

Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*.

Von

Dr. Carl Tönniges,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität zu Marburg.

(Aus dem zoologischen Institute zu Berlin.)

Mit Tafel XXV und XXVI.

Einleitung.

So viele und gute Beobachtungen auch bereits über die Entwicklung der Gastropoden gemacht worden sind, und zu welchen interessanten und überraschenden Resultaten die Arbeiten der neueren Zeit auch geführt haben, so sind doch noch immer Lücken geblieben, die der Ausfüllung bedürfen.

Wir besitzen eine genaue Kenntnis der ersten Embryonalvorgänge, speciell auch der Furchung, und wissen, dass sie bei allen Gruppen der Gastropoden ziemlich übereinstimmend verläuft, und höchstens das Fehlen des Nahrungsdotters einige sekundäre Abweichungen hervorbringen kann. Wir sind auch im Allgemeinen über die Entstehung der primären Keimblätter und über die sich aus ihnen entwickelnden Organe ziemlich gut unterrichtet, obgleich bereits hier schon verschiedene Ansichten ihre Vertretung finden.

Den meisten Widersprüchen begegnen wir auf einem Gebiete, dessen Erschließung in der neueren Zeit vielfach in Angriff genommen worden ist, aber den Bearbeitern mehr oder minder große Schwierigkeiten in den Weg gelegt hat; ich meine die Entstehung und Entwicklung des mittleren Keimblattes.

Durch genügendes Material und durch Anwendung geeigneter Untersuchungsmethoden wurde ich in den Stand gesetzt, bei dem Studium der Prosobranchiatenentwicklung zu einigen Resultaten zu gelangen, die vielleicht die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen einigermaßen ergänzen.

Als Beobachtungsobjekt diente *Paludina vivipara*.

Die Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Paludina* bietet, da diese Form lebendiggebärend ist, gewisse Schwierigkeiten dar. Die Furchungsstadien sind zumeist sehr selten anzutreffen, da dieselben, wie bei allen Gastropoden, schnell vorübergehen. Ältere Stadien sind schon häufiger, obgleich auch immer nur in bestimmten Intervallen zu finden. Es ist keineswegs der Fall, wie man vielleicht annehmen könnte, dass der zumeist mit Embryonen ganz vollgepfropfte Uterus, der mitunter bis 40 Eikapseln enthält, nun auch Embryonen von allen Altersstufen aufweisen müsste. Zumeist ist eine große Anzahl auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe, während man ganz hinten in der Spitze des Uterus zwei bis drei jüngere Stadien findet. Ich habe im Monat Mai wie Juni nur ganz vereinzelt jüngere Embryonen gefunden und fast gar keine Furchungsstadien. Erst im Juli traten letztere etwas häufiger auf, wenn auch immer noch ziemlich vereinzelt. Auch die Temperaturverhältnisse scheinen auf die Entwicklung einen gewissen Einfluss auszuüben. An Orten mit wärmerem Wasser, wie Gräben, kleinen Gewässern, verläuft die Entwicklung bedeutend schneller als dort, wo die Temperatur des Wassers niedriger ist, wie in den Flüssen und größeren Wasserbecken. Jedenfalls ist das Auffinden gewisser Stadien mitunter mit großen Schwierigkeiten verknüpft. In den Monaten Juli, August und September findet hauptsächlich die Entwicklung statt, um Ende September und im Verlauf des Oktobers rasch abzunehmen. Jedoch auch nach der eigentlichen Entwicklungsperiode, den ganzen Winter hindurch findet man den Uterus der weiblichen Thiere mit Embryonen gefüllt. Diese sind jedoch selbst in der Spitze des Uterus vollständig entwickelt und bereits mit gut ausgebildeter Schale versehen. Entließ ich diese Embryonen in ein Aquarium, so lebten sie weiter und entwickelten sich vortrefflich. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass ihnen der Uterus nur zum Schutz gegen die Winterkälte diene, und nicht die geringe Höhe ihrer Ausbildung ein ferneres Verweilen in demselben nöthig machte.

Die Eier von *Paludina*, wie auch die jüngeren Furchungsstadien, stellen sich dem Auge als kleine, gelbe Pünktchen dar, deren tiefgelbe Farbe durch die eingelagerten Dotterkügelchen hervorgerufen wird. Je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so heller wird der Embryo, da die verbrauchte Dottermasse keinen Ersatz findet.

Die Eier selbst werden von einer Eiweißmasse umgeben, die, wenn sie das Ei einhüllt, ziemlich kompakt ist, bald jedoch durch die im Uterus vorhandene Flüssigkeit klar wird und opalisirt. Als

dritter Bestandtheil des Eies muss die vom Eiweiß gebildete Eiweißmembran genannt werden, welche in einen gedrehten Faden ausgezogen ist, wie dies bereits von LEYDIG (17) genauer beschrieben wurde. Dieser Kokon, in dem gelegentlich auch mehrere Eier enthalten sind, dürfte ein Hinweis darauf sein, dass *Paludina* wie andere Schnecken früher ovipar war, und jener gedrehte Faden würde dann als das Rudiment des zur Befestigung des Kokons dienenden Stieles aufgefasst werden müssen [KORSCHULT und HEIDER (44) p. 992].

Durchschnittlich kommen im Uterus ungefähr 20 Eikapseln vor. Die Zahl schwankt jedoch sehr. Die größte Zahl, die ich je in einem Weibchen fand, betrug 40; bisweilen waren jedoch nur sechs und weniger Kapseln vorhanden.

Die jungen Paludinen verlassen den Uterus erst ziemlich spät, nachdem das gesammte Eiweiß aufgezehrt ist, und sie bereits eine Schale mit zwei bis drei Windungen besitzen. Sind die Existenzbedingungen für die jungen Schnecken nicht besonders günstig, so hält die Mutter sie so lange im Uterus zurück, bis die Bedingungen bessere werden.

Ich werde zunächst die Darstellung meiner Untersuchungen geben und sodann erst einen kurzen Überblick über die Litteratur folgen lassen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Wie allgemein bekannt, ist *Paludina* eine der gemeinsten Schnecken, und der Boden mancher langsam fließenden Gräben ist buchstäblich mit ihr besät. Auch in Flüssen und Seen ist sie zu finden, wenn auch nicht in so großer Anzahl wie in manchen kleinen Gewässern. Mein Material stammt aus der Umgegend von Berlin, und zwar war es hier hauptsächlich die Seenkette des Grunewaldes, welche eine reiche Ausbeute gab.

Da *Paludina vivipara* ist, so hat man nur nöthig, den weiten, sackartigen Uterus gefangener Weibchen zu öffnen und die darin enthaltenen Eiweißkapseln, deren man mitunter 40 antrifft, vorsichtig mit einer Pincette herauszunehmen. Befolgt man letzteres Verfahren nicht, so kommt es oft vor, dass die Eihaut zerreißt und der dünnflüssige Inhalt sammt Ei ausfließt. Ich habe diese Eikapseln gewöhnlich sogleich in eine 0,5%ige Kochsalzlösung gebracht; es schadet den Embryonen jedoch nichts, wenn man hierfür destillirtes Wasser verwendet. Die Ausbildung der Embryonen lässt sich ungefähr bereits in den Kapseln erkennen, so dass man jetzt schon

eine Sonderung nach den Altersstadien treffen kann. Ältere Stadien mit Schale sind sehr deutlich durch die glashelle Membran zu sehen, da sie ihr Eiweiß zumeist schon aufgezehrt haben; jüngere, z. B. Furchungsstadien, sind bei näherem Hinsehen noch als kleine, mehr oder weniger intensiv gelbe Punkte zu erkennen.

