 ab, die etwa die Größe von A'' und B'' haben, an die sie sich unmittelbar hinten anschließen (Fig. 28 a). Die Zelle B' rückt bald darauf nach der Dorsalseite hin. Ihre Lage wird durch eine am Vorderende des Eies dorsalwärts gerichtete, zipfelförmige Ausbauchung gekennzeichnet, die von großen hellen Ektodermzellen bekleidet ist. Das Ei beginnt damit die sehr charakteristische und eigenartige Form des Gastrulastadiums anzunehmen, die wir in Fig. 28 b dann völlig ausgeprägt sehen.

Die Invagination des Entoderms macht jetzt rasche Fortschritte, auch die anderen primären Darmzellen senken sich bald in das Innere ein, und zwar verschwinden von den sechs Zellen zuerst die beiden mittleren, dann die vorderen und zuletzt die hinteren, so dass die Zelle D'' noch am längsten vom vegetativen Pole aus sichtbar bleibt, bis auch sie zwischen den beiden nach der Medianlinie auf einander hinarückenden Zellen C' und A' verschwindet.

Der Blastoporus bildet während dieser Übergangszeit einen Spalt, der vorn am tiefsten ist und hinten in eine seichte Grube ausläuft, die zwischen den beiden hinteren Vorwölbungen allmählich verstreicht. Er erstreckt sich somit von der Mitte bis zum Hinterende der Ventralfläche (Fig. 28 a).

Es ist hervorzuheben, dass sich an der Invagination des Entoderms nur die sechs mittleren, von mir als »primäre Darmzellen« bezeichneten Zellen betheiligen. Aus ihnen besteht anfänglich der ganze Urdarm, der zunächst nur eine flache Vertiefung darstellt. Erst wenn die primären Zellen noch weiter nach der Dorsalseite rücken, nehmen auch die anderen Entodermzellen an der Bildung des Urdarmes Antheil. Diese letzteren Zellen stehen sowohl durch ihre Größe, wie durch ihren Dotterreichthum im Gegensatz zu den primären Darmzellen, und ich will sie, weil sie von den primären Zellen *A B C D* abstammen, von jetzt an als »sekundäre Darmzellen« bezeichnen¹.

Während sich der Urdarm in das Innere des Eies einsenkt, vollzieht sich die völlige Umwachsung des letzteren von Seiten der Ektodermzellen, die dann bis zum Rande des Blastoporus reichen. Dieser gewinnt damit eine scharfe Umgrenzung und bekommt eine ungefähr lanzettförmige Gestalt (Fig. 28). Der Gastrulationsprocess von Umbrella ist also, wie bei einer Anzahl anderer Gasteropoden, ein Mittelding zwischen dem epibolischen und dem Invaginations-Typus.

Zugleich mit der Einstülpung des Entoderms gelangt ein Theil der kleinen Mesodermzellen nach hinten. Ihre nunmehrige Lage zeigt ein Frontalschnitt durch das Ei (Fig. 26). Man sieht, dass das Mesoderm sich rechts und links weiter nach vorn erstreckt. Die Urmesodermzellen und die Zellen *M' M'* haben sich jetzt in je zwei ungefähr gleich große Zellen getheilt. Die Zellen *M'' M''* sind in eine Anzahl kleinerer Zellen zerfallen, und auch die übrigen Mesodermzellen sind in lebhafter Vermehrung begriffen. Nur die zuerst gelieferten Zellen *m m* sind noch ungetheilt und schon etwas nach hinten geschoben. Noch weiter fortgeschritten ist dieser Process in Fig. 29, welche einen stärker vergrößerten Frontalschnitt durch die hintere Region darstellt. Die beiden Zellen *m m* beginnen jetzt die beiden Urmesodermzellen seitlich aus einander zu schieben. Auf sie folgen noch zwei weitere kleine Meso-

¹ Die sehr ähnlich lautenden Ausdrücke primäres und sekundäres Entoderm sind bereits von SALENSKY (39, 40), aber gerade im entgegengesetzten Sinne wie hier, angewendet worden. Ich möchte sie schon um desswillen nicht für empfehlenswerth halten, weil die Bezeichnung primäres und sekundäres Entoderm bereits in anderer Bedeutung (= Entoderm vor und nach der Abtrennung des Mesoderms) gebräuchlich ist.

dermzellen, die bis an das Ektoderm reichen und sich gerade an die Analzellen anschließen. Die beiden aus einander gewichenen Urmesodermzellen liegen in den oben erwähnten beiden Vorsprüngen am Hinterende des Eies.

Es ist nöthig, an dieser Stelle noch einmal kurz auf die Analzellen zurückzukommen. Es ist mir gelungen, dieselben bei *Umbrella* bereits in einem Stadium aufzufinden, in welchem die beiden primären Darmzellen *C* und *D* noch ungetheilt sind. Sie reichen dann nicht unmittelbar bis an das Entoderm heran, sondern sind durch eine Reihe von Ektodermzellen davon getrennt. Letztere bedecken, wie oben erwähnt wurde, später die hintere Partie des Entodermfeldes (vgl. Fig. 27, 28a), so dass die Analzellen von nun an thatsächlich mit dem hintersten Abschnitt des Entoderms in Berührung stehen. Diese Lage behalten sie bei, auch wenn die Darmzellen sich einzusenken beginnen. Andererseits legen sich nun aber auch, wie Fig. 29 zeigt, kleine Mesodermzellen an ihre Innenfläche an. Es kennzeichnen jetzt somit die Analzellen gerade die kritische Stelle des hinteren Blastoporusrandes, an welchem die drei Keimblätter an einander stoßen.

Die Beziehung der Analzellen zum Blastoporus wird besonders durch das in Fig. 28a abgebildete Gastrulastadium veranschaulicht. Die Analzellen (*a a*) befinden sich an dem hintersten Ende des Gastrulamundes, dort wo derselbe als eine seichte Furche allmählich verstreicht. Zwischen den Analzellen und den sich einsenkenden primären Darmzellen liegen noch zwei kleine Ektodermzellen, welche den hintersten Theil der Zelle *D''* überdecken.

Bei dem in Fig. 28b dargestellten etwas älteren Gastrulastadium haben sich allerdings die Analzellen scheinbar vom Blastoporus entfernt, doch hängt dies nur mit dem allmählichen Schlusse desselben zusammen, welcher von hinten nach vorn erfolgt. Die Analzellen und zugleich damit der hintere Theil des Entoderms bleiben unverändert am Hinterende des Eies liegen, während der letzte Rest des Blastoporus in der Nähe des Vorderendes an der Ventralseite zum Verschluss gelangt.

II. Die Keimblätterbildung bei anderen Gasteropoden¹.

Die ersten Furchungsstadien sind bei den Gasteropodeneiern bereits seit längerer Zeit bekannt und besonders von Sars (42), Nord-

¹ Ich beabsichtige in dieser Übersicht keine vollständige Zusammenstellung sämtlicher hierher gehöriger Arbeiten zu geben, sondern verweise in dieser Beziehung auf das Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider, III. Theil, 1893, sowie bezüglich der Mesodermfrage auch auf Specialarbeiten, insbesondere die v. Erlanger's (8, 10).

MANN (31), FR. MÜLLER (29) u. A. beschrieben worden. Man wusste, dass das Ei durch zwei nach einander auftretende und senkrecht zu einander stehende Furchen in vier Theilstücke zerfällt, und dass durch eine folgende äquatoriale Furche vier kleinere Zellen sich von den größeren abtrennen. Der weitere Verlauf der Theilungen wurde dagegen nicht untersucht.

Hierüber haben die Untersuchungen von WARNECK (47) den ersten Aufschluss gegeben, der schon beobachtete, dass die Dotterkugeln, d. h. die Furchungszellen sich nur bis zum vierzelligen Stadium in geometrischer Progression vermehren, während später ihre Zahl in arithmetischer Progression zunimmt.

Sehr eingehend sind die Mittheilungen von FOL (43—45), die derselbe über die Entwicklung der Pteropoden, Heteropoden und Pulmonaten macht. Er beschreibt, dass sich bei diesen Gruppen in übereinstimmender Weise von den vier Makromeren nach einander drei Generationen von Mikromeren ablösen, die das Ektoderm des zukünftigen Embryo bilden. Allerdings behauptet er, dass ihre Zahl dann noch durch Abgabe weiterer Zellen seitens der Makromeren zunehmen solle. In den letzteren erkannte er bereits den Entodermantheil des Eies und hat auch ihre ersten Theilungen richtig beschrieben.

Unabhängig hiervon gelangte BOBRETZKY (4) zu denselben Resultaten an Prosobranchiern und machte uns noch zugleich mit einigen interessanten, durch die große Menge des Nahrungsdotters verursachten, Abweichungen des Furchungsprocesses bekannt.

Allein durch die genannten Untersuchungen war die Bildung der Keimblätter und speciell die des mittleren doch noch nicht völlig sicher gestellt. Die älteren Autoren haben über diesen Punkt keine Angaben gemacht, und auch FOL konnte über den Ursprung des Mesoderms nicht ganz ins Klare kommen, glaubte aber, ähnlich wie dies SALENSKY (38) für *Calyptraea* that, dasselbe vom Ektoderm herleiten zu müssen.

BOBRETZKY führt das Mesoderm bei *Nassa* auf einige große, am Keimscheibenrande befindliche Zellen zurück und giebt für *Fusus* gleichfalls dessen Entstehung vom Ektoderm, oder doch vom Blastoderm-rande an. Nach WOLFSON (50) stammt das Mesoderm bei *Lymnaeus* von den Makromeren. BÜTSCHLI (5) konnte diese Frage bei *Paludina* nicht mit Sicherheit entscheiden, während SARASIN (44) für *Bythinia* wieder für die Ableitung vom Ektoderm aus eintritt.

Der Furchungsverlauf ist darauf von RABL (34) und BLOCHMANN (2) in sehr gründlicher und eingehender Weise untersucht worden. Hinsichtlich der Mesodermfrage kamen dieselben zu übereinstimmenden Resultaten.

An *Planorbis* stellte RABL fest, dass die vier Makromeren drei

Generationen von Mikromeren entstehen lassen, und dass das gesammte Ektoderm nur aus diesen 12 Mikromeren hervorgeht. Die Makromeren enthalten daher nach Abgabe der letzteren nur noch Entoderm- und Mesodermbestandtheile. Das Mesoderm ist jedoch lediglich in der hinteren der vier Makromeren enthalten, welche sich im 24zelligen Stadium in zwei ungleiche Hälften theilt, von denen die eine die Urzelle des Mesoderms darstellt.

Diese Angaben fanden durch die Untersuchungen von BLOCHMANN an *Neritina* ihre Bestätigung. Auch hier ist die hintere Makromere als Entomesodermzelle aufzufassen, durch die Theilung zerfällt dieselbe in ein entodermales und ein mesodermales Stück, aus welchem letzteren die Urmesodermzellen hervorgehen.

PATTEN (33) beschreibt in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Patella* einige Furchungsstadien dieser Form. Das Mesoderm tritt hier sehr spät, erst nach Anlage des Velums auf und wird von ihm auf das Entoderm zurückgeführt. Auch bei *Chiton* stammt nach KOWALEVSKY (20) das Mesoderm von einigen Entodermzellen, die sich symmetrisch rechts und links zu den Seiten des Blastoporus befinden. Nach SALENSKY (39) ist bei *Vermetus* die Anlage des Mesoderms bilateral. Es finden sich zwei Mesodermstreifen, die durch Abspaltung vom Ektoderm gebildet werden. Außerdem giebt es noch eine unpaare Anlage (*mésoderme péricardique*), die aber auch höchst wahrscheinlich vom Ektoderm aus entsteht.

Mit einer sehr abweichenden Bildung des Mesoderms machte uns sodann v. ERLANGER (8) bekannt. Nach seinen Beobachtungen tritt bei *Paludina* dasselbe gleichfalls sehr spät auf, und zwar soll es hier in höchst bemerkenswerther Weise in Form eines umfangreichen Divertikels an der Ventralseite des Urdarmes entstehen. Letzteres schnürt sich dann völlig vom Entoderm ab, gelangt in die Furchungshöhle und löst sich später in die charakteristischen Spindelzellen auf.

Bei *Bythinia* (9, 40) konnte dagegen v. ERLANGER wieder zwei typische Urmesodermzellen auffinden und schließt sich hiermit an die Ergebnisse von BLOCHMANN und RABL an. Denselben Bildungsmodus des Mesoderms hat neuerdings auch CONKLIN (6, 7) für *Crepidula* festgestellt.

Auch bei einem Pteropoden (*Clione limacina*) sind Urzellen des Mesoderms von KNIPOWITSCH (48) beschrieben worden. Nur findet sich hier in so fern ein abweichendes Verhalten, als die Urmesodermzellen direkt durch Theilung einer Makromere in zwei Hälften gebildet werden sollen, so dass die letztere hiernach anscheinend nur Ektoderm- und Mesodermbestandtheile enthalten würde.

Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, sind die Angaben, welche

bisher über die Mesodermbildung bei Prosobranchiern und Pulmonaten, sowie den nahestehenden Heteropoden und Pteropoden gemacht worden sind, zum großen Theil sich einander widersprechende. Das mittlere Keimblatt soll sich bald aus dem Ektoderm, bald aus dem Entoderm entwickeln, es soll seinen Ursprung aus einem Urdarmdivertikel nehmen, und in anderen Fällen sich auf zwei Urzellen zurückführen lassen, die dann wieder entweder direkt durch Theilung einer Makromere entstehen, oder erst durch Theilung einer von ihr abgeschnürten Zelle gebildet werden.

Noch weit weniger ist der Ursprung des Mesoderms bei den Opisthobranchiern sichergestellt, welche Gruppe ich bisher unberücksichtigt gelassen habe. Dies mag seinen hauptsächlichsten Grund wohl darin haben, dass die Furchung derselben erst sehr wenig studirt worden ist.

Die älteren Arbeiten, welche VON VAN BENEDEN (4), NORDMANN (31), SARS (42), LANGERHANS (23) u. A. über die Entwicklung der Opisthobranchier gemacht wurden, sind zum Theil noch unvollkommen, zum Theil entwerfen sie ein durch den damaligen Stand der Wissenschaft bedingtes unrichtiges Bild vom Furchungsprocess. Eingehender sind die im Jahre 1882 veröffentlichten Beobachtungen von MANFREDI (26) über die Entwicklung von *Aplysia*. Er beschreibt, dass das Ei durch die erste Theilung in eine kleinere animale und eine größere vegetative Furchungskugel zerlegt würde, die durch die nächste, senkrecht zur ersten stehende Furche in zwei Hälften zerfallen. Die zwei animalen Blastomeren theilen sich darauf in vier und stellen, nachdem sich durch eine Art Delaminationsprocess von ihnen vier Mesodermzellen abgetrennt haben, das Ektoderm dar. Die beiden großen Furchungskugeln bilden das Entoderm, das später vom Ektoderm umwachsen wird. Doch soll sich der Blastoporus am aboralen Pol schließen.