Wünscht man die Embryonen lebend zu beobachten, so zerreißt man die Membran, lässt den Inhalt in ein Uhrschälchen ausfließen und betrachtet das Objekt nun entweder gleich im Eiweiß oder bringt es mit einer Pipette in eine zu diesem Zwecke von BÜTSCHLI angegebene Eiweißlösung (1 Theil Eiweiß, 1 Theil einer 5%igen Kochsalzlösung, 9 Theile Wasser). Die jüngeren Stadien sind dotterreich, und es ist frisch wenig an ihnen zu sehen. Man sieht sich daher genöthigt, geeignete Reagentien in Anwendung zu bringen. Bevor zur Konservirung geschritten werden kann, ist es nöthig, die Embryonen in 0,5%iger Kochsalzlösung gut abzuspülen, damit sie von dem anhaftenden Eiweiß befreit werden. Letzteres gerinnt in der Konservierungsflüssigkeit sofort und macht die Embryonen unbrauchbar. Durch sorgfältiges Abspülen bewahrt man sich vor vielen Unannehmlichkeiten.

Sehr schöne Präparate erhält man, wenn man die betreffenden Objekte mit Pikrinschwefelsäure, absolutem Alkohol oder Sublimat je nach Größe 10 bis 20 Minuten behandelt, sie gut mit 70%igem Alkohol auswäscht und mit Alaunkarmin oder Hämatoxylin überfärbt. Mit Alaunkarmin kann man 15 Minuten und länger färben; es giebt jedoch nicht so distinkte Färbungen wie mit der letzterwähnten Flüssigkeit. Hierbei muss man indessen sehr vorsichtig verfahren, und erst nach einigen Versuchen gelingt jene glänzend blaue Färbung, welche die mit Hämatoxylin behandelten Objekte auszeichnet. Ich färbte gewöhnlich 5 Minuten lang, zog dann mit 60%igem Alkohol, dem etwas Salzsäure zugesetzt war, den überflüssigen Farbstoff aus und brachte durch Zusatz einiger Tropfen Ammoniak das verlorengegangene Blau wieder hervor.

Diese Methode gelang mir jedoch nur, wenn ich frisches Material besaß; hatten die Embryonen erst längere Zeit in Alkohol gelegen, so brachte das Hämatoxylin mit darauf folgender Alkoholauswaschung eine schmutziggraue Färbung hervor.

Um Dauerpräparate zu machen, schloss ich die aufgehellten Objekte in Dammarlack ein, und zwar ist dieser dem Kanadabalsam vorzuziehen, da er nicht so schnell erhärtet und längere Zeit nachher noch ein Verschieben der Embryonen unter dem Deck-

glase gestattet. Die so erhaltenen Totalpräparate erfüllten vollständig ihren Zweck.

Fast alle jetzt gebräuchlichen Fixirungsflüssigkeiten können bei den Embryonen mit Vortheil gebraucht werden. v. ERLANGER hat bei seinen Untersuchungen Pikrinschwefelsäure mit Zusatz von einigen Tropfen Osmiumsäure gebraucht, und auch ich kann diese Methode zur Konservirung der Embryonen nur empfehlen. Das Zusammenwirken der Pikrin- und Osmiumsäure veranlasst ein scharfes Hervortreten der Zellgrenzen. Für jüngere Stadien habe ich die Pikrinschwefelsäure noch mit etwas Wasser verdünnt. Aber auch andere Fixirungen, wie die mit Chromosmiumessigsäure, reiner Pikrinsäure, Osmiumsäure und Sublimat leisten sehr gute Dienste. Für Totalpräparate von Furchungsstadien empfiehlt sich eine Konservirung ohne Osmiumsäure, da die Bräunung für das spätere Färben nicht besonders vortheilhaft ist.

Etwas größere Schwierigkeiten findet man bei der Orientirung und dem Schneiden der jüngsten und jüngeren Stadien. Namentlich ist die Orientirung bei den kleinen, ohne Vergrößerung nicht erkennbaren Objekten nicht leicht. Mit einiger Ausdauer und gutem Willen wird jedoch auch dieses Hindernis bald überwunden. Um das Paraffin in dem Uhrschälchen, in welchem ich die Einbettung vornahm, nicht erstarren zu lassen, gebrauchte ich einen mit heißem Wasser gefüllten Blechkasten, der einige Vertiefungen zur Aufnahme von Schälchen besaß. Dieser ziemlich flache Kasten ließ sich dann leicht unter die Lupe und selbst unter das Mikroskop bringen, so dass die Orientirung gut von statten ging. Durch Zusatz kalten Wassers erzielte ich ein Sinken der Temperatur im Blechkasten und damit ein Erstarren des Paraffins. Man muss sich nur bei seinen Manipulationen hüten, den Kasten irgendwie zu erschüttern, da dann die Objekte zumeist aus ihrer Lage gebracht werden.

Das zum Einbetten gebrauchte Paraffin war für kleinere Stadien von einem möglichst hohen Schmelzpunkte (ungefähr 60° C.), um Schnitte von 3 μ gut anfertigen zu können. Da Schnitte von größerer Dünne leicht zerreißen, und solche mit hart gewordenem Dotter ausspringen, so ist es sehr zu empfehlen, die Schnittfläche jedes Mal mit einer dünnen Haut von Mastix-Kollodium (HEIDER, 39) zu überziehen, eine Methode, die auf unserem Institute allgemein als gut anerkannt worden ist. Auf diese Weise gelang es mir bei einiger Vorsicht, Schnittserien durch vollständig gut orientirte Blastulae und Gastrulae anzufertigen.

Wenn ich etwas genauer auf die von mir angewendeten Methoden eingegangen bin, so glaube ich, dass die Kenntniss derselben bei ähnlichen Untersuchungen von Vortheil sein könnte, wenn sie auch nur über die allgemeinsten Schwierigkeiten hinweghelfen soll.

Alle jene technischen Vorrichtungen, welche sich auf die Zeitdauer der Färbungen wie des Verweilens in den verschiedenen Flüssigkeiten beziehen, erwähne ich nicht näher, da Jedermann dieselben selbst ausprobiren muss und somit auf sie einzugehen nutzlos sein würde.

I. Furchung.

Es ist für die folgende Betrachtung der Mesodermbildung, auf die in dieser Abhandlung das Hauptgewicht gelegt werden soll, nöthig, auch einen kurzen Blick auf die Furchung zu werfen. Schon jetzt will ich jedoch bemerken, dass in derselben und selbst am Ende der Gastrulation nichts von einer Anlage des mittleren Blattes zu bemerken ist, so dass die Furchung nur so weit behandelt werden soll, um dieses Verhalten zu verdeutlichen.

Es wurden dem zufolge nur Schnitte durch Blastula- und Gastrulastadien abgebildet und solche der Furchungsstadien selbst fortgelassen. Ich hoffe, später noch einmal die Furchung von *Paludina* eingehender behandeln zu können, und um so mehr, da dieselbe, in Folge der Schwierigkeit, die frühesten Entwicklungsstadien aufzufinden, nur ganz allgemein bekannt ist.

Die kontinuierliche Entwicklung eines Eies kann, da *Paludina* lebendiggebärend ist, nicht beobachtet werden, sondern die gewonnenen Resultate entstammen den Beobachtungen verschiedener Eier.

Aus den durch einige Furchungsstadien gelegten Schnittserien ließen sich etliche strittige Fragen aufklären, die bislang an einfachen Präparaten nicht zur definitiven Erledigung gekommen waren. So war der Mangel einer Furchungshöhle mehrfach behauptet worden, während von anderer Seite an der entgegengesetzten Ansicht festgehalten wurde. Durch die Fig. 1—3 ist eine solche nun als vorhanden zu bezeichnen. Auch die Größenverhältnisse der einzelnen Zellen, wie ihre Lage zu einander, konnten an einigen Schnitten genau festgestellt werden.

Geradezu nöthig wurden die Schnittserien, als es sich um ein näheres Eingehen auf die Gastrulaverhältnisse handelte. Nur durch ihre Vermittelung konnte ich, wie weiter unten gezeigt werden soll, das Fehlen des Mesoderms genauer als meine Vorgänger feststellen,

wie es mir auch fernerhin durch dieselbe Methode gelang, den Schluss des Blastoporus zu konstatiren.

Was die Furchung selbst anbetrifft, so werden wir eine große Übereinstimmung mit der anderer Gastropoden finden; ausgenommen vielleicht, dass durch den Fortfall des Nahrungsdotters die Furchung der *Paludina* nahezu äqual geworden ist. Ein wichtiger Unterschied ist freilich in dem Fehlen des Mesoderms gegeben, dessen Bildungsmodus gegenüber den meisten anderen Gastropoden ein durchaus abweichender ist. Es lassen sich indessen, wie wir an einschlägiger Stelle sehen werden, Anknüpfungspunkte bei einigen niederen Mollusken finden, die in der Zeit der Mesodermbildung ähnliche Verhältnisse aufweisen wie *Paludina vivipara*.

Die kleinen gelblichen Eier mit ihrem großen, hellen Keimbläschen haben einen Längsdurchmesser von 0,024 mm und einen Querdurchmesser von 0,013 mm. Eine dünne durchsichtige Dotterhaut umgiebt das unbefruchtete Ei. Es zeigt eine verhältnismäßig reichliche Menge von Dotterkügelchen in seinem Protoplasma vertheilt und besitzt dadurch ein goldgelbes Aussehen. Die Dotterkügelchen sind an der Peripherie kleiner und liegen hier zerstreuter, während das Centrum und seine nähere Umgebung eine Centralisirung von Dotter besitzt. Im Verlauf der Furchung verliert sich die Dottermenge mehr und mehr, so dass am Ende derselben nur noch die künftigen Entodermzellen dotterreich sind und dadurch jene charakteristische dunklere Färbung zeigen, welche sie so gut von den ganz hellen Ektodermzellen unterscheidet.

Das Ei zeigt, so lange die Furchung noch nicht begonnen hat, keine polare Differenzirung, sondern die Körnchen von Dotter sind gleichmäßig im Ei vertheilt. Dieses ändert sich jedoch bei der Bildung der Furchungskugeln, und auf dem vierzelligen Stadium ist es schon möglich, einen animalen und vegetativen Pol zu erkennen. An den vorhergehenden zwei Zellen ist vielleicht auch schon eine Differenzirung des Dotters eingetreten, jedoch ist dieselbe dann schwer erkennbar.

Auf die Beschreibung aller jener bemerkenswerthen regressiven Veränderungen des Keimbläschens vor der Befruchtung des Eies verzichte ich, da erstens genügende Beobachtungen über diesen Punkt vorliegen, dann aber hauptsächlich, weil dieselben, da *Paludina* lebendiggebärend ist, schwierig und unvollständig zu beobachten gewesen wären.

Zumeist traten zwei Richtungskörperchen aus; bisweilen war

auch nur eins vorhanden, was sich aber wohl daraus erklären lässt, dass das andere sich bereits abgelöst hatte und im Eiweiß verloren gegangen war. Mehr als zwei Richtungskörperchen ließen sich jedoch nie beobachten. Sie behalten ihre Lage am animalen Pol nicht lange inne, sondern lösen sich ab und gehen zu Grunde.

Das Ei dürfte wohl bei seinem Herabgleiten nach dem Uterus zu im Eileiter befruchtet und am Ende desselben von der dort einmündenden Eiweißdrüse mit einer Schicht Eiweiß umhüllt werden, welche sich äußerlich zu einer in einem gedrehten Stiel auslaufenden Membran erhärtet. Es ist erklärlich, dass die Eier augenscheinlich im Eileiter befruchtet werden müssen, da späterhin die Eiweißschicht das Herankommen der Spermatozoen an das Ei verhindern würde. Diese Ansicht findet außerdem ihre Stütze in dem Vorhandensein von Spermatozoen hoch oben im Eileiter und dem bereits vollendeten Befruchtungsakt bei sich etwa hier vorfindenden Eiern.

Die Furchung verläuft, wie ich schon mehrfach erwähnt habe, nicht ganz äqual. Obgleich die Abweichung in der Größe der einzelnen Zellen als eine sehr geringe bezeichnet werden muss, so sprechen doch viele Anzeichen, welche im Verlauf der Furchung auftreten, wie auch die bei Mollusken an und für sich schon seltene äquale Furchung, dafür, dass dieses ein sekundäres Verhalten ist. Sonach scheint *Paludina* von einer Form mit reichhaltigem Nahrungsdotter abzustammen. Durch das Fehlen desselben liegt nun die Möglichkeit nahe, dass hier die Furchung zu dem primitiveren Modus zurückgekehrt ist, da die Bedingungen für eine vollständig reguläre Furchung durch die geringe Größe und Menge des Nahrungsdotters gegeben sind. Dieser, ursprünglich im Ei gleichmäßig vertheilt, sammelt sich beim Beginn der Furchung am vegetativen Pol an.

Nachdem das Ei nach der Befruchtung einige Zeit im Ruhezustand zugebracht hat, beginnt die Theilung. Nach einer geringen Längsstreckung bildet sich am Keime eine Furche, welche wir, da sie vom animalen Pol (an den Richtungskörperchen kenntlich) nach dem vegetativen läuft, als Meridionalfurche bezeichnen; sie theilt das Ei in zwei gleiche Hälften, welche die beiden ersten Blastomeren darstellen. Diese sind an ihrer Zusammenhangsstelle abgeplattet, sonst gleichen sie im Aussehen und Färbung noch genau dem ungefurchten Ei.

Immer vor dem Beginn einer neuen Theilung macht sich ein bemerkenswerther Vorgang am Ei geltend. Die einzelnen Blastomeren schließen sich fester zusammen, die Furchen verstreichen, und

das Objekt nimmt scheinbar wieder die Form eines ungefurchten Eies an. Wie aus den verschiedenen Abhandlungen über Gastropodenfurchung zu ersehen ist, scheint dieses Verhalten der Furchungskugeln nicht selten zu sein. Es erschwert bei älteren Furchungsstadien die Beobachtung sehr, da durch das Verstreichen der Begrenzungslinien die Zahl der einzelnen Blastomeren nicht genau erkennbar ist.