Es folgten hierauf die, leider etwas fragmentarischen, Angaben von TRINCHESE (45) über die Entwicklung der Aeolidien. Die »Morula« besteht nach ihm aus gleich großen Zellen, nur an ihrem vegetativen Pol zeigen sich zwei Zellen von etwas größerem Durchmesser. Später, wenn sich der Urdarm eingestülpt hat, finden sich zwischen Ektoderm und Entoderm zwei Urmesodermzellen, deren Ursprung nicht festgestellt werden konnte, wenngleich ihre Beziehung zu den vorhin erwähnten großen Zellen als wahrscheinlich gilt.

Bald darauf studirte BLOCHMANN (3) die Entwicklung der *Aplysia limacina*. Seine genaue Schilderung der ersten Furchungsstadien dieser Form ist zugleich die einzige gründliche, die wir von den Opisthobranchiern überhaupt besitzen. So sorgfältig nun aber auch BLOCHMANN die Entwick-

lung verfolgte, so gelang es ihm nicht, die beiden, von ihm bei einem Prosobranchier beobachteten, Urzellen des Mesoderms aufzufinden.

Der Ursprung des mittleren Keimblattes, das erst auf späten Stadien, nach Anlage des Fußes, deutlich erkennbar war, musste demnach für *Aplysia* unklar bleiben.

Auch Ruo (37), der die Entwicklung von *Chromodoris elegans* wenigstens in ihren allgemeinsten Grundzügen dargestellt hat, ist es nicht gelungen, diesen Punkt sicher zu stellen. Das Mesoderm wurde von ihm erst auf einem verhältnismäßig späten Stadium, nach dem Auftreten des Velums, der Schalendrüseneinstülpung und des Fußes gesehen. Es soll hier aus einer Reihe von vier Zellen bestehen, die rechts und links zu den Seiten des Urdarmes sich befinden. Da sie dieselbe Färbung wie die Entodermzellen besitzen, so erscheint ihr Ursprung von denselben als wahrscheinlich, obwohl Ruo hervorhebt, dass er einen solchen Ursprung nicht nachweisen konnte.

In neuester Zeit hat endlich noch MAZZARELLI (27) sehr interessante Angaben über das erste Auftreten des Mesoderms bei *Aplysia* gemacht. Dasselbe zeigt sich gleichfalls erst nach dem Schluss des Blastoporus. Am oralen und aboralen Pol, dort wo noch die Verbindung des Urdarmes mit dem Ektoderm geblieben ist, vergrößern sich je zwei Entodermzellen. Sobald alsdann die Einsenkung des Ektoderms, welche zur Anlage der Schalendrüse führt, sowie die Bildung des Stomodäums erfolgt ist, gelangen diese vier Zellen in die Furchungshöhle. Es sind die Urmesodermzellen, die auffallenderweise in Vierzahl vorhanden sind und zu je zwei und zwei an den einander gegenüberliegenden Polen des Embryo sich befinden.

Ziehen wir nun nach dieser Übersicht auch die oben geschilderte Furchung von *Umbrella* zum Vergleich heran, so ergibt sich, dass die letztere in ihren Grundzügen mit der der bisher genauer studirten Formen übereinstimmt.

Die Bildung von drei Generationen von Mikromeren, die weitere Vermehrung derselben bis zum 24zelligen Stadium, vor Allem aber die darauf folgende Theilung einer Makromere, und die damit verbundene Entstehung des Mesoderms, schließen sich, wenn sie auch bisher noch nicht für Opisthobranchier bekannt waren, so doch im Wesentlichen an die gleichen Vorgänge bei *Planorbis*, *Neritina* und *Crepidula* an, d. h. an die drei einzigen bis jetzt in Bezug auf ihre Furchung genau untersuchten Gasteropoden.

Im Einzelnen ergeben sich freilich einige Differenzen mit *Neritina* (über *Crepidula* liegen vorläufig erst kurze Mittheilungen vor). Für

einen der wichtigsten Unterschiede möchte ich den halten, dass bei *Umbrella* die erste Theilung der zweiten Generation von Mikromeren im Sinne der Uhrzeigerbewegung, bei *Neritina* im entgegengesetzten erfolgt. Hierdurch kommt es, dass das früher erwähnte sogenannte Kreuz von Ektodermzellen, auf welches neuerdings auch CONKLIN Werth gelegt hat, bei *Neritina* sogleich seine normale Lage besitzt, indem seine Arme nach vorn, hinten, rechts und links gerichtet sind, während bei *Umbrella* diese Lage erst viel später durch eine Drehung um 45° erreicht wird.

Auch bei *Planorbis* findet die entsprechende Theilung, wie bei *Neritina*, in dem der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten Sinne statt. Die Vermehrung der Mikromeren ist von RABL jedoch nur bis zum 25zelligen Stadium verfolgt worden, so dass der weitere Entwicklungsverlauf noch unbekannt ist.

Die etwas abweichende Aufeinanderfolge der einzelnen Theilungen bei *Umbrella* im Gegensatz zu *Planorbis* und *Neritina* halte ich nicht für wesentlich. Wir haben ja oben gesehen, dass sogar bei einer und derselben Form in dieser Hinsicht Unterschiede sich zeigen können.

Die Theilungen der vier zuerst gebildeten Furchungszellen *A B C D* sind, so weit ich sie verfolgen konnte, bei *Umbrella* durchaus regelmäßig verlaufen. Bei den ersten drei Theilungen geben dieselben 12 kleineren Zellen den Ursprung, die wir desshalb als Mikromeren bezeichnet haben, und die die Anlage des Ektoderms repräsentiren. Bei der vierten Theilung entstehen vier sehr viel größere Zellen: die drei sekundären Darmzellen *A' B' C'* und die Urzelle des Mesoderms *D'* oder *M*. Auch bei der fünften Theilung entstehen wieder vier größere Zellen, die als Entodermzellen aufzufassen sind.

Von Interesse erscheint es mir, dass die Urzelle des Mesoderms gewissermaßen eine der sekundären Darmzellen ersetzt.

Die hier vorgetragene Auffassung, nach welcher die Urzelle des Mesoderms mit anderen (sekundären Darm-) Zellen zusammen in Form einer vierten Zellgeneration von den Makromeren nach dem animalen Pol hin abgeschnürt wird, weicht von der früheren bei Gasteropoden üblichen Anschauung ab. Bisher hatte man bei der Bildung der Urmesodermzellen einfach von der Theilung einer der Makromeren, oder einer von ihr herrührenden Zelle gesprochen. Nach CONKLIN (7) sollen dagegen die primären Darmzellen (endoderm cells) in Ursprung und Lage den beiden Urmesodermzellen entsprechen, eine Ansicht, die ich für *Umbrella* entschieden zurückweisen muss.

Zu bemerken ist das regelmäßige Alterniren der Richtung, in welcher die einzelnen Zellgenerationen von den vier Makromeren sich abtrennen. Die erste und dritte Generation werden in der Richtung

der Uhrzeigerbewegung, die zweite und vierte in der entgegengesetzten abgeschnürt. Erst die fünfte Theilung weicht von diesem Typus ab, indem sie eine rein bilateral-symmetrische ist.

Das Abschnüren von nur drei Generationen von Mikromeren dürfte wohl für eine sehr große Anzahl von Gasteropoden und auch von Anneliden (vgl. in dieser Beziehung WILSON [48], v. WISTINGHAUSEN [49] u. A.) das typische Verhalten sein. Doch trifft dies nicht für alle Formen zu. Abweichende Angaben haben insbesondere für die Gasteropoden FOE (43—45) und BOBRETZKY (4), MACMURRICH (30) für *Fulgur*, sowie auch SALENSKY (39) für *Vermetus* gemacht. In diesen Fällen schnüren sich von den Makromeren (*A B C D*) hinter einander eine große Anzahl kleinerer Zellen, bis zur völligen Umwachsung des Entoderms, ab. Ähnliches scheinen auch SARASIN (44) und v. ERLANGER (9) bei *Bythinia* beobachtet zu haben.

Wenn wir die — leider nur sehr wenigen — Arbeiten mit einander vergleichen, in welchen die Furchung genau Zelle für Zelle verfolgt ist, so ergibt sich ferner eine interessante Thatsache: das Mesoderm entsteht stets durch die vierte Theilung einer Makromere, und zwar geht es immer aus einer ganz bestimmten, der linken hinteren, oder bei anderer Orientirung der hinteren, Makromere hervor. Stets ist es aber eine von den beiden Makromeren, welche in der Mitte des Eies sich in der (ventralen) Querfurche mit der gegenüberliegenden berührt. Dies hat zur Zeit durch die übereinstimmenden Resultate von RABL, BLOCHMANN, CONKLIN und mir eine Bestätigung gefunden, und kann schon jetzt außer für *Planorbis*, *Neritina*, *Crepidula* und *Umbrella*, so viel sich aus Abbildungen entnehmen lässt, noch für zahlreiche andere Formen, deren Furchung noch nicht so eingehend studirt worden ist, als sehr wahrscheinlich gelten.

Es scheint mir von besonderer Wichtigkeit zu sein, dass ganz dasselbe Verhalten neuerdings auch für eine größere Anzahl von Anneliden hat festgestellt werden können. Wir verdanken dies den schönen Untersuchungen von WILSON (48), durch welche besonders die Furchung von *Nereis* sehr genau bekannt geworden ist. Die Bildung des Mesoderms geht hier in ganz derselben Weise vor sich, wie bei den oben erwähnten Gasteropoden. Auch bei *Nereis* ist es eine Makromere, und zwar ihrer Lage nach wieder ganz die gleiche (linke hintere), wie bei *Crepidula* und *Umbrella*, von der aus bei ihrer vierten Theilung eine große Zelle entsteht. Letztere (»second somatoblast«) zerfällt auch hier durch ihre erste Theilung in zwei Urmesodermzellen (»primary mesoblasts«), die dann die Mesodermstreifen liefern.

Bei allen diesen, in Bezug auf ihre Furchung genau untersuchten

Formen sind zwei symmetrisch gelagerte Urzellen des Mesoderms aufgefunden worden.

Zu dieser Entstehungsweise des Mesoderms scheint aber bei den Gasteropoden ein anderer Bildungsmodus im völligen Gegensatz zu stehen. Es liegen, wie früher erwähnt, eine Reihe von Beobachtungen vor, nach welchen das Mesoderm in verhältnismäßig späten Stadien durch Einwandern von Zellen des äußeren Keimblattes gebildet wird. Diese Angaben sind jedoch vielfach bezweifelt worden. Besonders RABL hat sich in seiner »Theorie des Mesoderms« dagegen ausgesprochen, und v. ERLANGER (8, p. 348) sagt in Bezug auf diesen Punkt: »Ohne die Möglichkeit eines ektodermalen Ursprunges von Bestandtheilen des mittleren Keimblattes ganz in Abrede stellen zu wollen, bin ich, trotz vieler Widersprüche, der Ansicht, dass dasselbe bei den Gasteropoden in allen Fällen vom Entoderm abzuleiten ist.«

Sollten wir in der Erscheinung, dass das Mesoderm durch die vierte Theilung einer bestimmten Makromere gebildet wird, ein allgemeiner gültiges Gesetz erblicken dürfen, so müssen wir annehmen, dass in den oben erwähnten Fällen (FOL, BOBRETZKY, SALENSKY), in welchen sich zahlreiche Mikromeren von den Makromeren abschnüren, das Mesoderm anfänglich die Form einer Mikromere habe. Es würden sich in diesen Fällen die Mesodermzellen gar nicht von den übrigen Mikromeren unterscheiden, und sie würden ihrer geringeren Größe wegen auch nicht sogleich in die Furchungshöhle gedrängt zu werden brauchen, sondern sich im Zusammenhang mit den Ektodermzellen weiter vermehren. Sobald in späteren Entwicklungsstadien die Mesodermzellen dann ins Innere wandern, wird natürlich der Eindruck einer ektodermalen Entstehung hervorgerufen werden.

In der That haben auch FOL, BOBRETZKY und SALENSKY, welche die Abschnürung zahlreicher Mikromeren beobachteten, nicht die typischen, frühzeitig gesonderten Urzellen des Mesoderms auffinden können, es treten vielmehr FOL und SALENSKY mit mehr oder weniger Bestimmtheit für den ektodermalen Ursprung des Mesoderms ein, und auch BOBRETZKY lässt dasselbe bei *Fusus* von Zellen des Blastodermrandes aus entstehen.

Es werden also, sofern die obige Voraussetzung zutrifft, die beiden, anscheinend jetzt so schroff einander gegenüberstehenden Bildungsweisen des Mesoderms vom Entoderm oder vom Ektoderm, sich annähernd auf ein gemeinsames Schema zurückführen lassen. Es würde vom Dotterreichthum der Eier, oder von anderen noch nicht näher zu bestimmenden Ursachen abhängen, ob das Mesoderm in Form umfangreicher Zellen auftritt, die frühzeitig in die Furchungshöhle gelangen (Urmesodermzellen, entodermaler Ursprung), oder ob die

ersten Mesodermzellen klein sind, länger im Verhände des Ektoderms bleiben und erst später ins Innere wandern (ektodermaler Ursprung). Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, dass das letztere Verhalten einen ursprünglicheren Modus darstellt.

Dieser Erklärungsversuch muss freilich durchaus eine Hypothese bleiben, so lange man nicht eine größere Anzahl von Formen hinsichtlich ihrer Furchung genau studirt hat, was leider in den citirten Fällen von FOL, BOBRETZKY und SALENSKY noch nicht zur Genüge geschehen ist.