Der soeben beschriebene Vorgang der Theilung in zwei Zellen wiederholt sich noch einmal in genau derselben Weise. Vom animalen Pol der beiden Furchungskugeln aus tritt abermals je eine Meridionalfurchung auf, die indess auf der ersten rechtwinklig steht, und halbirt jedes der Theilstücke. Die Theilung scheint nicht bei beiden Kugeln zugleich vor sich zu gehen, denn ich habe oft ein werdendes Vierzellenstadium getroffen, bei dem das eine Theilstück bereits in zwei zerfallen war, während im anderen sich erst die Kerne getheilt hatten, ohne dass der Zellkörper schon gefolgt wäre.

Schließlich ist das Stadium mit vier gleich großen Zellen erreicht, von denen zwei etwas abgeplattete an einander stoßen und damit verhindern, dass sich die beiden anderen treffen können. Diese liegen wie eingeklemmt in den von den ersteren gebildeten Winkeln. Die durch die beiden ersterwähnten Furchungskugeln gebildete kleine Querfurchung ist für die Orientirung in Fällen, in denen man die Furchung Schritt für Schritt verfolgen kann, von großer Wichtigkeit, da durch diese kleine Furchung schon die Richtungen des künftigen Embryos bestimmt sind, wie RABL und nach ihm andere Forscher nachgewiesen haben. Interessant ist die Ähnlichkeit dieses Stadiums mit denen anderer Gastropoden, auf die ich hier kurz hingewiesen haben möchte.

Die vier Furchungskugeln zeigen eine gut hervortretende Differenzirung der beiden Pole, indem der animale sehr protoplasmareich ist, wenig Dotterkörner enthält und darum bedeutend heller als der vegetative, an dem die ganze Dottermenge aufgehäuft liegt, ist. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen ist jedoch nicht zu ziehen, sondern der Nahrungsdotter geht ganz allmählich in den Bildungsdotter über.

In allen diesen Stadien sieht man die einzelnen Theilstücke zu meist gut von einander getrennt; am schärfsten in denen der Ruhe, welche nach den Theilungen jedes Mal eintreten. Ist die Furchung erst weiter vorgeschritten, und sind die Blastomeren in größerer Zahl vorhanden, so treten die Grenzen nicht mehr so scharf hervor.

Im dritten Furchungsstadium, das sehr charakteristisch für die Gastropoden ist, liegt die Theilungsebene, aber jetzt horizontal, mehr dem animalen Pol genähert, wodurch vier etwas kleinere Zellen abgeschnürt werden. Sie haben ein helles Aussehen, da sie von dem, geringe Dottermengen enthaltenden animalen Pol abstammen. Wenn auch der Unterschied in der Größe der einzelnen Zellen nicht bedeutend ist, so wird doch die Furchung durch diese dritte Theilung inäqual. Die kleinen Blastomeren sind in Bezug auf die größeren eben so gelagert, wie wir es von den anderen Gastropoden wissen, d. h. sie liegen in den Furchen derselben, werden sich also wohl in der Richtung des Uhrzeigers verschoben haben. Sie zeigen zwischen sich ebenfalls jene kleine Querfurche, welche wir bereits auf dem vierzelligen Stadium erwähnt hatten und gleichen also in Form und gegenseitiger Lagerung genau dem Viertheilungsstadium; nur ihre etwas kleinere Gestalt und ihr helleres Aussehen unterscheidet sie in etwas von dem vegetativen Theil. Ich muss hier kurz bemerken, dass man diesen Bildungsprocess der vier kleinen animalen Furchungskugeln bei *Paludina* nicht wie bei anderen Gastropoden als »Knospung« bezeichnen kann, da die neugebildeten Zellen wenig in der Größe hinter den vier ersten Zellen zurückstehen. Überhaupt ist die geringe Größendifferenz der Furchungskugeln, die man kaum als Makro- und Mikromeren wie bei anderen Gastropoden unterscheiden kann, für *Paludina* sehr bemerkenswerth. Die kleine Furchungshöhle ist jetzt schon bei der Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus zu erkennen, da hier die hellere Plasmamenge durchsichtiger ist. Obgleich die animalen Zellen bedeutend heller sind als die unter ihnen liegenden großen Theilstücke, so zeigt sich bei ihnen eine kleine Ansammlung von Nahrungsdotter gegen den vegetativen Pol hin, wodurch auch bei ihnen eine geringe Differenzirung eintritt. Der Kern ist in den Zellen gut zu sehen, da er sich durch eine bedeutende Größe und Helligkeit bemerkbar macht; er ist mehr dem Centrum des Eies zugelagert und hat innerhalb des Blastomers seine Stelle in dem plasmatischen Theil desselben. Das Gleiche gilt für die Kerne der vegetativen Zellen.

Während im einfachsten Furchungstypus das betreffende Ei in zwei, dann in 4, 8, 16, 32 etc. Zellen zerfällt, dasselbe sich also in geometrischer Progression theilt, wird bei unserem Ei ein zwölffelliges Stadium eingeschoben. Durch eine zweite Äquatorialfurchen werden vier weitere Zellen abgetrennt, die etwas dunkler gefärbt sind, da

sie schon etwas mehr Dotterkörnchen als unsere ersten vier animalen Theilstücke enthalten.

Im nächstfolgenden Stadium haben sich, übereinstimmend mit der Furchung anderer Gastropoden, alle zwölf Zellen getheilt, so dass es zur Bildung von 24 Furchungskugeln gekommen ist. Die vier Makromeren sind noch durch ihre etwas dunklere Färbung zu erkennen, obgleich dieselbe nicht so intensiv und unterscheidend ist, wie man wohl vermuthen könnte.

Ich habe unter der Reihe von Eiern, die mir zu Gebote standen, keines gefunden, welches nach dem 24zelligen Stadium weniger als die doppelte Zahl von Zellen gehabt hätte, so dass ich mich zu der Vermuthung gedrängt sehe, es möchte wohl als das nächstfolgende anzusehen sein. Sämmtliche 24 Zellen hätten sich demnach gleichzeitig getheilt. Der Vorgang wäre mithin dem vorhergegangenen sehr ähnlich.

So weit war es möglich, die Furchung in genauer Weise an den ganzen Objekten zu studiren. Die Theilungen verlaufen jetzt sehr rasch, und die meisten Furchungsstadien besitzen für ihre kleinen Blastomeren so wenig scharfe Begrenzungslinien, dass sich nur annähernd ihre Zahl feststellen lässt. Was mir jedoch von älteren Stadien zu Gesicht gekommen ist, hat unbestreitbar gezeigt, dass von einem Auftreten von Urmesodermzellen in der Größe, wie wir sie oft bei anderen Gastropoden, z. B. manchen Opisthobranchiern finden, bei *Paludina* nicht die Rede sein kann. Die Verschiedenheit in der Größe der Zellen ist jetzt nicht mehr streng unterscheidbar, und die Furchung geht beinahe in den totalen äqualen Typus über.

Die weitere Beobachtung macht, um einigermaßen gesicherte Resultate zu erhalten, die Anwendung der Schnittmethode nöthig. Es ist ohne dieselbe nicht möglich, das Hineintreten von Zellen in die Furchungshöhle, worauf es mir bei meiner Untersuchung hauptsächlich ankam, mit Sicherheit zu beobachten. Das Ergebnis derselben war rein negativ und bewies meine an den Präparaten gemachte Vermuthung. Auch an den Schnitten, in die ich die Blastula zerlegte, konnte ich nichts bemerken, was eine Differenzirung von Mesodermzellen wahrscheinlich gemacht hätte. Es kommt oft vor, dass einzelne Zellen des vegetativen Poles tief in die Furchungshöhle hineinragen und dadurch ein flaschenförmiges Aussehen gewinnen (Taf. XXV, Fig. 1 und 2). Sie sind jedoch von keiner Bedeutung, da sich ihre Form aus dem ganzen Verlauf der Blastulabildung ergibt. Wenn die Blastula von *Paludina* auch als echte

Blastula bezeichnet werden muss, so nähert sie sich in Folge ihrer spaltförmigen Furchungshöhle doch schon stark der Sterroblastula. Niemals schnüren sich aber von den erwähnten Zellen Mesoderm-elemente ab.

Fig. 1, Taf. XXV führt uns die eben beschriebenen Verhältnisse vor Augen. Eine größere vegetative Zelle springt weit in die Furchungshöhle hinein. Letztere hat eine excentrische Lage, da eben einige Zellen des vegetativen Poles weit in dieselbe hineinragen. Ihre relative Kleinheit kann nicht, wie wir sehen, auf Anhäufung von Nahrungsdotter zurückgeführt werden, sondern auf die Breite und Länge der einzelnen Blastomeren selbst, welche von allen Seiten gegen das Centrum hin in die Furchungshöhle hineinragen. Der Größenunterschied der einzelnen Zellen ermöglicht eine Bestimmung der beiden Pole. Zumeist ließ sich beobachten, dass der vegetative Pol sich etwas durch seine dunklere Färbung auszeichnete und als solcher schon äußerlich zu erkennen war. Die Zahl der Blastomeren ist keine große, da sehr wenig Dotter vorhanden ist. *Aplysia*, *Neritina*, *Nassa* etc. haben auf ihren Blastulastadien bedeutend mehr Zellen als *Paludina* und andere dotterarme Formen.

Eine weitere Differenzirung der Blastula macht sich im Verein von fortschreitenden Zelltheilungen durch eine Abplattung des vegetativen Poles bemerkbar (Fig. 2), wodurch letzterer weiterhin für die Orientirung kenntlich wird. Diese Abflachung leitet die Invagination ein. Blicke jedoch die Furchungshöhle so klein, wie sie in der Blastula (Fig. 1) vorhanden ist, so würde eine Einstülpung schon aus mechanischen Gründen unmöglich sein. In der That dehnt sich das Blastocöl aus, wodurch aber doch keine größere Höhlung zur Geltung kommt, denn mit der Ausdehnung hält die Einstülpung der vegetativen Hälfte gleichen Schritt (Fig. 2 und 3). Zugleich mit der Erweiterung der Furchungshöhle dehnen sich auch die seitlichen Partien der Blastula aus; ihre Zellen werden dadurch niedriger und etwas breiter. Der Einstülpungsprocess geht rasch vorwärts, und während vorher die Größenzunahme der Furchungshöhle den Fortgang der Invagination überwog, gewinnt schließlich letzterer die Oberhand; die beiden Blätter, Entoderm und Ektoderm, so können wir sie jetzt wohl schon nennen, legen sich dicht an einander und verdrängen die Furchungshöhle bis auf kleine Reste, welche sich zwischen den einzelnen Zellen erhalten (Fig. 3 und 4).

Die junge Gastrula (Fig. 3) hat, von der Fläche gesehen, eine

mützenförmige Gestalt, welche durch die geringe Tiefe der Einstülpung bedingt wird; ihre seitliche Ansicht zeigt uns ein nierenförmiges Bild. Wenn man den Rand der umgeschlagenen Keimschicht als Urmund bezeichnen will, so hat dieser naturgemäß eine große Weite und ist etwas oval oder beinahe kreisrund geformt. Durch Wachstum und weitere Zelltheilungen strebt die Gastrula danach, die kugelige Gestalt wieder zu erlangen, welche die Blastula besaß. Die Ränder biegen sich allseitig mehr und mehr zusammen, der Urdarm vertieft sich, und der Keim wird glockenförmig.

Bemerkt muss werden, dass der Blastoporus durch diese Verengerung immer noch etwas seine ursprüngliche Form beibehält und nicht ganz spaltförmig wird. Ferner liegt er genau dem Apicalpol gegenüber. Die abgebildeten Stadien Fig. 3—6 vergegenwärtigen den eben beschriebenen Process. Auf Fig. 6 hat die Gastrula ihre höchste Ausbildung erreicht. Sie ist beinahe kugelförmig und der Blastula in der äußeren Form sehr ähnlich. Eine Differenzirung der Ektodermzellen, durch welche bereits die künftigen Zellen des Velums charakterisirt wären, ist noch nicht vorhanden. Die Furchungshöhle hat sich nicht wieder erweitert, sondern verharret auf dem Standpunkte ihrer früheren Größe. Der Blastoporus hat seine größte Enge erreicht und ist bei oberflächlicher Betrachtung nicht mehr erkennbar. Es war jedoch möglich, auf Schnitten sein Vorhandensein nachzuweisen. Das nächstfolgende Stadium (Fig. 7) zeigt uns bereits seinen Schluss. Bevor ich auf die Verhältnisse des Blastoporus näher eingehen kann, muss ich ein paar Worte über das mittlere Blatt, welches, im Vergleich mit den übrigen Gastropoden, auf dem Gastrulastadium (Fig. 6) in seiner Anlage vorhanden sein sollte, einschieben.

Eingehende Untersuchungen haben mit Sicherheit ergeben, dass bis zu diesem Punkte der Entwicklung weder Urmesodermzellen noch Differenzirungen der beiden Blätter, welche uns einen Hinweis auf die Entstehung des mittleren Blattes geben könnten, vorhanden sind. Schon der ganze Vorgang der Furchung wies darauf hin, dass bei *Paludina* thatsächlich Urmesodermzellen, ob klein oder groß, fehlen, obgleich dieselben bei sehr nahe verwandten Formen gefunden worden sind. Am Ende der Invagination sind nur die beiden primären Keimblätter vorhanden, von einer Anlage des Mesoderms ist nichts zu bemerken.

Ich möchte also besonders hervorheben, dass in der ausgebildeten Gastrula von *Paludina* eine Anlage des

mittleren Blattes nicht vorhanden ist, sondern der Keim nur aus dem primären Ektoderm und Entoderm besteht.

Diese Behauptung ist nicht neu, denn alle Beobachter, welche die Entwicklung der *Paludina* genauer studirt haben, sind zu der Überzeugung gekommen, dass in der Gastrula Mesodermzellen nicht vorhanden sind. BÜTSCHLI (4) konnte ebenfalls in der Gastrula keine Mesodermzellen auffinden und beschrieb sie auf einem etwas älteren Stadium. v. ERLANGER (6) bestätigte diese Befunde, kam aber dann zu einer vollständig abweichenden Auffassung über die Entstehung des Mesoderms. Jedenfalls aber stimmen beide Autoren darin überein, dass Mesodermelemente nicht auffindbar waren.