Eine Stütze scheint aber diese Auffassung schon jetzt durch die Beobachtungen von WILSON (48) an Anneliden zu gewinnen, bei welchen die Bildung des Mesoderms ganz identisch mit der von *Umbrella* ist. In einzelnen Fällen, wie z. B. bei *Nereis*, bleiben die Mesodermzellen längere Zeit hindurch im Zusammenhang mit dem Ektoderm, während in anderen, z. B. bei *Polymnia*, die Urmesodermzellen sogleich in die Furchungshöhle hinein gelangen. Über die bezüglichen Verhältnisse von *Nereis* sagt WILSON (p. 393): »The origin of the mesoblast in *Nereis* is ectoblastic (because it forms a part of the »outer layer«), or entoblastic (because it arises from one of the four entomeres), or neither (because it forms the lip of the »blastopore«).«

Die Beziehungen des Mesoderms zum Gastrulamund sind bei den Gasteropoden gleichfalls schon bei vielen Formen dargelegt worden. Die beiden Urmesodermzellen befinden sich stets am hinteren Rande des Blastoporus. Aber auch in den Fällen, in welchen das Mesoderm einen typischen »entodermalen« Ursprung aufweist, entsteht es immer in der Umgebung des Urmundes, wie aus den Angaben von HADDON (47), MACMURRICH (30), KOWALEVSKY (20) u. A. hervorgeht. Auch in diesen Fällen ist jedoch die Furchung bisher noch nicht gründlich genug untersucht worden, und man hat vielleicht desshalb Urzellen des Mesoderms nicht entdecken können. Sollten sich die bezüglichen Angaben bestätigen, so würde hier allerdings die Absonderung des Mesoderms erst viel später erfolgen. Auch nach v. ERLANGER tritt das Mesoderm bei *Bythinia* erst in einem Stadium auf, in welchem etwa sechzig Mikromeren vorhanden sind.

Die durch v. ERLANGER (8) bei *Paludina* beschriebene Anlage des Mesoderms in Form eines Cölomdivertikels steht zur Zeit noch völlig isolirt da, indem sie von anderen Autoren bisher noch nicht beobachtet wurde.

Die ersten Theilungen der Urmesodermzellen und die Lagerungsbeziehungen der einzelnen Mesodermzellen zu einander sind jedenfalls bei *Umbrella* sehr charakteristische und von den bisher bei Gasteropoden beschriebenen Verhältnissen abweichende. Es scheinen anfänglich ge-

wissermaßen vier über einander gelagerte Urmesodermzellen vorhanden zu sein, welche kleine Mesodermzellen produciren. Dass die ersteren zu den vier von MAZZARELLI (27) bei *Aplysia* beschriebenen Urmesodermzellen in Beziehung zu setzen sind, erscheint ihrer Lage nach ausgeschlossen. Eher würden sie schon den von KNIPOWITSCH (18) bei einem Pteropoden (*Clione limacina*) aufgefundenen Mesoblasten ähneln.

Noch besser lässt sich vielleicht die von WILSON (48) für *Nereis* beschriebene Entwicklung des Mesoderms mit der von Umbrella vergleichen, und zwar in so fern, als auch bei den erwähnten Anneliden die Urmesodermzellen zuerst kleine Zellen produciren, ehe sie sich in gleiche Hälften theilen, und die Mesodermstreifen aus ihnen hervorgehen. Auch die Lage der kleinen Mesodermzellen ist bei den beiden Formen eine sehr ähnliche, indem sie sich zwischen den eigentlichen Mesodermstreifen und unmittelbar am Hinterende des Blastoporus befinden, wenn sie auch bei Umbrella nicht direkt in das Ektoderm übergehen (vgl. WILSON Plate XVIII, Fig. 70 mit Taf. XVI, Fig. 29 dieser Arbeit).

Wenn später bei Umbrella das Mesoderm die charakteristische Gestalt von zwei Streifen angenommen hat, so erinnert es in auffallender Weise an einige Bilder, welche RABL von Planorbis gegeben hat. Hier findet sich nach ihm am Ende jeden Mesodermstreifens eine große Zelle, die bei der späteren Entwicklung gewissermaßen einen neuen Streifen von kleineren Zellen entstehen lässt. In ganz übereinstimmender Weise geben auch bei Umbrella die beiden vorderen großen Mesodermzellen *M' M'* zwei Reihen von noch weiter vorn befindlichen kleineren Mesodermzellen den Ursprung. Ich werde unten noch einmal auf diesen Punkt zurückkommen und nur im Voraus bemerken, dass die folgende Entwicklung einen weiteren Vergleich nicht gestattet.

Die Untersuchungen v. ERLANGER's (8, 40) haben gezeigt, dass nicht nur bei *Paludina*, sondern auch bei *Bythinia* ein Hohlraum zwischen dem somatischen und dem visceralen Blatt der Mesodermstreifen auftritt, so dass bei diesen Schnecken auf einem gewissen Entwicklungsstadium ein deutliches Cölom vorhanden ist. Paarige Cölomsäckchen sind neuerdings von demselben Autor auch bei *Capulus* beobachtet worden (11). Ein solches Verhalten findet sich bei Umbrella niemals. Die Zellen liegen hier so dicht an einander, dass zu keiner Entwicklungsperiode auch nur die Spur eines Spaltraumes in den Mesodermstreifen zu erkennen ist. Auch BLOCHMANN (2), RABL (34), PATTEN (33) u. A. erwähnen nichts von einem Cölom.

Endlich ist vielleicht noch die Ansicht in Frage zu ziehen, nach welcher das Ektoderm neben dem Vorhandensein von Urmesoderm-

zellen noch mehr oder weniger an der Bildung des Mesoderms theilhaftig sein soll, und nach welcher das Mesoderm überhaupt nicht als »mittleres Keimblatt« aufzufassen ist. Eine Lösung des letzteren Problems kann natürlich die vorliegende Untersuchung nicht beanspruchen wollen; es lässt sich bei *Umbrella* jedoch so viel mit Sicherheit nachweisen, dass die beiden Mesodermstreifen lediglich aus den beiden Urzellen hervorgehen, welche in letzter Instanz auf die linke hintere Makromere zurückzuführen sind. Schon vor der völligen Ausbildung der Mesodermstreifen hat bei *Umbrella* das Ektoderm die Form eines einschichtigen Plattenepithels angenommen. Eine spätere Theilnehmung desselben muss ich um so mehr für unwahrscheinlich halten, als ich niemals an einer Stelle eine besonders lebhafte, mit einer Einwucherung in Verbindung zu setzende Vermehrung von Ektodermzellen nachweisen konnte, noch überhaupt in den letzteren senkrecht zur Oberfläche gerichtete Kernspindeln aufgefunden habe. Damit will ich jedoch nicht in Abrede stellen, dass vielleicht in späten, von mir nicht mehr untersuchten, Entwicklungsstadien, einzelne, etwa mit den sogenannten Nuchalzellen zu vergleichende, Zellen des Ektoderms ins Innere einwandern mögen.

Bezüglich der Theilungen der Ektodermzellen war es seit den Untersuchungen von WARNECK (47) bekannt, dass die Zellvermehrung bereits vom vierzelligen Stadium an in arithmetischer Progression erfolgt, dass sich mithin die Zahl der Zellen immer ganz gleichmäßig von je vier zu vier erhöht.

Auf die etwas abweichende Ansicht von RABL (34) bin ich an anderer Stelle eingegangen.

Der weitere Verlauf der Theilungen ist nur von BLOCHMANN (2) und CONKLIN (6, 7) genauer untersucht worden.

BLOCHMANN hebt hervor, dass die Zellvermehrung auch noch in späteren Stadien eine regelmäßige sei, obgleich dies nicht immer mehr so deutlich hervortritt, weil oft mehrere Theilungen gleichzeitig erfolgen. Auch auf seinen Abbildungen lässt sich diese Regelmäßigkeit in schönster Weise erkennen, indem die Ektodermzellen auch hier ein sog. Kreuz bilden. Erst später verlängert sich der hintere Arm desselben und die Ektodermanlage wird damit bilateral-symmetrisch.

CONKLIN hat gleichfalls die Theilungen der Ektodermzellen bei *Crepidula* in eingehenderer Weise verfolgt. Er sagt darüber: »The formation of micromeres proceeds with wonderful regularity, following the law formulated by RABL, new micromeres always being formed in fours either by cutting off from the four macromeres or by the division of four micromeres already formed.« Auch hier bilden die Ektoderm-

zellen ein Kreuz und auch hier wird bei der weiteren Entwicklung durch ein abweichendes Verhalten des hinteren Armes die Ektoderm-scheibe bilateral-symmetrisch.

Um so auffälliger ist in dieser Beziehung das Verhalten von Umbrella. Bei dieser Form wird die Ektodermanlage schon gleich nach dem 32zelligen Stadium bilateral und zwar in abweichender Weise dadurch, dass rechts und links im hinteren Abschnitt je eine weitere Ektodermzelle auftritt. Der fernere Verlauf der Theilungen ist nun wieder regelmäßig, indem die Zellen sich zu je vier und vier theilen. Dies findet, so weit ich die Furchung verfolgen konnte, bis gegen 100 Zellen statt. Erst dann prägt sich die bilaterale Anordnung deutlicher aus, indem nun auch andere Abweichungen eintreten, wie z. B. die, dass sich die Zellen a'''_1 und b'''_1 theilen, ohne dass dies bei den entsprechenden Zellen im hinteren Abschnitt der Fall ist.

Die beiden im Stadium von 32 Ektodermzellen entstandenen Zellen EE' lassen sich auch noch weiterhin leicht verfolgen und sie — oder doch normalerweise wenigstens die eine von ihnen — haben Antheil an dem Aufbau eines wichtigen Organs, wie dies im nächsten Theile erläutert werden wird.

Ehe ich zur Schilderung des weiteren Entwicklungsverlaufes übergehe, muss ich noch auf die Achsenverhältnisse und die von mir angewendete Orientirung der bisher betrachteten Furchungsstadien zurückkommen.

Bei der Beschreibung des vierzelligen Stadiums habe ich bereits erwähnt, dass ich im Gegensatz zu der früheren Auffassung und in Übereinstimmung mit CONKLIN (7) die erste Furche als der späteren Transversalebene, die zweite als der späteren Medianebene entsprechend ansehe.

Die Gründe für meine Auffassung ergeben sich im Wesentlichen aus der Lagerung des Mesoderms. Die durch die Theilung der Makromere D entstandene Zelle M nimmt einen derartigen Platz ein, dass sie sich der trennenden Furche zwischen A und B gerade gegenüber befindet (Fig. 8).

Nachdem sie in die beiden Urmesodermzellen zerfallen ist, tritt der bilateral-symmetrische Bau deutlich hervor. Die Urmesodermzellen behalten während des weiteren Entwicklungsverlaufes ihre Lage bei und bezeichnen das Hinterende des Eies. Die Linie, in der die beiden Urmesodermzellen sich gegenseitig berühren, muss der Medianlinie entsprechen, denn die älteren Stadien ergeben ganz klar, dass die Ur-

mesodermzellen sich genau symmetrisch rechts und links von der späteren Medianebene des Körpers befinden.

Wie Fig. 42 beweist, liegt nun die Berührungslinie der beiden Urmesodermzellen gerade in der Verlängerung der trennenden Furche zwischen den Makromeren *A* und *B*, so dass daher auch diese zweite Furche als der späteren Medianebene entsprechend aufgefasst werden muss. Die erste Furche zwischen *A B* und *C D* fällt hiernach mit der Transversalebene zusammen.

Bei *Crepidula* (7) scheint sich diese Anordnung längere Zeit hindurch zu erhalten.

Bei *Umbrella* dagegen wird sie bald dadurch zerstört, dass die Makromeren *A B* und *C* in Theilung übergehen. Ist dieselbe vollendet, so liegt die Zelle *B'* am Vorderende *A'* an der linken, *C'* an der rechten Seite des Eies. Es sind somit diese Zellen in der der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzten Richtung verschoben worden. Die vier am vegetativen Pol befindlichen Zellen *A B C D* dagegen haben genau dieselbe Anordnung bewahrt, wie die vier noch ungetheilten Makromeren. Fig. 46 giebt von diesen Verhältnissen ein deutliches Bild.

Dass etwa eine Verschiebung der Zellen *A B C D* vor sich gegangen sei, während die Zellen *A' B' C'* ihrer Lage nach unverändert geblieben wären, halte ich aus dem Grunde für ausgeschlossen, weil dann zugleich eine Drehung der beiden sehr umfangreichen Mesodermzellen erfolgt sein musste, die jedoch an dem ganzen Vorgang sichtlich unbetheiligt sind.

Dies würde auch mit den früheren Theilungen der Makromeren in Widerspruch stehen. Die Zellen *A' B' C' M* entsprechen trotz ihrer Größe nur einer vierten Generation von Zellen, welche sich von den Makromeren nach dem animalen Pol hin abgeschnürt hat. Auch bei der Abschnürung der drei früheren Generationen hat stets eine Drehung derselben stattgefunden. Zugleich mit der Verschiebung der Zellen *A' B'* und *C'* muss natürlich eine Drehung des darauf liegenden Ektodermkreuzes um 45 Grad vor sich gehen, dessen Arme von nun an mit den Hauptachsen des Körpers zusammenfallen.

Bei *Neritina* (2) hat — wie schon oben erwähnt — das Ektodermkreuz sogleich seine definitive Lage, doch ergiebt die Anordnung der lichtbrechenden Körnchen, welche in den späteren Querarmen des Kreuzes sich befinden, dass auch hier allmählich eine Verschiebung der Körnchen um 45 Grad stattgefunden hat. Diese Verhältnisse sind aus einem Vergleich der von BLOCHMANN (2) gegebenen Fig. 46 und Fig. 51 der Taf. VII recht klar zu ersehen. Bei *Umbrella* tritt die entsprechende Drehung erst viel später ein.

Zu erwähnen ist noch die Ansicht, nach welcher das Centrum des animalen Poles dem Vorderende, das Centrum des vegetativen Poles dem späteren Hinterende entsprechen soll. Bei den Gasteropoden ist PATTEN (33) von diesem Gesichtspunkt ausgegangen.

Ich kann mich für Umbrella dieser Meinung nicht anschließen, weil durch die p. 262 erwähnten Wachstumsprocesse im Ektoderm das Centrum des animalen Poles mitsammt den Richtungskörpern erst sekundär an das Vorderende gelangt. Der animale Pol entspricht daher der späteren Dorsal-, der vegetative der späteren Ventralseite. Neuerdings ist WILSON (48) bei Nereis bezüglich der Achsenverhältnisse zu einer Auffassung gelangt, welche sich mit der eben begründeten, sowie mit der von CONKLIN durchaus im Einklang befindet.

III. Die weitere Entwicklung und Anlage des Exkretionsorgans.

Während der Einstülpung des Entoderms geht eine Gestaltveränderung des Eies vor sich. Dasselbe verliert seine frühere Herzform und gewinnt ein mehr eiförmiges Aussehen. Der größte Durchmesser verläuft von vorn nach hinten, der Querdurchmesser ist dagegen verringert worden.

Bald darauf beginnen sich die Ränder des Blastoporus noch dichter an einander zu schließen. Die Einstülpungsöffnung ist bald nur noch ein schmaler schlitzförmiger Spalt und verschwindet endlich vollkommen.