Es ist mir jetzt hauptsächlich darum zu thun, die beiden übereinstimmenden Angaben BÜTSCHLI's und v. ERLANGER's zur Unterstützung meines soeben ausgesprochenen Satzes über das Fehlen des Mesoderms in der vollendeten Gastrula herbeizuziehen. Während jene Resultate an Totalpräparaten gewonnen werden, habe ich, wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, verschiedene Gastrulastadien in Schnittserien zerlegt, so dass die sich ergänzenden Beobachtungen beiderseits einen sicheren Beweis liefern, und kein Zweifel über das Fehlen des Mesoderms aufkommen kann.

Es muss jedoch erwähnt werden, dass BLOCHMANN (2) bei seiner Untersuchung über den Verbleib des Blastoporus in einer Gastrula kleine Urmesodermzellen, die in der Nähe des Blastoporus liegen, zeichnet; indessen sind seine Angaben zu unbestimmt, als dass wir ihnen viel Werth beimessen könnten.

Vergleichen wir mit diesem eben beschriebenen Verhalten dasjenige anderer Gastropoden oder in weiterer Ausdehnung der Mollusken überhaupt, so bemerken wir, dass das Auftreten des Mesoderms in Gestalt von zwei Urmesodermzellen, die bereits im Verlauf der Furchung abgeschnürt werden, im Allgemeinen für die Mollusken und speciell für die Gastropoden als typisch gelten kann.

Zumeist treten Urmesodermzellen frühzeitig bei Formen mit reichlichem Nahrungsdotter auf, während sich ihre Bildung im entgegengesetzten Fall verzögert und oft in anderer Weise verläuft. Schon die Zellen des Ektoderms und Entoderms stehen in Hinsicht auf ihre Zahl und Größe in einem gewissen Verhältnis zum Nahrungsdotter. So ist z. B. bei reichlicher Menge desselben die Zahl der Ektodermzellen sehr groß. Sie sind dem zufolge aber auch entsprechend klein (*Aplysia*, *Neritina*, *Umbrella*, *Nassa* etc.). Das umgekehrte Verhalten findet sich beim Fehlen des Nahrungsdotters.

Gewöhnlich findet nun bei diesen Species mit großer Blastomerenzahl auch ein frühzeitiges Auftreten von typischen Urmesodermzellen statt, obgleich dieses Verhalten nicht in allen Fällen zu konstatiren ist. Ist jedoch die Furchung mehr äqual, sind die Blastomeren weniger zahlreich, so ist auch zumeist die Bildung der Mesodermzellen eine verschiedene und von dem ersten Typus abweichende. Einige Beispiele mögen dieses erläutern.

Eine ursprüngliche Form stellt *Patella* dar, deren Entwicklung ähnlich der von *Paludina* verläuft. Der Dottergehalt ist auch hier gering, und die Mikromeren stehen den Makromeren nicht erheblich an Größe nach. Das Mesoderm entsteht erst in der ausgebildeten Blastula, indem es sich von einer der tief in die Furchungshöhle hineingewucherten Zellen des Entoderms abtrennt. Jedenfalls ist dieser Vorgang gegenüber dem gewöhnlichen Typus ein etwas abweichender.

Auch *Dentalium* hat dotterarme Eier, wodurch die Furchung beinahe äqual verläuft. Das Resultat ist eine Blastula, in der keine Mesodermzellen vorhanden sind. Erst in der Gastrula lösen sich einige Entodermzellen los und wandern in die Furchungshöhle. Die ganze weitere Differenzirung des Mesoderms zeigt ebenfalls etwas Abweichendes. Es wird zwar allgemein eine bilaterale Anordnung desselben angenommen, jedoch ist es sehr fraglich, ob es zur guten Ausbildung von Mesodermstreifen und Cölom kommt, sondern die Streifen scheinen sich früh aufzulösen, und die Vorgänge verwischt zu haben.

Die Furchung der *Amphineuren*, dieser ursprünglichsten Gruppe der Mollusken, weist ebenfalls manche Ähnlichkeit mit der von *Paludina* auf. Die Eier von *Chiton* sind nach KOWALEVSKY dotterarm, und die Furchung verläuft dem zufolge ziemlich äqual. Der betreffende Beobachter hat bei dieser Form Urmesodermzellen beschrieben, die jedoch, und darauf möchte ich bei allen hier erwähnten Fällen besonders hinweisen, im Verhältnis zu dotterreichen Formen länger im Entodermverbande liegen bleiben und selbst bei ihrem Hineinrücken noch für eine ganze Zeit mit ihren Spitzen darin stecken.

Es ist bemerkenswerth, dass bei diesen drei ursprünglichen Formen, deren Furchung und Keimblätterbildung große Übereinstimmung mit unserer Form aufweist, keine typischen Urmesodermzellen, wie sie manchen Gastropoden mit reichhaltigem Nahrungsdotter zukommen, vorhanden sind. Ebenfalls ist das längere Verweilen

von Mesodermzellen im Zellverbande eines der beiden primären Blätter von Bedeutung für ähnliche, später zu beschreibende Vorgänge in der Paludinenentwicklung.

Die betreffenden, bis jetzt geschilderten Vorgänge der Furchung bis zur vollendeten Gastrula geben folgendes abschließende Bild:

- 1) Die Furchung verläuft beinahe äqual.
- 2) Eine Furchungshöhle ist, wenn auch nur als Spalt, vorhanden.
- 3) Es findet eine Abflachung der Blastula am vegetativen Pol und eine darauffolgende Invagination statt.
- 4) In der vollendeten Gastrula sind keine Urmesodermzellen vorhanden.
- 5) Der Blastoporus ist stark verengt.

II. Der Schluss des Blastoporus und die Entstehung des After.

Die Verhältnisse des Blastoporus zum definitiven Mund und After sind schon vielfach Gegenstand der Beobachtung gewesen. Selten finden sich jedoch so viele Widersprüche und verwirrende Ansichten wie gerade bei den Gastropoden. Die Kleinheit und Undurchsichtigkeit der Embryonen erschwert die Beobachtung sehr, so dass bei den schwierigen Untersuchungen über die Umbildungen des Urmundes oft Täuschungen unterlaufen können. Ist es möglich, die betreffenden Embryonen genau zu orientiren, so muss man sie in Schnittserien zerlegen. Ich schicke diese Bemerkung voraus, da sich meine Beobachtungen hauptsächlich, im Gegensatz zu meinen Vorgängern, auf Schnittserien stützen.

Wir wissen, dass bei den meisten Gastropoden, deren Entwicklung genauer studirt worden ist, der Blastoporus entweder als Rest direkt in den bleibenden Mund übergeht, oder an seiner Verschlussstelle die Ösophagealeinstülpung neu gebildet wird.

Diese beiden Ansichten sind die am besten begründeten, und es würde die Umbildung des Blastoporus bei allen Gastropoden eine ziemlich einheitliche sein, wenn nicht die Verhältnisse einer einzigen Form störend dazwischenträten. Es ist dieses gerade *Paludina*, bei der der Verbleib des Urmundes von verschiedenen Beobachtern in ganz entgegengesetzter Weise gedeutet worden ist.

Im Jahre 1875 untersuchte RAY LANKESTER (19) einige Entwicklungsstadien von *Paludina* und meinte, dass vielleicht bei dieser Schnecke der Blastoporus direkt in den After übergehen möchte. Er ließ jedoch auch die Möglichkeit offen, dass der Urmund sich

für eine kurze Zeit schlosse, und der After sekundär neu gebildet würde. Fernerhin gelangte dieser Forscher zu dem Resultat, dass der bleibende Mund nicht in Beziehung zum Blastoporus zu setzen sei.