Die vorderste Partie des Eies, die dem früheren animalen Pol entspricht, wird von hellen großen Ektodermzellen bekleidet. Dieser ganze Theil setzt sich bald noch schärfer als in früheren Stadien von der übrigen Masse des Eies ab, und zwar geschieht dies besonders durch das Auftreten des Velums. Letzteres beginnt sich gleich nach dem Verschluss des Gastrulamundes zu zeigen und besteht anfänglich aus einigen hellen und körnchenreichen Ektodermzellen, die sich später an einander legen und dann in einer kontinuierlichen Reihe rings um den Embryo herum ziehen. Der von ihnen umschlossene Bezirk ist als Velarfeld zu bezeichnen. Die Mitte desselben fällt mit dem früheren Centrum des animalen Poles zusammen, welches, wie oben erwähnt wurde, mitsammt den Richtungskörpern an das Vorderende des Embryonalkörpers gelangt war.

Nach BLOCHMANN'S (2) Beobachtungen lässt sich bei Neritina das Velum auf zwei Ektodermzellen zurückführen, die schon im 12zelligen Stadium durch ihren Reichthum an stark lichtbrechenden Körnchen auffallen. Diese Körnchen sind sogar schon in den beiden ersten Furchungskugeln zu erkennen und können bis zu ihrem Übergang in die Velarzellen verfolgt werden.

Von einer frühzeitigen Differenzirung solcher Urvelarzellen war bei *Umbrella* nichts zu bemerken und auch CONKLIN (6) konnte nicht finden, dass die entsprechend gelagerten Zellen bei *Crepidula* an der Bildung des Velums Antheil nehmen. Nach der Beschreibung von CONKLIN tritt das Velum zuerst an der ventralen Seite unmittelbar vor dem Munde auf und besteht anfänglich nur aus einer einfachen Zellreihe. Dies stimmt auch mit meinen Beobachtungen überein.

Das Entoderm verließen wir in dem Stadium, als die sechs primären Darmzellen sich in die Masse des Eies einsenkten. Schon während des Hineintrückens begannen sich dieselben zu vermehren. Sie stellen jetzt eine Gruppe von 42—45 Zellen dar, die an der Begrenzung des Bodens und der Seitentheile des Urdarmes Antheil nehmen. Die übrige Begrenzung desselben wird von großen dotterreichen Elementen gebildet, welche wir als sekundäre Darmzellen bezeichnet haben.

Das Lumen des Urdarmes ist nur ein spaltförmiges. Bei seitlicher Ansicht zeigt es sich, dass er eine etwa trichterförmige Gestalt hat. An der Figur 34, welche bereits ein etwas älteres Stadium darstellt, sieht man, dass die Spitze des Trichters von einer ektodermalen Einsenkung eingenommen wird, und dass sich zugleich schon die Mundöffnung (*o*) gebildet hat. Hinten setzt sich der Urdarm in einer Reihe von 5—6 Zellen fort, die durch Theilung der Zellen *C''* und *D''* entstanden sind und am Hinterende ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm bewahrt haben. Aus diesem Theil geht später der entodermale Endabschnitt des Darmkanals hervor.

Ich will an dieser Stelle noch kurz die Beziehungen von Mund und After zum früheren Blastoporus hervorheben, wenngleich dieselben bei *Umbrella* ganz ähnliche wie bei einer Anzahl anderer Gasteropoden sind, und im Wesentlichen hierdurch nur die von BLOCHMANN (3) bei *Aplysia* gemachten Beobachtungen bestätigt werden können.

Der Blastoporus befand sich früher als ein verhältnismäßig kurzer Längsspalt an der Ventralseite des Eies, indem er sich von der Mitte bis zum hinteren Ende derselben erstreckte. Der Schluss des Gastrulamundes erfolgte von hinten nach vorn, und auch an seinem vordersten Theil verschwindet, wie bereits erwähnt, bald die letzte Spur der Einstülpungsöffnung. Die Ektodermzellen überdecken jedoch diese Partie nicht in einer kontinuierlichen Lage, sondern berühren sich in der Medianebene in einer scharf hervortretenden Längslinie. An dieser Stelle senken sie sich dann zur Bildung des Ösophagus in das Innere ein, womit es zugleich zur Bildung der Mundöffnung kommt (Fig. 34*o*).

Der Mund entsteht daher bei Umbrella an dem Vorderende des früheren Blastoporus.

Das Hinterende des Blastoporus wurde durch die beiden Analzellen gekennzeichnet, welche, wie schon von BLOCHMANN u. A. hervorgehoben wurde, ein außerordentlich bequemes Mittel zur Orientirung abgeben. Zugleich mit den Wachstumsprocessen, die während des Invaginationsprocesses und der Einsenkung der Schalendrüse vor sich gehen, gelangen die Analzellen weiter nach der Dorsalseite des Körpers, doch behalten sie hierbei ihre charakteristische Lage zu den hinteren der primären Darmzellen unverändert bei (Fig. 34a). Die Afteröffnung entsteht sehr viel später wie die Mundöffnung und zwar erst zur Zeit, wenn die Torsion vor sich geht. Der After bildet sich unmittelbar vor den Analzellen, mithin an dem Punkt, an welchem sich früher das hinterste Ende des Blastoporus befand.

Die Partie des Körpers, an welcher sich der Blastoporus geschlossen hat, ist somit, wie Fig. 34 zeigt, außerordentlich stark in die Länge gezogen worden. Die Schlussstelle erstreckt sich jetzt über einen großen Theil der Ventralfläche und zwar befindet sie sich in der Mittellinie zwischen dem Mund (*o*) und den Analzellen (*a*). Dieselbe entspricht demjenigen Theil des Embryo, an welchem sich später der Fuß anlegt.

Die Beziehung der sekundären Darmzellen zu den sieben umfangreichen, im Gastrulastadium vorhandenen und aus den Makromeren hervorgegangenen Zellen lässt sich bei dem in Fig. 34 dargestellten Stadium nicht mehr mit Sicherheit entscheiden, weil sich die letzteren Zellen noch mehrfach getheilt haben. Nur so viel lässt sich sagen, dass das Vorderende des Eies von der Zelle *B'* eingenommen wird, welche durch eine in dorsoventraler Richtung erfolgte Theilung in zwei Zellen zerfallen ist. Die früheren Zellen *A'* und *C'* resp. ihre Abkömmlinge liegen rechts und links am Hinterende des Eies und nehmen später an der Fußbildung Antheil.

Die sekundären Darmzellen bilden die Hauptmasse des Eies, indem sie fast seinen ganzen Binnenraum ausfüllen und auch noch einen sehr großen Theil der Urdarmwand bilden. Charakteristisch für sie ist, dass ihre Kerne stets in den Theilen der Zellen sich befinden, welche die Darmhöhle begrenzen. In letztere ragen die Zellen meist buckelförmig hinein.

Zwischen der umfangreichen Entodermmasse und der Ektodermbekleidung breitet sich als eine dünne Schicht das Mesoderm aus. Dasselbe beginnt seine regelmäßige Gestalt nun allmählich einzubüßen. Rechts und links von der Medianlinie sieht man am Hinterende noch

die beiden Urmesodermzellen, die durch ihre Größe auffallen. An sie schließt sich schräg nach vorn und ventralwärts verlaufend eine Reihe von vier bis fünf ebenfalls verhältnismäßig großen Zellen an. Am Ende derselben, etwas weiter dorsal gelegen, folgt dann wieder eine umfangreichere Zelle, die ohne Zweifel identisch mit der Zelle *M'* der früheren Stadien ist. Von ihr geht gleichfalls nach vorn eine Zellreihe aus. Außer diesen Hauptreihen finden sich dann noch zahlreichere kleinere Mesodermzellen, die in Zügen angeordnet sind und wie die vorigen sich ebenfalls Zelle für Zelle dicht an einander schließen.

Über diese Verhältnisse kann man sich schon im Wesentlichen durch Betrachtung ganzer Embryonen in seitlicher Ansicht Klarheit verschaffen. Fertigt man Frontal- oder Transversalschnitte an, so ergibt sich weiter, dass die Mesodermzellen zwar stellenweis (besonders am Hinterende) in einer doppelten Schicht unter dem Ektoderm sich hinziehen, dass aber dadurch eine scharfe Sonderung in zwei differente Blätter nicht hervortritt (Fig. 30).

Zwischen den beiden aus einander gewichenen Urmesodermzellen befindet sich eine Anzahl von 4—6 kleineren Mesodermzellen. Dieselben entsprechen der Zellgruppe, an deren Bildung die zuerst entstandenen kleinen Mesodermzellen *mm* Antheil nahmen. Letztere sind jetzt allerdings nicht mehr als solche herauszufinden. Die erwähnte Zellgruppe liegt in der Medianlinie am Hinterende der Schalendrüseneinstülpung.

Das Ektoderm weist nach Ablauf der Gastrulation ebenfalls erhebliche Veränderungen auf. Abgesehen von dem Antheil, welchen es durch ungleichmäßiges Wachsthum an der Gestaltveränderung des ganzen Eies genommen hat, haben besonders lebhafte Vermehrungsvorgänge in der Gegend stattgefunden, in welcher sich die Anlage für die Schalendrüse befindet. Dieselbe hat sich nunmehr schon tief in das Innere des Embryonalkörpers eingesenkt (Fig. 31).

Ferner sind jetzt Theilungsstadien von Ektodermzellen an den Seitentheilen des Embryo zu bemerken, und zwar an den Stellen, an welchen sich später die Otolithenblasen einstülpen.

Im Übrigen hat der überwiegende Theil der Ektodermzellen schon eine plattenförmige Gestalt angenommen.

Eine Ausnahme hiervon machen jedoch die am Hinterende des Eies in der Mittellinie befindlichen beiden Analzellen, die sich jetzt etwas über das Niveau des Körpers hervorzuvölben beginnen. Unmittelbar davor findet sich der Punkt, an welchem sich die hintersten Entodermzellen an das Ektoderm ansetzen, und an welchem später der After durchbricht.

Auch die Zellen EE' finden wir wieder. Sie sind durch die Wachsthumsprozesse, welche mit der Einsenkung der Schalendrüse in Zusammenhang stehen, weiter nach der Dorsalseite, wie vor Allem weiter nach der Medianlinie gelangt und liegen nun rechts und links in unmittelbarer Nähe von den Analzellen.

Die Zelle E weist jetzt recht bemerkenswerthe Veränderungen auf, welche während der Einstülpung des Entoderms vor sich gegangen sind. Der Kern hat sich bedeutend vergrößert, das Kernkörperchen und das Chromatingerüst treten in ihr sehr deutlich hervor, so dass sie sich sehr stark von allen anderen Ektodermzellen unterscheidet. Bei der links gelegenen Zelle E' ist Derartiges nicht zu bemerken. Im Gegentheil unterscheidet sie sich jetzt sehr viel weniger von den übrigen Ektodermzellen, und ihre Lage lässt sich in den späteren Entwicklungsstadien überhaupt nicht mehr mit Sicherheit angeben.

Die Lage der Zelle E zeigt der Medianschnitt auf Fig. 31, wo die Zelle dadurch, dass der Schnitt im hintersten Theile etwas schief gefallen ist, mit getroffen wurde. Da diese Zelle, wie wir später sehen werden, sich später an der Bildung eines Exkretionsorgans theilnimmt, so will ich sie von jetzt an kurz als »Exkretzelle« bezeichnen.

In dem darauf folgenden Stadium zeigt der Embryo wieder eine etwas veränderte Gestalt. Dieselbe wird durch den Fuß bedingt, welcher als eine mächtige Vorwölbung an der Ventralseite zwischen Mund und Analzellen erscheint (Fig. 32). Er wird zum weitaus größten Theil von sekundären Darmzellen ausgefüllt, außerdem finden sich in seinen Seitentheilen noch vereinzelte Mesodermzellen.

Ferner fällt die Asymmetrie auf, welche der Embryo jetzt anzunehmen beginnt. Die umfangreiche Anlage der Schalendrüse ist ganz auf die linke Körperhälfte hinübergertückt. An ihr ist bereits das Schalenhäutchen zur Absonderung gelangt (Fig. 32 *sch*). Nach der entgegengesetzten Seite sind dagegen die beiden Analzellen geschoben worden, welche als ansehnliche Buckel über die Oberfläche hinausragen. Rechts und links an der Basis des Fußes finden wir die beiden Otolithenblasen vor, die bereits vollkommen von der Oberfläche abgeschnürt sind.

Die ektodermale Einsenkung am Vorderende hat sich bedeutend vertieft und damit den Ösophagus gebildet. An ihn schließt sich ein kurzer Abschnitt an, der von den sekundären Darmzellen begrenzt wird. Hierauf folgt der eigentliche Magentheil, dessen Wandung aus den kleinen primären Darmzellen besteht. Von den letzteren haben sich diejenigen, die die hintere Begrenzung bilden, wohl durch Aufnahme von Dottersubstanz bedeutend vergrößert und eine cylindrische

Gestalt angenommen. Das Lumen des ganzen Darmkanals ist noch ein außerordentlich enges. Der Magen bildet hinten einen blindsackartigen Zipfel und geht vorn in den sog. Enddarm über, dessen Zellen ebenfalls schon einen feinen Hohlraum umschließen, und der rechts bis zu den Analzellen reicht.

Betrachten wir das Mesoderm in diesem Stadium, so zeigt es sich, dass sich seine Zellen fast überall gleichmäßig unter dem Ektoderm ausbreiten. Die Mesodermstreifen sind somit vollkommen aufgelöst. Ihre Zellen haben den früheren innigen Zusammenhang aufgegeben und schon zum Theil eine verästelte oder spindelförmige Gestalt angenommen.

Die Urmesodermzellen lassen sich nicht mehr nachweisen, wenngleich am Hinterende in manchen Fällen noch größere Zellen anzutreffen sind. Noch früher sind die als $M' M'$ bezeichneten großen Mesodermzellen verschwunden. Sie haben sich durch wiederholte Theilungen in kleinere Zellen aufgelöst.

Schon oben erwähnte ich, dass RABL (34) bei Planorbisembryonen ebenfalls zwei besonders auffallende Mesodermzellen an den vorderen Abschnitten der Mesodermstreifen aufgefunden hatte. Es lag nahe, diese Zellen mit den beiden großen ganz ähnlich gelagerten Zellen $M' M'$ von *Umbrella* in Beziehung zu setzen. Das weitere Schicksal dieser Zellen ist aber nach RABL ein anderes. Sie beginnen nach seiner Schilderung in die Länge zu wachsen, sich auszuhöhlen und damit die Anlagen von den bei Planorbis ziemlich umfangreichen inneren Urnieren zu bilden. Von diesen Verhältnissen war jedoch bei *Umbrella* nichts zu bemerken.

Endlich wäre noch der Verbleib der kleinen, aus höchstens etwa sechs Zellen bestehenden Gruppe zu berücksichtigen, in welche die zuerst von den Urzellen aus entstandenen kleinen Mesodermzellen $m m$ übergegangen waren.

Diese Zellen lagen am Hinterende der Ektodermeinstülpung, die die Schale zu liefern hat, und zwar zwischen dieser und dem Enddarm. In späteren Stadien schließen sie sich an den letzteren dicht an und sind darauf, wenn der Fuß eine stärkere Entwicklung zeigt, nicht mehr als differente Gruppe nachzuweisen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass sie die Mesodermzellen liefern, welche später an der Außenfläche des Enddarmes anzutreffen sind. Auch an andere Stellen, besonders an die Oberfläche des Magens und Vorderdarmes, legen sich später einzelne Mesodermzellen an, über deren Beziehung zu den Zellen der Mesodermstreifen ich jedoch keine Angaben machen kann.

Eine bemerkenswerthe Veränderung zeigt inzwischen die Exkret-

zelle. Nachdem sich bereits früher ihr Kern vergrößert hatte, erlangt nunmehr auch ihr Zelleib einen im Vergleich zu den übrigen Ektodermzellen außerordentlichen Umfang (Fig. 32). Anfänglich wölbt sich die Zelle dabei nicht selten über das Niveau des Körpers hervor.

Betrachtet man ein solches Stadium von der Seite, so kann es dann den Eindruck machen, als ob drei Analzellen vorhanden wären. Doch ist bei der Exkretzelle der Zelleib von anderer Beschaffenheit. Er ist weit heller und scheint von Flüssigkeit erfüllt zu sein. Der Kern, welcher ebenfalls durch seine Größe ($7\ \mu$) und helle Färbung auffällt, liegt stets im proximalen, d. h. dem nach dem Inneren des Körpers zugewandten Theil der Zelle.

Bei ein wenig älteren Embryonen zeigt es sich, dass die Exkretzelle sich in das Innere des Körpers einzusenken beginnt. Sie wird an ihrer Oberfläche dann von kleineren umliegenden Ektodermzellen überwachsen, die sich anfänglich von der dorsalen, später auch von den anderen Seiten her über sie hinschieben und nur ihre mittlere Partie frei lassen.

Es mag hier gestattet sein, noch einige Worte über die Analzellen anzuschließen, die durch ihre Größe mit der vorhin beschriebenen Exkretzelle in eine gewisse Parallele zu stellen sind. Auch ihre Kerne, welche ich immer ohne Schwierigkeit nachweisen konnte — im Gegensatz zu *Aplysia* nach BLOCHMANN — haben eine ähnliche helle Färbung, wie der Kern der Exkretzelle. Nur unterscheiden sie sich von ihm durch ihre weit geringere Größe. Ihr Zellplasma erscheint im distalen Theil homogen und färbt sich oft auffallend stark, während es im proximalen Theil körnchenreicher ist und dort den Kern enthält. Bisweilen konnte ich auch eine Vacuole auffinden, welche im Zellplasma aufgetreten war, doch weiß ich nicht, ob dies vielleicht ein pathologischer Zustand gewesen ist.

Die Analzellen scheinen bei den Opisthobranchiern ganz allgemein verbreitet zu sein. Sie wurden ferner von FOL (43, 44) bei Pteropoden und Heteropoden beschrieben; auffallenderweise hat man sie aber erst bei einem Prosobranchier (*Patella*) gefunden.

Die Bedeutung der Analzellen ist noch unbekannt. PATTEN (33) hat für *Patella* die Vermuthung geäußert, dass die Zellen die Orientirung des Embryos bei seinen Bewegungen unterstützen möchten. Vielleicht könnte andererseits aber auch das gelegentliche Auftreten von Vacuolen, sofern dies eben ein normales Verhalten darstellt, auf eine exkretorische Funktion hindeuten. Erwähnenswerth ist noch, dass ich nicht selten in späteren Entwicklungsstadien noch eine thatsächliche dritte

Analzelle (vgl. Fig. 34) gefunden habe, über deren Herkunft ich jedoch im Unklaren geblieben bin.

Die äußeren Veränderungen, welche hierauf der Embryo zeigt, sind zunächst nicht sehr wesentliche. Es beginnt sich der Fuß an seiner Spitze einzurollen, die Otolithenblasen vergrößern sich, und die Ösophaguseinstülpung ist tiefer geworden, sie reicht nunmehr bis in die Gegend der letzteren. Dadurch erscheint denn auch der Magen weiter nach hinten geschoben, während sich sein Lumen gleichzeitig erweitert hat.

Interessanter sind die Vorgänge, welche während dieser Zeit die Exkretzelle betreffen. Ihre Größe hat gegen früher noch zugenommen. Sie besitzt jetzt eine eiförmige Gestalt. Der größte Durchmesser beträgt etwa 19μ . Der Kern liegt im proximalen Theil und zwar stets an der dorsalen, mithin der von den Analzellen abgewendeten Seite (Fig. 33 und 34).

Das Ektoderm in der nächsten Umgebung dieser Zelle ist jetzt der Schauplatz mehrerer Veränderungen. Man bemerkt zunächst häufig Kerntheilungsbilder, welche wohl mit dem Überwachsen der Exkretzelle in Zusammenhang stehen dürften. Etwas weiter dorsal nehmen die Kerne einiger Ektodermzellen eine hellere Färbung an. Bald darauf erfüllt sich das Plasma dieser Zellen mit bräunlichen Konkrementen. Solche Konkremeute sind schon vielfach bei den Gasteropoden in den Zellen der Nieren und Urnieren gefunden worden. Es kann also auch hier wohl kein Zweifel mehr sein, dass die betreffenden Zellen eine exkretorische Funktion übernommen haben.

Schon während dieser Zeit begann eine zweite, vor der Exkretzelle befindliche Ektodermzelle sich zu vergrößern und eine längliche Gestalt anzunehmen. Ihr Kern wird umfangreicher, chromatinärmer, das Kernkörperchen stark lichtbrechend. Bald nimmt diese »zweite« Exkretzelle dieselben außergewöhnlich großen Dimensionen an, wie die erste, und sinkt dann gleichfalls in das Innere des Embryonalkörpers ein.

Ich habe hier noch auf einige individuelle Verschiedenheiten aufmerksam zu machen, auf welche aber wohl kein großer Werth zu legen ist. Während nämlich in den meisten Fällen die beiden großen Exkretzellen annähernd gleichzeitig in die Tiefe sinken, kann auch bei manchen Embryonen die zweite große Zelle erst sehr viel später auftreten. Im Gegensatz hierzu habe ich auch beobachtet, dass sich schon bisweilen in früheren Stadien zwei gleichmäßig ausgebildete Exkretzellen vorfanden, die noch ganz oberflächlich gelagert waren.

Die genauere Herkunft dieser zweiten großen Zelle habe ich nicht

feststellen können, weil sie auf früheren Stadien sich nicht von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden lässt. Dass sie erst später direkt durch Theilung der ersten Exkretzelle gebildet ist, halte ich für vollkommen unwahrscheinlich, weil diese auf allen Stadien ihr sehr charakteristisches Aussehen bewahrt hat, ohne dass Kerntheilungsbilder jemals zu bemerken waren. Ihrer Lage nach muss es ferner ausgeschlossen sein, dass sie auf die früher erwähnte, mit *E'* bezeichnete, links gelegene Zelle zurückzuführen ist. Dagegen haben wir gesehen, dass die Zellen *E* und *E'* sich vor dem Gastrulastadium dreimal getheilt haben. Es ist vielleicht daher auch nicht unmöglich, dass sie eine der damals entstandenen Zellen ist, oder dass sie sich in letzter Instanz auf die mit *c'''* bezeichnete Zelle zurückführen lässt. Dies sind aber nur Vermuthungen.

In Fig. 33 gebe ich einen Querschnitt durch den hinteren Theil eines Embryos, an dem das sich entwickelnde Exkretionsorgan zu sehen ist. Es ist eine der großen Exkretzellen getroffen (*E*). Man bemerkt, dass sie sich ins Innere eingesenkt hat, und an ihrer distalen Fläche größtentheils von kleinen Zellen bedeckt wird. Diese letzteren sind mit Konkrementen erfüllt. Das Plasma der Exkretzelle ist auf den proximalen Theil beschränkt und bildet dort einen breiten Halbmond, in dem der Kern liegt. Im distalen Theil der Zelle befindet sich eine Vacuole, die wohl jedenfalls mit den vielfach in den Nierenzellen bei Mollusken beschriebenen »Sekretionsbläschen« identisch sein dürfte.

In Fig. 34 sind dieselben Verhältnisse an einem etwas stärker vergrößerten Tangentialschnitt dargestellt.

Nunmehr beginnt der Embryo allmählich die Form der freischwimmenden Veligerlarve anzunehmen. Das Velum wird auf einen verhältnismäßig kleinen Bezirk in der Nackengegend beschränkt und besteht aus zwei mächtig entwickelten Lappen, die ausgestreckt und eingezogen werden können. Der Fuß hat auf seiner Rückseite das Operculum ausgeschieden (Fig. 35, 36) und die hintere Partie des Körpers wird bereits völlig von der Schale eingeschlossen.

Der Darm beginnt die schon von anderer Seite an Opisthobranchierembryonen beschriebene charakteristische Gestalt mit den zwei seitlichen Nährsäcken anzunehmen, welche von den großen dotterreichen sekundären Darmzellen gebildet werden. Der After liegt an der rechten Körperseite, von einer ektodermalen Einsenkung ist an ihm nichts zu bemerken.

Aus dem Mesoderm hat sich eine Anzahl von Muskeln differenzirt, deren Vertheilung im Körper schon von TRINCHESE (45) bei Aeolidien genauer beschrieben wurde.

Das Exkretionsorgan weist in diesen letzten von mir untersuchten Stadien keinen nennenswerthen Fortschritt auf. Die beiden großen Exkretzellen werden jetzt an ihrer ganzen Oberfläche von Ektodermzellen bedeckt. Letztere sind in der Umgebung der großen Zellen von den braunen Konkrementen erfüllt und haben zum Theil eine stark abgeplattete Gestalt angenommen, zum Theil senken sie sich gleichfalls in die Tiefe ein. In diesem Falle beginnen sie sich auch zu vergrößern, und es können dann gleichfalls in ihnen Vacuolen auftreten. Die beiden großen Zellen berühren sich unmittelbar mit ihren Längsseiten. Auffallend ist die Stärke der Zellwand derselben. Die verhältnismäßig sehr großen und noch immer mit stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehenen Kerne liegen in ihnen stets an den einander zugekehrten Seiten. Fig. 35 zeigt einen Sagittalschnitt durch das Organ in dem erwähnten Entwicklungsstadium; Fig. 36 soll die Lage desselben in Beziehung zum übrigen Embryonalkörper verdeutlichen.

Die weitere Entwicklung konnte von mir nicht genauer verfolgt werden, doch scheint es, als ob das Exkretionsorgan bis zum Auskriechen der Larven im Wesentlichen auf dieser Stufe verbleibt. Das hauptsächlichste Ergebnis, das durch das Studium der Entwicklung des Organs zu Tage getreten ist, dürfte darin liegen, dass dasselbe rein ektodermaler Natur ist. Das Mesoderm theiligt sich gar nicht an demselben. Unterhalb des Exkretionsorgans treffen wir zwar auch vereinzelte Mesodermzellen an, doch bleiben dieselben frei von Konkrementen und finden sich in gleicher Weise auch unter anderen Stellen des Ektoderms.

Ehe wir dazu übergehen, das Organ mit ähnlichen, schon früher beschriebenen Bildungen zu vergleichen, will ich noch erwähnen, dass dasselbe gelegentlich bei *Umbrella* auch paarig auftreten kann. Das Vorhandensein der an der linken Körperseite befindlichen Zelle *E'*, welche erst im Gastrulastadium verschwindet und sicher das Homologon der rechten als *E* bezeichneten Exkretzelle ist, deutet hierauf schon hin. In drei Fällen habe ich nun thatsächlich auch bei Embryonen von dem in Fig. 36 dargestellten Stadium das Organ ganz gleichmäßig rechts und links entwickelt gesehen.

Das von mir im vorigen Abschnitt als Exkretionsorgan beschriebene Gebilde ist bereits seit langer Zeit bekannt.

Schon LOVÉN (25) beobachtete im Jahre 1839 an Opisthobranchienembryonen einen neben dem After befindlichen, eigenthümlichen, blasenförmigen Körper, den er für ein noch unentwickeltes Geschlechtsorgan hielt.

Dasselbe Organ wurde dann auch von Sars (42) erwähnt.

LANGERHANS (23) fand das von Lovén entdeckte Organ sowohl bei *Doris* wie bei *Acera bullata* auf. Er beschreibt, dass bei letzterer Form zwei runde Körper neben dem Enddarm liegen, von denen der eine »eine Zusammensetzung aus einzelnen keulenförmigen Abschnitten zeigt, die eine helle Randschicht und ein mit dunkel glänzenden Tropfen gefülltes Lumen besitzen«. Da LANGERHANS eine Entleerung der Tropfen nach außen beobachten konnte, so schreibt er dem Organ im Gegensatz zu Lovén eine exkretorische Funktion zu.

Nach RAY LANKESTER (24) entsteht das fragliche Organ bei *Aplysia* aus großen hellen Zellen, die dem Darmkanal angehören, doch hält er es nicht für ausgeschlossen, dass das Organ auch durch Einwucherung vom Epiblast aus gebildet sein könne. Auch er glaubt, dass es ein Exkretionsorgan sei und vergleicht es mit dem BOJANUS'schen Organe der Muscheln.

TRINCHESE (45) beobachtete darauf an den frei schwimmenden Larven von *Ercolania* ein an der rechten Körperseite befindliches, birnförmiges und stark pigmenthaltiges Organ, das wahrscheinlich gleichfalls den vorhin erwähnten Gebilden entspricht. Es wird von ihm seiner Lage nach als Analdrüse bezeichnet. Nach seiner Beschreibung entsteht es aus drei bis vier Mesodermzellen, in denen bald Pigment auftritt, und die durch weitere Theilung das ziemlich umfangreiche Organ bilden. Dasselbe findet sich auch bei *Amphorina* und *Berghia*. Hier enthält es aber kein Pigment, sondern eine stark lichtbrechende Substanz. Bei *Doto coronata* ist es paarig.

HADDON (47) fand bei einem Prosobranchierembryo (*Janthina fragilis*) eine violette Masse an der rechten Seite in unmittelbarer Nähe des Afters. Er macht darauf aufmerksam, dass derselbe Körper auch bei Opisthobranchiern vorkomme, so bei *Philine aperta* ebenfalls an der rechten Seite, bei *Elysia viridis* links und bei *Pleurobranchidium* auf beiden Seiten.