Ein Jahr später folgte abermals eine Untersuchung RAY LANKESTER's (20), welche sich speciell mit der Blastoporusfrage der *Paludina* beschäftigte. In dieser Abhandlung hielt der Verfasser seine früheren Behauptungen aufrecht und sprach nun mit Sicherheit den Satz aus, dass bei *Paludina vivipara* der Blastoporus direkt in den definitiven After übergehe.

Nur wenig später als diese letztgenannte Schrift erschien eine Abhandlung BÜTSCHLI's (4), die die Resultate, welche RAY LANKESTER in Bezug auf den Blastoporus gewonnen hatte, mit geringen Abweichungen bestätigte, ohne dass jedoch BÜTSCHLI von den RAY LANKESTER'schen Befunden beeinflusst war.

Man hätte nun der Ansicht sein können, dass an dieser von zwei Forschern gemachten Beobachtung nicht zu zweifeln wäre, wenn nicht ein Jahr später RABL (25) gerade zu den entgegengesetzten Ansichten gekommen wäre. Die nähere Ausführung seiner Behauptung legte der Verfasser (26) einige Jahre später in einer mit Abbildungen versehenen kleineren Schrift nieder.

Ich habe unten weiter noch näher auf die Beobachtungen RABL's zurückzukommen, so dass eine sofortige Wiedergabe derselben nicht von Vortheil sein würde. Es mag jedoch gleich hier erwähnt werden, dass RABL bemüht gewesen ist, die betreffenden Verhältnisse genau so darzustellen, wie er sie thatsächlich gesehen hat; seine Abbildungen sind durchaus nicht schematisirt, sondern entsprechen genau, wenn man von einigen Unregelmäßigkeiten in den Zeichnungen der jüngsten Stadien absieht, den natürlichen Objekten.

Die Angaben RABL's brachten die Beobachtungen LANKESTER's und BÜTSCHLI's ins Wanken, und der Letztere nahm alsbald, um dieselben zu stützen, die Untersuchung über diesen Gegenstand abermals auf. Durch BLOCHMANN (2) wurden diese Untersuchungen sorgfältig fortgesetzt, und zwar gelangte BLOCHMANN zu demselben Resultate und behauptete ebenfalls den direkten Übergang des Blastoporus in den After.

Vor nicht allzulanger Zeit, im Jahre 1891, wurde die ganze Entwicklung der *Paludina vivipara* durch v. ERLANGER (6) studirt, und dieser Forscher berücksichtigte nochmals die Blastoporusverhältnisse, wenn auch nicht in eingehender Weise.

Wie ich zeigen werde, entsprechen die Auffassungen v. ERLANGER's

über die Bildung des Mesoderms nicht dem wirklichen Sachverhalt, und da die bewusste Umbildung des Blastoporus in den After ebenfalls in diesen Zeitpunkt der Embryonalentwicklung fällt, so musste ich auch diese Angaben einer Kontrolle unterwerfen.

Es ergab sich, dass die abgebildeten Stadien in Folge ihrer ziemlich schematischen Behandlung nicht recht mit den von mir gegebenen Schnitten zu vergleichen sind. Weiterhin ist jedoch in dieser Arbeit weniger Gewicht auf die Beobachtung, wie sich der Blastoporus in seiner Entwicklung verhält, gelegt worden. Im Übrigen hält auch v. ERLANGER an der Ansicht fest, dass der Blastoporus direkt in den After übergeht.

Über die einzelnen Verschiedenheiten der erwähnten Abhandlungen werde ich noch sprechen, wenn ich bei der folgenden Klarlegung meiner Beobachtungen dieselben berühren muss.

Ein Mangel macht sich an den Arbeiten aller früheren Beobachter bemerkbar, indem sie ihre äußerst schwierig zu beobachtenden Resultate nicht vermittels Schnitte kontrollirt haben. Wer sich mit der Gastropodenentwicklung näher beschäftigt hat, weiß, wie undurchsichtig die Embryonen sind, und dass es selbst an den besten Totalpräparaten und mit der ausgezeichnetsten Beleuchtung mitunter nicht möglich ist, ein sicheres Resultat aus den Beobachtungen zu ziehen.

Nun sieht man fernerhin aus den sich direkt widersprechenden Angaben der besten Beobachter, dass *Paludina* ebenfalls der Klarlegung ihrer Verhältnisse große Schwierigkeiten bereitet, obgleich die Embryonen, mit denen anderer Gastropoden verglichen, noch als ziemlich durchsichtig bezeichnet werden müssen. Aber es muss trotzdem behauptet werden, dass sich manche Feinheiten, wie z. B. die außerordentliche Enge des Blastoporus auf Fig. 6 nur sehr schwer, wenn überhaupt, mit Sicherheit ohne Schnittmethode erkennen lassen. Ich halte die Schnittmethode zur Gewinnung befriedigender Resultate für unsern Zweck für nöthig und habe dieselbe (natürlich bei gleichzeitigem Studium der Totalpräparate) in der ausgiebigsten Weise angewandt, woraus sich wohl zum größeren Theil die Abweichungen meiner Ansichten von denen früherer Beobachter erklären lassen.

Ich glaube, dass durch meine Abbildungen der Fig. 1, 2 und 3 deutlich gezeigt wird, dass thatsächlich die Blastula eine, wenn auch nur geringe Furchungshöhle besitzt, entgegengesetzt den Angaben BÜTSCHLI's und BLOCHMANN's, die dieselbe in Abrede stellen, während

RAY LANKESTER und RABL das Vorhandensein einer solchen bereits bestimmt vertreten hatten.

Sie ist am kleinsten in den jüngeren Blastulae, weitet sich dann immer mehr aus und erreicht ihre größte Ausdehnung, wenn der vegetative Pol sich abzuflachen beginnt und damit den Anstoß zur Invagination giebt. Durch dieselbe kommt dann freilich eine beinahe vollständige Verdrängung der Höhlung zu Stande.

Kurz nach der Invagination besitzt die junge Gastrula eine, von der Seite gesehen, nierenförmige Gestalt (Fig. 3), während sie in der Polansicht mützenförmig aussieht. Nach RABL soll die eingestülpte, vegetative Partie, welche auf diesem Stadium ungefähr aus zwölf, dunkelgelb gefärbten Zellen besteht, als eine Zusammensetzung aus zehn Entoderm- und zwei Mesodermzellen zu betrachten sein, wie der Beobachter aus der Ähnlichkeit mit *Planorbis* (25) schließen zu dürfen glaubte. Mit dem Fehlen des Mesoderms in der Gastrula fällt diese Ansicht von selbst fort.

Der Urdarm ist nur ganz wenig tief, da sich in Folge der geringen Weite der Furchungshöhle die vegetative Hälfte der Blastula nur wenig hat einstülpen können. Dem zufolge ist der Blastoporus sehr groß, fast so groß wie die ganze Peripherie der Gastrula. Er ist ein wenig oval, wenn auch nicht bedeutend, sondern ungefähr so wie ihn BLOCHMANN in seiner Fig. 38 gezeichnet hat (I), welche ein etwas älteres Stadium als das von mir beobachtete darstellt.