Im Jahre 1888 beschrieb Ruo (37) die Entwicklung desselben Organs bei *Chromodoris elegans*. Es entsteht nach ihm aus wenigen Mesodermzellen, welche reich an gelblichen Körnchen sind. Später nimmt das Gebilde eine ziegelrothe und dann eine violette Färbung an. Die in den Zellen enthaltenen Körnchen glaubt er als Exkretstoffe ansehen zu müssen, während er das Organ selbst als Urniere deutet. Er schließt dies vor Allem aus seiner übereinstimmenden Lage mit der rechten Urniere bei Prosobranchierembryonen. Auch darin, dass das Organ nur unpaar an der rechten Körperseite sich befindet, glaubt Ruo keine Schwierigkeit zu finden, indem er darauf hindeutet, dass das

entsprechende Gebilde der linken Seite durch Anpassung an das Larvenleben allmählich verschwunden sein könne.

LACAZE-DUTHIERS und PRUVOT (21) beobachteten darauf das Organ bei den Embryonen zahlreicher Opisthobranchier, wie *Aplysia*, *Philine*, *Bulla*, *Pleurobranchus*, *Doris* und bei Aeolidien.

Sie konnten sich von der Herkunft desselben aus dem äußeren Keimblatt überzeugen, legten ihm aber die Bedeutung eines Sinnesorgans, und zwar die eines analen Auges zu. Zu dieser irrthümlichen Auffassung wurden sie wohl dadurch veranlasst, dass gerade bei den von ihnen besonders untersuchten Larven von *Philine* die Kopfaugen fehlen.

Die Entwicklung geht nach den beiden Autoren in der Weise vor sich, dass vier Ektodermzellen sich über die Oberfläche erheben und sich mit kleinen Pigmentkörnchen anfüllen. Sie fassen eine fünfte Ektodermzelle zwischen sich, deren Inhalt hell und durchscheinend wird, und welche von den genannten Autoren als Linse angesehen wurde. Diese centrale Zelle wird später von den peripher gelegenen überwachsen, so dass nur eine kleine Partie an ihrer Spitze frei bleibt. Dann platten sich die Zellen ab und senken sich ein.

Beim Ausschlüpfen der Larven befindet sich das jetzt schwarz pigmentirte Organ am Mantelrand in unmittelbarer Nähe des Afters.

In neuester Zeit hat sich noch MAZZARELLI (27) mit dem in Rede stehenden Organ in eingehender Weise beschäftigt. Der italienische Forscher hat zunächst das Verdienst, zum ersten Male die von anderen Untersuchern gewonnenen Resultate berücksichtigt und einen genauen historischen Überblick gegeben zu haben. Er wendet sich vor Allem gegen die von LACAZE-DUTHIERS geäußerte Ansicht und macht darauf aufmerksam, dass das Gebilde auch denjenigen Larven zukommt, welche im Besitz von wohlentwickelten Kopfaugen sind.

Das Organ entsteht nach ihm bei *Aplysia* aus den zwei aboralen Urmesodermzellen, die sich vermehren und eine Anhäufung von Zellen liefern, in deren Innerem sich ein mit Flüssigkeit und Konkretionen gefüllter Hohlraum ausbildet. Später wird das Innere des nunmehr sackförmigen Gebildes durch eine Ektodermeinstülpung mit der Außenwelt in Verbindung gesetzt. Die Lage des Organs ist ganz die nämliche wie bei *Umbrella*.

MAZZARELLI hält das Gebilde für ein Exkretionsorgan, und zwar sieht er in ihm die Anlage der definitiven Niere. Er schließt dies aus seiner Entwicklung, seiner Lagerung stets hinter gewissen, als Kopfnieren beschriebenen Säckchen, sowie ferner aus dem Grunde, dass bei Embryonen von Prosobranchiern (*Capulus*) die definitive Niere

einen ganz ähnlichen Platz einnimmt, wie das fragliche Organ bei den eben ausgeschlüpften Larven von *Aplysia*. Leider gelang es ihm nicht, diese letzteren am Leben zu erhalten, so dass er gleichfalls die weitere Entwicklung nicht studiren konnte.

Schließlich ist das fragliche Organ auch noch bei *Corambe* von FISCHER (12) beobachtet worden, der die Vermuthung ausgesprochen hat, dass es zu einer kleinen am Nierenporus gelegenen Drüse in Beziehung stehen könne.

Es dürfte wohl kaum ein Organ bei einer Thiergruppe geben, welches in so verschiedenartiger Weise gedeutet worden ist, und das man hinter einander als Geschlechtsorgan, als merkwürdigen Pigmentfleck, als Drüse, Vorniere, Auge oder als definitive Niere aufgefasst hat.

Eben so verschieden sind die Resultate, zu denen die verschiedenen Forscher bezüglich der Entwicklungsgeschichte gelangt sind. Das Organ soll, wie schon MAZZARELLI hervorhebt, bald aus dem Ektoderm, bald aus dem Entoderm oder dem Mesoderm entstehen. Aus der übereinstimmenden Lage an der rechten Körperseite von *Opisthobranchier*-embryonen, in der Nähe des Afters und am Mantelrand ergibt sich aber wohl ohne Zweifel, dass nicht etwa verschiedenartige Gebilde untersucht wurden, sondern dass thatsächlich immer dasselbe Organ vorgelegen hat. Hierfür sprechen auch die Abbildungen, welche RAY LANKESTER für *Aplysia*, LANGERHANS und RHO für *Doris* gegeben haben.

Ob auch die von TRINCHESE beschriebenen »glandule anali« hierhin gehören, weiß ich nicht sicher, doch wird es von MAZZARELLI angenommen.

Bei *Umbrella* kann bezüglich der Herkunft des fraglichen Organs kein Zweifel sein, da die ektodermale Abstammung sicher nachzuweisen ist. Auch lässt der histologische Bau auf die Bedeutung als Exkretionsorgan wohl mit Sicherheit schließen.

Ektodermale Exkretionsorgane sind zwar noch nicht von *Opisthobranchiern* bekannt, doch schon mehrfach an *Pulmonaten* und *Prosobranchiern* beschrieben worden.

Ich habe hier die sogenannten äußeren Urnierenzellen im Sinne, auf welche bereits GANIN (16) aufmerksam gemacht hat.

BOBRETZKY (4) beobachtete ihre Entstehung bei *Nassa*. Es tritt bei dieser Form zu beiden Seiten des Fußes eine Anzahl von Ektodermzellen über die Oberfläche hervor, die sich später außerordentlich stark vergrößern und in deren Plasma sich bräunliche Konkremeante ansammeln.

Ganz identische Organe fand SALENSKY (38) bei den Embryonen von *Calyptraea sinensis*. Sie bestehen in der Regel aus vier »verhält-

nismäßig kolossalen Zellen«, die in ihrem Inneren ein sogenanntes Sekretionsbläschen enthalten, das mit Flüssigkeit und Harnkonkretionen erfüllt ist. Eine äußere Öffnung war nicht nachzuweisen. SALENSKY, der auch bei *Nassa reticulata* diese Organe beobachtete, hebt noch besonders ihre äußerliche Lage hervor.

MACMURRICH (30) beschrieb darauf ganz dieselben Bildungen bei *Fulgur* und *Fasciolaria*, welche vermuthlich mit den schon von OSBORN (32) bei der letzteren Form als »subvelar masses« bezeichneten Körpern übereinstimmen. Endlich hat in neuester Zeit noch v. ERLANGER (44) die sogenannten äußeren Urnieren bei den Embryonen von *Capulus* in Gestalt einer großen hellen, jedenfalls hinter dem Velum befindlichen Ektodermzelle aufgefunden.

Bei manchen Pulmonaten (*Limnaeus* und *Planorbis*) beobachtete BÜTSCHLI (5) außer den typischen »inneren Urnieren« noch Gebilde, welche er auf die vorhin beschriebenen bezieht. Sie bestehen nach ihm aus jederseits drei sehr großen mit Körnchen erfüllten Ektodermzellen, die sich über die Oberfläche des Embryo hervorwölben.

Eine ganz übereinstimmende Schilderung gab auch FOL (15), der noch die Möglichkeit einer Beziehung zu den inneren Urnieren andeutet.

Im Gegensatz hierzu sprach freilich RABL (34) die Meinung aus, dass die sogenannten äußeren Urnieren der Süßwasserpulmonaten weiter nichts als Theile des Velums seien, eine Ansicht, welcher sich auch v. ERLANGER (40) angeschlossen hat.

Zu weit dürfte es aber wohl gehen, auch die von verschiedenen Seiten beschriebenen »äußeren Urnierenzellen« gewisser Prosobranchier als Velarzellen aufzufassen und ihnen damit jede exkretorische Funktion abzuspochen. Die histologische Struktur dieser eine ungewöhnliche Größe erreichenden Zellen weicht doch erheblich von der der Velarzellen ab, und auch ihre Lage stimmt durchaus nicht mit der des Velums überein.

Auffallend ist die außerordentliche Ähnlichkeit, welche diese Zellen mit denen des Exkretionsorgans von *Umbrella* besitzen. Bei letzterer Form kann von einer Verwechslung mit Velarzellen um desswillen nicht die Rede sein, weil die beiden Exkretzellen am Hinterende zur Ausbildung kommen, während das Velum erst sehr viel später an der entgegengesetzten Seite sich anlegt.

Mit meinen entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen an *Umbrella* dürften sich noch am besten diejenigen von LACAZE-DUTHIERS und PRUVOT in Einklang bringen lassen. Die von ihnen als Linse gedeutete große helle Ektodermzelle, welche später ins Innere sich einsenkt und von

den angrenzenden Ektodermzellen überdeckt wird, erinnert überaus stark an die große Exkretzelle von *Umbrella*, welche gleichfalls von den umliegenden Ektodermzellen überwachsen wird. MAZZARELLI erwähnt ebenfalls, dass das Lumen des Organs von verhältnismäßig großen Zellen ausgekleidet sei, er stimmt aber mit TRINCHESE und RHO darin überein, dass es vom Mesoderm gebildet wird.

Ich will darauf aufmerksam machen, dass, sobald die Exkretzellen von *Umbrella* in die Tiefe gesunken und an ihrer Oberfläche von Ektodermzellen bekleidet sind, sie leicht den irrthümlichen Eindruck einer mesodermalen Entstehung hervorrufen können. Wenn bei anderen Formen dieses Einsinken sehr frühzeitig stattfinden sollte, so ließe sich vielleicht dadurch ein Theil der erwähnten abweichenden Ansichten erklären.

Ein analoger Fall scheint mir in dieser Hinsicht bei *Nereis* sich zu finden. Nach den Beobachtungen von WILSON (48) entsteht hier ein als »head-kidney« beschriebenes Exkretionsorgan aus Ektodermzellen in der Nähe des animalen Poles, welche gleichfalls frühzeitig unter die Oberfläche sich in die Tiefe einsenken und später noch nach hinten wandern, ehe sie eine exkretorische Funktion annehmen.

Ein Gegensatz zwischen dem von mir bei *Umbrella* und den von MAZZARELLI und TRINCHESE beschriebenen Gebilden besteht noch darin, dass die von letzteren untersuchten Organe eine mehr oder weniger sackförmige Gestalt annehmen, und sich ihr Lumen mit der Außenwelt in Verbindung setzt.

Hier geben vielleicht die Beobachtungen von RHO (37) eine Erklärung. Nach seiner Schilderung entwickelt sich an der Seite des Organs eine Kapsel, die, wenn der Embryo das Ei verlässt, das ganze Organ umschließt und neben dem After mit einer Öffnung ausmündet, durch welche die Exkretstoffe nach außen gelangen können.

Noch wichtiger sind die Ergebnisse von BOBRETZKY (4), welcher beschreibt, dass sich bei *Fusus* während der späteren Entwicklung in den Zellen der äußeren Urnieren Vacuolen ausbilden, die zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammenfließen, wodurch dann eine sackförmige Gestalt der Urniere bedingt wird. Entsprechende Verhältnisse hat auch MACMURRICH (30) erwähnt, und es sind diese Beobachtungen noch durch v. ERLANGER bestätigt worden.

Es ist daher durchaus nicht unwahrscheinlich, dass bei der weiteren, von mir nicht mehr studirten Entwicklung von *Umbrella* sich durch Auseinanderweichen oder durch Zerfall der Zellen ebenfalls ein Hohlraum im Inneren des Exkretionsorgans ausbildet, welches möglicherweise dann später noch eine Öffnung nach außen gewinnt.

Suchen wir nun nach einer Deutung des Organs, so spricht gegen die von RAY LANKESTER und MAZZARELLI vertretene Auffassung als Niere, dass das fragliche Organ bei *Umbrella* aus dem Ektoderm entsteht. Auch mit den inneren Urnieren der Prosobranchier, wie es RHO gethan, lässt es sich aus demselben Grunde nicht vergleichen. Die Herkunft der inneren Urnieren aus dem Mesoderm, zum wenigsten die ihres secernirenden Theiles werden wir nach den bestimmten Angaben von RABL (34) und v. ERLANGER (8, 40) für Pulmonaten und Prosobranchier wohl als sicher ansehen dürfen. Hierzu kommt, dass man bei Opisthobranchiern bereits als »Urnieren« bläschenförmige Gebilde angesprochen hat, die bei einigen Formen rechts und links in der Nackengegend sich finden. Ihre Deutung ist freilich sehr unsicher¹.

Am ehesten ließe sich vorläufig noch bei *Umbrella* das in Rede stehende Exkretionsorgan mit den sogenannten äußeren Urnierenzellen der oben erwähnten Prosobranchierembryonen vergleichen.

Gerade wie diese sind die Zellen des Exkretionsorgans von *Umbrella* ektodermaler Natur, sie enthalten in gleicher Weise bräunliche Konkreme und Vacuolen oder sogenannte Sekretionsbläschen und fallen ebenfalls zum Theil durch ihre außerordentliche Größe auf. Der Umstand, dass die äußeren Urnieren der Prosobranchier paarig sind, wird keine Schwierigkeit machen, da die Entwicklungsgeschichte von *Umbrella* für eine ursprünglich paarige Anlage spricht. Auch die Lage des Organs am hinteren Körperende braucht noch kein Grund dagegen zu sein. Durch die Untersuchungen von MACMURRICH (30) wissen wir, dass die äußeren Exkretionszellen der Prosobranchier ebenfalls bald etwas weiter vorn, bald etwas weiter hinten sich befinden.

Wenn ich hiermit das Exkretionsorgan von *Umbrella* mit den äußeren Urnieren mancher Prosobranchierembryonen in eine gewisse Parallele gestellt habe, so kann dies natürlich nur vermuthungsweise geschehen, und ich bin um so weiter davon entfernt, hier von einer vollständigen Homologie zu sprechen, als gerade die bezüglichen Verhältnisse bei den Prosobranchiern noch sehr wenig untersucht sind, während, wie wir gesehen haben, die Ansichten für die Opisthobranchier zur Zeit sogar noch vollständig aus einander gehen.

Berlin, im Januar 1893.

¹ v. ERLANGER (Biol. Centralblatt, Nr. 4, 1893) ist neuerdings geneigt, diese mit Konkretionen gefüllten Bläschen der Opisthobranchier sowohl mit den inneren Urnieren der übrigen Gasteropoden, wie mit den sog. äußeren Urnieren der Prosobranchier zu homologisiren. Besonders in Bezug auf den letzteren Punkt dürfte aber der Beweis wohl erst noch geführt werden müssen.

Litteraturverzeichnis.

1. VAN BENEDEN, Recherches sur le développement des Aplousies. Ann. d. sc. nat. 2. sér. Tom. XV. 1844.
2. F. BLOCHMANN, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.
3. F. BLOCHMANN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
4. N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
5. O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtl. Beiträge. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
6. E. G. CONKLIN, Preliminary Note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and of *Urosalpinx cinerea*. Johns Hopkins Univ. Circ. Baltimore. Vol. X. 1891.
7. E. G. CONKLIN, The Cleavage of the Ovum in *Crepidula fornicata*. Zool. Anz. Nr. 391. 1892.
8. R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Theil 1. u. 2. Morph. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
9. R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. Zool. Anz. Nr. 376. 1891.
10. R. v. ERLANGER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. I. Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. X. 1892.
11. R. v. ERLANGER, Mittheilungen über Bau und Entwicklung einiger marinen Prosobranchier. Zool. Anz. Nr. 408. 1892.
12. H. FISCHER, Recherches anat. sur un Mollusque nudibranche appartenant au genre *Corambe*. Bull. Scient. de la France et de la Belgique. Tom XXIII. 1891. (Mir nicht zugänglich gewesen.)
13. F. FOL, Études sur le développement des Ptéropodes. Archives de zoologie exp. gén. Tom IV. 1875.
14. F. FOL, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de zoologie exp. gén. Tom V. 1876.
15. F. FOL, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Archives de zoologie exp. gén. Tom VIII. 1880.
16. M. GANIN, Beiträge zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Univ. Berichte. Nr. 1. 1872. Russisch.
17. A. C. HADDON, Notes on the development of Molluska. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXII. 1882.
18. N. KNIPOWITSCH, Über die Entwicklung der *Clione limacina*. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.
19. KORSCHBELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft 3. Jena 1893.
20. A. KOWALEVSKY, Embryogénie du *Chiton Polii*. Annales du Mus. Hist. Nat. de Marseille. Tom I. 1883.
21. LACAZE-DUTHIERS et PRUVOT, Sur un oeil anal larvaire des Gastéropodes opisthobranches. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tom CV. 1887.
22. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. in: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. XI. 1884.

23. P. LANGERHANS, Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia. Diese Zeitschrift. Bd. XXIII. 1873.
24. E. RAY LANKESTER, Contribution to the developmental history of the Mollusca. Philosophical Transactions of the Royal Society. Vol. CLXV. Part I. London 1875.
25. S. LOVÉN, Bidrag til Kännedomen of Molluskernas utveckling. Kongl. Vetenskaps-Academiens Handlingar för år 1839. Stockholm 1844.
26. L. MANFREDI, Le prime fasi dello sviluppo dell' *Aplysia*. Atti della R. Accad. Scienze Fisich. Mat. Napoli. Vol. IX. 1882.
27. G. MAZZARELLI, Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. Rendiconti della R. Accad. dei Lincei. Cl. d. sc. fisich., mat., nat. Vol. I. ser. 3a. Roma 1892.
28. M.G. MOQUIN-TANDON, Recherches anatomiques sur l'ombrelle de la Méditerranée. Annales d. sc. nat. Vol. XIV. Paris 1870.
29. F. MÜLLER, Zur Kenntnis des Furchungsprocesses im Schneckenei. Archiv für Naturgesch. Jahrg. XIV. Bd. I. 1848.
30. J. PL. MACMURRICH, A contribution to the embryology of the Prosobranch Gasteropods. Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1884—1887.
31. A. v. NORDMANN, Essay d'une Monographie du *Tergipes Edwardsii*. Annales d. sc. nat. Tom V. 1846.
32. H. L. OSBORN, Development of the Gill in *Fasciolaria*. Studies from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1884—1887.
33. W. PATTEN, The embryology of *Patella*. Arbeiten des zoologischen Instituts der Univ. Wien. Bd. VI. 1886.
34. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
35. C. RABL, Über den »Pedicel of invagination« und das Ende der Furchung von *Planorbis*. Morph. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.
36. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.
37. F. RHO, Studi sullo sviluppo della *Chromodoris elegans*. Atti della R. Accad. Scienze Fisich. Mat. Napoli. Vol. I. 1888.
38. W. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
39. W. SALENSKY, Études sur le développement du Vermet. Archives de Biologie. Paris. Vol. VI. 1885.
40. W. SALENSKY, Zur Entwicklungsgeschichte des Vermetus. Biol. Centralblatt. Bd. V. Nr. 18. 1885.
41. P. SARASIN, Die Entwicklungsgeschichte der *Bythinia tentaculata*. Arbeiten zool. Institut Würzburg. Wiesbaden. Bd. VI. 1883.
42. M. SARS, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Archiv für Naturgeschichte. Bd. VI. 1840. Zusatz über die Nudibranchier. 11. Jahrg. Bd. I. 1845.
43. E. SELENKA, Zoologische Studien. II. Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig 1881.
44. S. TRINCHESE, I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti della R. Accademia dei Lincei. Cl. Fisich., Mat., Nat. Vol. VII. ser. 3. Roma 1880.
45. S. TRINCHESE, Per la fauna marittima italiana. Acolididae e famiglie affini. Atti

- R. Accad. dei Lincei. Mem. Cl. d. sc. Fisich., Mat., Nat. Vol. XI. ser. 3. Roma 1884.
46. A. VAYSSIÈRE, Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opisthobranches du Golfe de Marseille. Ann. du Musée d'Histoire Nat. de Marseille. Tom II. Mém. 3. 1885.
47. N. A. WARNECK, Über die Bildung u. Entwicklung des Embryos bei den Gastropoden. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalists de Moscou. Tom XXIII. 1850.
48. E. B. WILSON, The cell lineage of Nereis. Journ. of Morphology. Vol. VI. No. 3. 1892.
49. C. v. WISTINGHAUSEN, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. X. 1894.
50. W. WOLFSON, Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis. Bull. de l'Académie de St. Pétersbourg. Tom XXVI. 1880.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Fig. 1. Zweizelliges Stadium vom animalen Pol gesehen. 42 Stunden nach der Ablage der Eier. *AB* und *CD* die beiden ersten Blastomeren; *rk*, Richtungskörper. Vergr. 280.

Fig. 2. Ei im Stadium der Viertheilung, 24 Stunden nach der Ablage. Das kleinere Blastomer ist in zwei Zellen *C* und *D* zerfallen, das größere *AB* noch nicht durchgeschnürt. Vergr. 280.

Fig. 3. Vierzelliges Stadium vom animalen Pol gesehen. 30 Stunden alt. Vergr. 280.

Fig. 4. Achtzelliges Stadium, 2 Tage alt. Von den vier Makromeren *ABCD* hat sich die erste Generation von Mikromeren *a'b'c'd'* abgeschnürt. Vergr. 280.

Fig. 5. Zwölfzelliges Stadium, 2½ Tage alt. Die Mikromeren der zweiten Generation *a''b''c''d''* sind entstanden, die Makromeren bereiten sich zur dritten Theilung vor. Vergr. 280.

Fig. 6. Zwanzigzelliges Stadium, 3 Tage alt. Die Mikromeren der dritten Generation *a'''b'''c'''d'''* sind gebildet, die Theilung der ersten Generation von Mikromeren ist bis auf *d'* vollendet. Die Mikromeren der zweiten Generation bereiten sich zur Theilung vor. Vergr. 280.

Fig. 7. Vierundzwanzigzelliges Stadium, 3 Tage alt. Ruhestadium, das der Mesodermbildung vorangeht. Vergr. 280.

Fig. 8. Ei, vom vegetativen Pol gesehen, 4 Tage alt. Durch die Theilung der linken hinteren Makromere *D* ist die Urzelle des Mesoderms *M* entstanden. Vergrößerung 280.

Fig. 9. Ei, vom animalen Pol gesehen, 4 Tage alt. Die Mikromeren der dritten Generation, sowie die Zellen *a''₁b''₁c''₁d''₁* bereiten sich zur Theilung vor. Vergrößerung 280.

Fig. 10. Ei, vom animalen Pol gesehen, am Ende des 4. Tages. Die Theilungen des vorigen Stadiums sind bis auf die Bildung der Zellen *c''_{1.1}* und *d''_{1.1}* beendet. Theilungsfiguren in *b''* und *d''*. Vergr. 280.

Fig. 11. Ei, vom animalen Pol gesehen, 5 Tage alt. Symmetrische Theilung von c''' und d''' , wodurch die Zellen E und E' gebildet werden. Vergr. 280.

Fig. 12. Ei, vom vegetativen Pol gesehen, 5 Tage alt. Die beiden Urmesodermzellen MM sind entstanden. Vergr. 280.

Tafel XV.

Fig. 13. Optischer Frontalschnitt durch das Stadium der Fig. 12, um die Lage der Urmesodermzellen und der Zellen EE' zu zeigen. Vom vegetativen Pol aus gesehen. Vergr. 280.

Fig. 14. Ei, vom animalen Pol gesehen, am Ende des 5. Tages. Die Ektodermscheibe erscheint um 45° gedreht, ihr Centrum besteht aus 12 Zellen, die aus den Mikromeren der ersten Generation $a'b'c'd'$ hervorgegangen sind. Die letzteren sind auf dieser, sowie auf den folgenden Figuren nicht mehr bezeichnet. Vergrößerung 280.

Fig. 15. Ei, vom vegetativen Pol gesehen, $5\frac{1}{2}$ Tage alt. Vierte Theilung der drei Makromeren ABC , bei letzterer bereits vollendet. Vergr. 280.

Fig. 16. Ei, vom vegetativen Pol gesehen, 6 Tage alt. Durch die vierte Theilung sind von den Makromeren die Zellen $A'B'C'$ entstanden. Vergr. 280.

Fig. 17. Ein wenig älteres Ei, wie das der vorigen Figur. Stadium von 46 Ektodermzellen. Vergr. 280.

Fig. 18. Ei am 8. Tage, vom vegetativen Pol gesehen. Die Zellen $c'''E d'''E'$ haben je eine kleine Zelle nach dem vegetativen Pol abgegeben: $c'''_3E_1 d'''_3E'_1$. Vergr. 280.

Fig. 19. Ei, vom animalen Pol gesehen, $8\frac{1}{2}$ Tage alt. Theilungen von $a'_1b'_1$, bei c'_1 und d'_1 ist dieselbe bereits vollendet. Theilung von a'''_1 und b'''_1 . Vergr. 280.

Fig. 20. 9 Tage altes Ei, vom animalen Pol gesehen. Vergr. 280.

Fig. 21. Optischer Frontalschnitt durch ein 7 Tage altes Stadium, vom vegetativen Pol aus gesehen. Die Urmesodermzellen haben zwei kleine Mesodermzellen mm gebildet. Letztere sind bei tiefer Einstellung gezeichnet und überdecken daher die Zellen MM . Vergr. 280.

Fig. 22. 10 Tage altes Stadium. Frontalschnitt, wie die nächstfolgenden vom animalen Pol aus betrachtet. Die zweite Theilung der Urmesodermzellen ist vor sich gegangen. Vergr. 280.

Fig. 23. 11 Tage altes Stadium. Die Zellen $M'M'$ haben sich den Urmesodermzellen aufgelagert. Die Urmesodermzelle der linken Seite ist in Theilung begriffen. Vergr. 280.

Fig. 24. 12 Tage altes Stadium. Die Zellen $M'M'$ sind vor die Urmesodermzellen gerückt. Vergr. 280.

Tafel XVI.

Fig. 25. Stadium von 14 Tagen. Die Zellen $M''M''$ sind gebildet. An der rechten Seite sind die Urmesodermzelle und die Zelle M' in Theilung begriffen. Vergrößerung 280.

Fig. 26. Stadium von 15 Tagen. Es soll die weitere Ausbildung des Mesoderms gezeigt werden. Am Hinterende die Analzellen aa . Vergr. 280.

Fig. 27. Ei, vom vegetativen Pol betrachtet, 13 Tage alt. In der Mitte die sechs primären Darmzellen $ABCD$ und $C''D''$, umgeben von fünf sekundären Darmzellen $A'A''B'B''C'$. Die Ektodermkappe ec beginnt die vegetative Seite zu überwachsen. Hinten die Analzellen aa . Vergr. 280.

298 Richard Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam.

Fig. 28 *a*. Ei mit beginnender Invagination der primären Darmzellen (Gastrulastadium), 15. Tag. Am Hinterende des Blastoporus die beiden Analzellen *aa*. Vergrößerung 280.

Fig. 28 *b*. Etwas älteres Gastrulastadium, mit beginnendem Schluss des Blastoporus *bl*, 16. Tag. Vergr. 280.

Fig. 29. Frontalschnitt durch den hinteren Theil eines Eies im Gastrulastadium, 17. Tag. Die Urmesodermzellen *MM* sind aus einander gewichen. Zwischen ihnen kleinere Mesodermzellen *m* und *m'*, die bis an die Analzellen *aa* reichen. Vergr. 400.

Fig. 30. Frontalschnitt durch das Ei nach dem Ablauf der Gastrulation, 20 Tage alt. *M*, Urmesodermzellen; *mes*, Mesoderm; *pr*, primäre, *sec*, sekundäre Darmzellen; *v*, Velum; *ec*, Ektoderm; *d*, Urdarm. Vergr. 280.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch ein etwas älteres Stadium, 24. Tag. *o*, Mund; *sd*, Schalendrüse. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie bei der vorigen Figur. Vergr. 280.

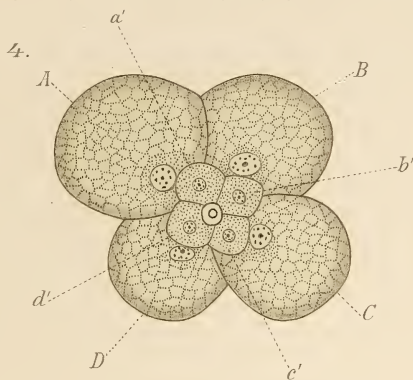
Fig. 32. Embryo in seitlicher Ansicht, 31. Tag. *a*, Analzellen; *af*, After; *E*, Exkretzelle; *ex*, mit Konkrementen gefüllte Ektodermzellen; *F*, Fuß; *mw*, Mantelwulst; *ot*, Otolithenblase; *sch*, Schale; *v*, Velum; *vf*, Velarfeld. Vergr. 280.

Fig. 33. Querschnitt durch den hinteren Theil eines Embryo, 34 Tage alt. *d*, Darm; *en*, primäre Darmzellen; *end*, Enddarm; *Ek*, Kern der Exkretzelle; *Es*, sog. Sekretionsbläschen; *ex*, mit Konkrementen gefüllte Ektodermzellen; *mw*, Mantelwulst; *sec*, sekundäre Darmzellen; *sch*, Schale; *schf*, Schalenfalz. Vergr. 400.

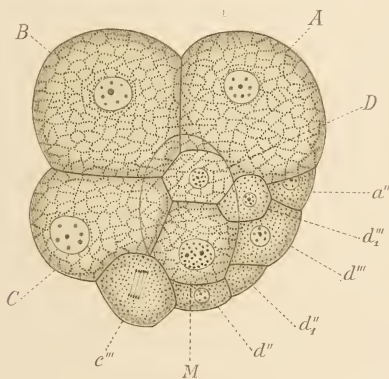
Fig. 34. Sagittalschnitt durch das Exkretionsorgan, 37. Tag. Die Bezeichnungen sind dieselben wie früher. Vergr. 320.

Fig. 35. Sagittalschnitt, 41. Tag. Es sind zwei große Exkretzellen *EE* getroffen. *op*, Deckel. Vergr. 320.

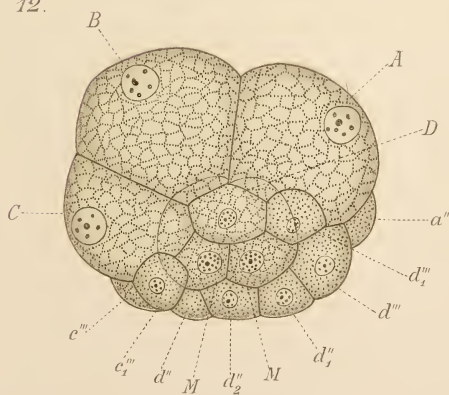
Fig. 36. Seitliche Ansicht eines 42 Tage alten Embryo, schematisch gehalten. *Ex*, das Exkretionsorgan. Vergr. 400.



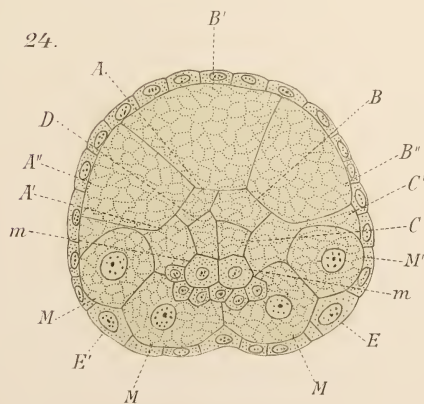
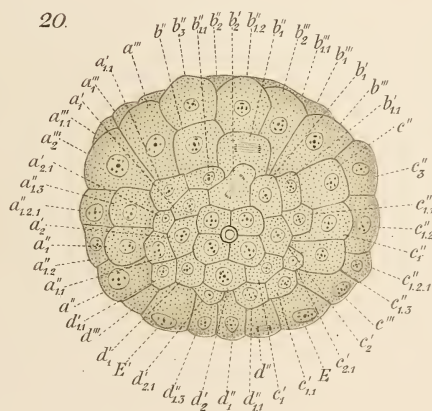
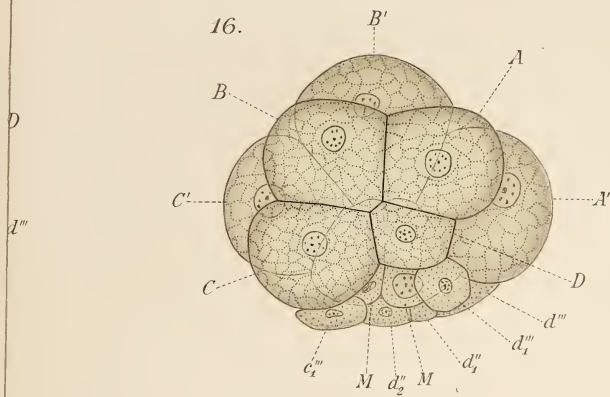
8

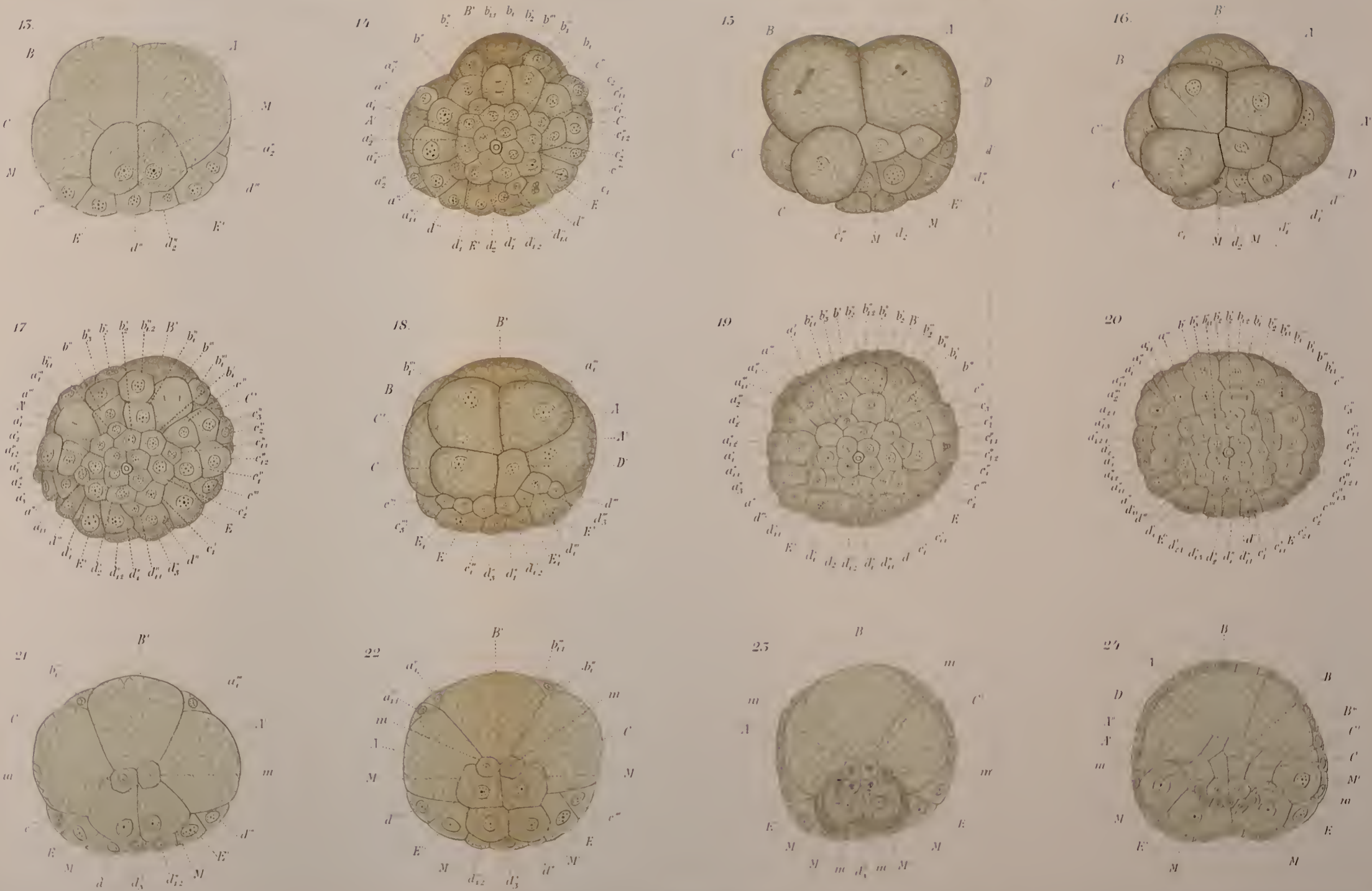


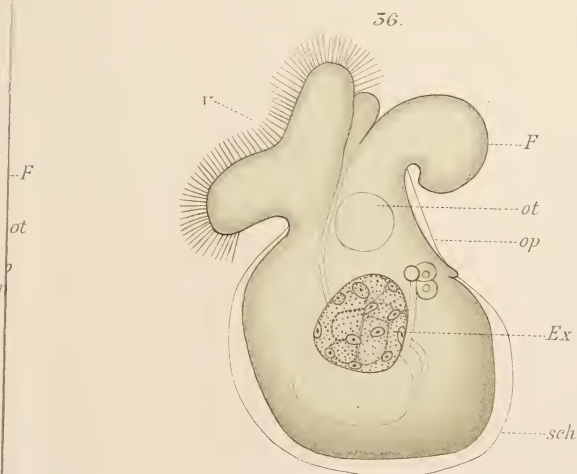
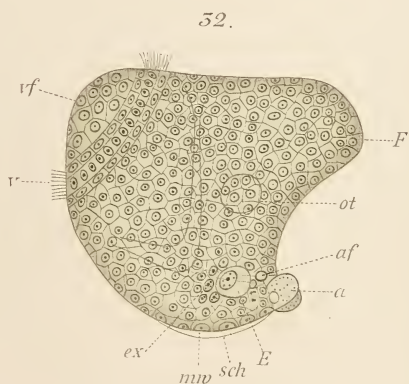
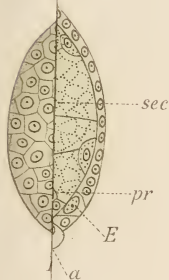
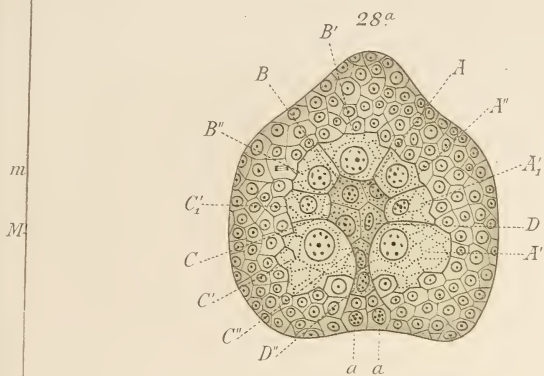
12.

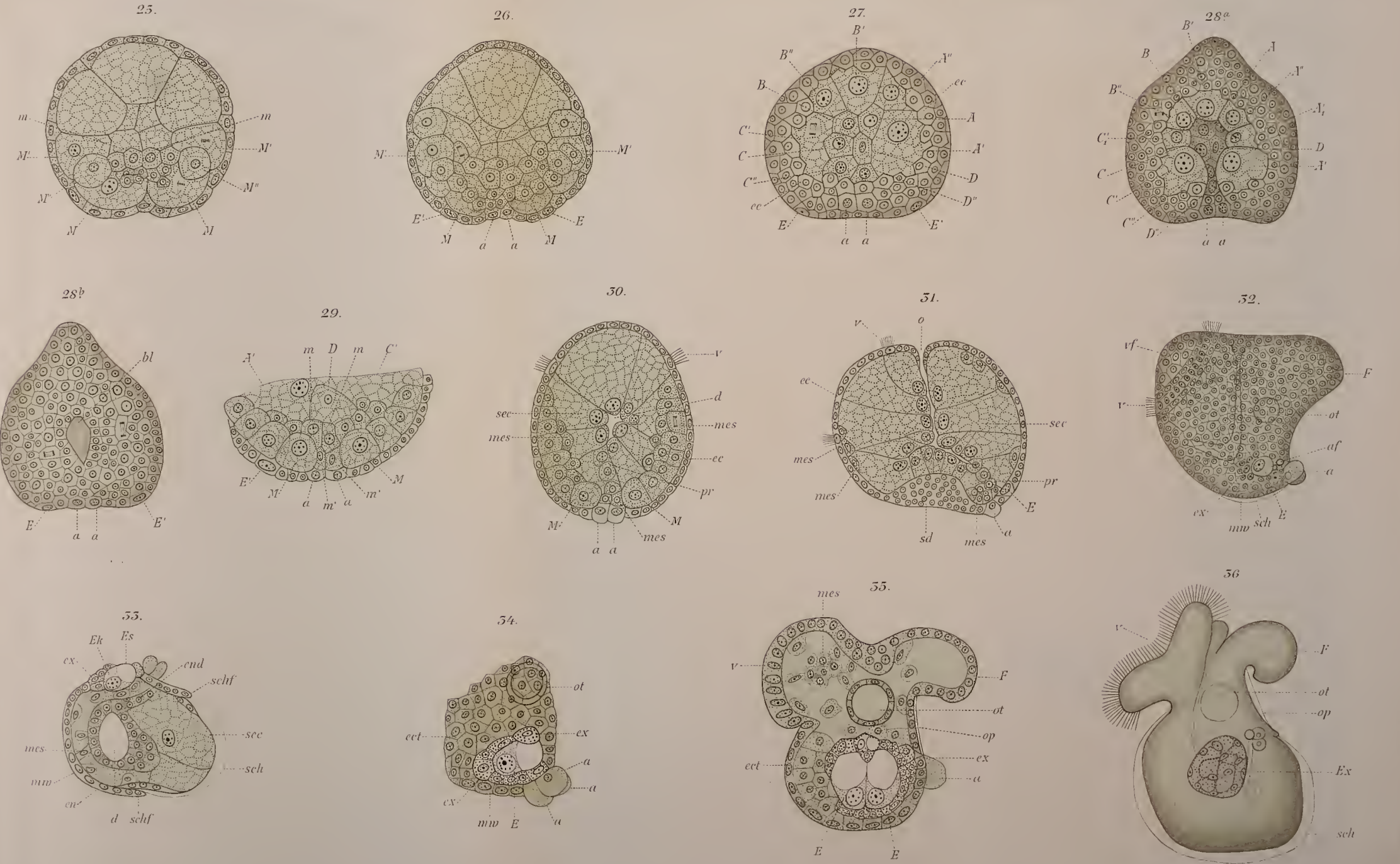












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Heymons Richard

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea Lam. 245-298](#)