Die weitere Ausbildung dieser flachen, mützenförmigen Gastrula geht nun dahin, dass durch Entgegenwachsen der weiten Urmündränder eine solche von glockenartiger bis nahezu kugelförmiger Gestalt entsteht. Durch diesen Process verengert sich der Blastoporus immer mehr, wie auf den Abbildungen Fig. 3—6 deutlich zu sehen ist. Ob er sich aber durch ein gleichmäßiges Vorwachsen seiner Ränder verengert, oder ob die Verengung von einer Seite vor sich geht und ein Punkt des Blastoporus immer seine ursprüngliche Lage beibehält, konnte ich eben so wenig feststellen wie BLOCHMANN, welcher ebenfalls keine Klarheit über diesen schwierig zu beobachtenden Punkt erlangte. Es ist, da *Paludina* lebendiggebärend ist, nicht möglich, die Entwicklung Schritt für Schritt an demselben Objekte zu verfolgen, sondern man ist auf die Kombination der erhaltenen Stadien angewiesen, durch welche es mir aber nicht gelang, den allmählichen Vorgang der Verengung festzustellen.

Ich möchte mich wohl der Ansicht zuneigen, dass eine Stelle

des Blastoporus, und zwar die, welche am späteren Hinterende des Embryos liegt, vorläufig offen bleibt, und das Zusammenlegen der Ränder nach diesem Punkte zu erfolgt.

Wie BLOCHMANN angiebt, findet Ähnliches (d. h. eine Verengung des Blastoporus nach einem fixirten Punkte zu) bei *Aplysia*, sowie auch bei den Pulmonaten und einigen anderen Formen statt. Es muss indess an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass bei den eben erwähnten Formen auch der Mund bleibende Beziehungen zum Blastoporus besitzt, was bei *Paludina* ja nicht der Fall ist. Jedenfalls wird der Urmund nie wahrhaft schlitzförmig wie bei *Planorbis*, *Limnaeus* und *Bythinia*, welche mit *Paludina* nahe verwandt ist, sondern seine Öffnung bleibt vorläufig noch immer oval, der Kreisform aber sehr genähert. Die Verhältnisse sind fast genau so, wie sie BLOCHMANN in seinen Abbildungen auf Taf. XXI in den Fig. 38 bis 41 darstellt.

Als wichtig muss jedoch hervorgehoben werden, dass der Blastoporus, nachdem er bereits stark verengt ist, nicht mehr kreisrund resp. oval ist, sondern in eine geringe Spitze ausgezogen erscheint. Vorn und hinten lässt sich aber an unserem Keime nicht unterscheiden, so dass es also auch nicht möglich war zu bestimmen, ob die erwähnte Spitze nach der künftigen Ventralfläche zeigte, was man jedoch, als dem gewöhnlichen Verhalten entsprechend, annehmen könnte.

Sowohl mit RAY LANKESTER wie mit BLOCHMANN stimme ich darin überein, dass der Urmund bis zu einer weit fortgeschrittenen Verengung seine schwach ovale Gestalt beibehält und keineswegs ein Verhalten zeigt, wie es RABL in seiner Abhandlung annimmt. Nach ihm legen sich die Ränder des schlitzförmigen Blastoporus an einander, verschmelzen von hinten nach vorn bis auf eine Öffnung am vorderen Körperende, welche später auch noch zum Schluss gelangt, an deren Stelle aber der definitive Mund gebildet wird. Die Verschlusslinie des Gastrulamundes (die Gastrularaphe) ist als nahtähnliche Linie längere Zeit erkennbar.

Dies ist nicht anzunehmen, wie aus den Untersuchungen RAY LANKESTER's und BLOCHMANN's, die durch meine Beobachtungen nach dieser Seite hin gestützt werden, zur Genüge hervorgeht. Zur Zeit, wenn das künftige Hinterende des Embryos noch deutlich die Blastoporusöffnung zeigt (Fig. 6), ist an der ganzen Ventralseite auch nicht die geringste Spur einer Spalte oder »Raphe« vorhanden. Der Schluss erfolgt sehr wahrscheinlich durch allmähliches Zusammen-

treten und Verwachsen der Ränder. Auch kann kein Zweifel sein, dass dieser Process nach dem Hinterende zu fortschreitet; jedenfalls nie umgekehrt, d. h. von hinten nach vorn.

Eben so ist die Ansicht RABL's, dass die Verwachsung durch schlitzförmiges Zusammenlegen der Ränder erfolge, als nicht wahrscheinlich anzusehen. Jedenfalls liegt die Möglichkeit nahe, dass RABL, obgleich er sich schon von vorn herein energisch dagegen verwahrt, vorn und hinten verwechselt haben könnte, was durchaus sehr leicht geschehen kann, denn eine wirkliche Differenz in der Färbung der Gastrula ist bei *Paludina* nicht vorhanden, eine Bestimmung von vorn und hinten, so weit ich feststellen konnte, also noch gar nicht möglich.

In meiner weiteren Ausführung muss ich mich mehr an die Darstellungen BLOCHMAN's halten, da dieselben einer genaueren Kritik bedürfen als die RABL's, mit dem ich jetzt in seinen weiteren und wichtigsten Befunden übereinstimme.

Wir sahen im Laufe unserer Betrachtung, dass sich der Urmund der beinahe kugelförmigen Gastrula immer mehr verengerte und sich schließlich nur noch als ganz geringe Öffnung, welche ich nur an Schnitten nachzuweisen im Stande war, vorfand (Fig. 6).

Der Keim wächst jetzt nach hinten aus. Der obere Theil gewinnt eine hellere Beschaffenheit, während das Hinterende dunkler an Färbung und kurz abgestumpft ist. Es lassen sich jetzt zum ersten Male das künftige Vorder- und Hinterende des Embryos sowohl nach der Gestalt wie Färbung genau bestimmen. Auf diesem wichtigen Stadium (Fig. 7) hat sich der Blastoporus geschlossen. Weder an Präparaten noch auf Schnittserien ist die geringste Kommunikation zwischen Urdarm und Außenwelt zu erkennen, sondern das Entoderm liegt als allseitig geschlossener Sack in der Furchungshöhle. Eine seichte Einsenkung am hinteren Körperende kündigt noch die Stelle an, an der der Verschluss stattgefunden hat. Ich habe mich auf einer ganzen Reihe von Schnitten, die ich auch zum Studium der Mesodermbildung anfertigen musste, sicher von dem Schluss des Blastoporus überzeugt. Gleichzeitig beginnt der Process der Mesodermbildung.

Wie verhält sich nun meine Beobachtung zu denen anderer Autoren?

Mit RABL stimme ich, wie schon erwähnt, in dem letzten Punkt vollständig überein. Auch er fand auf diesem Stadium weder Blastoporus noch After, und durch meine jetzt gewonnenen Resultate

an Schnittserien wird diese Ansicht unterstützt. Auch an meinem Stadium (Fig. 7) macht sich zum ersten Male die Anlage des Velums (V) bemerkbar.

Aus dem Fehlen der Abbildungen dieser Stadien in den Arbeiten von RAY LANKESTER und BLOCHMANN möchte man schließen, dass die Autoren dieselben nicht zu Gesicht bekommen haben. Auf ihnen erfolgt jedoch gerade der Schluss des Urmundes.

Der Kritik RABL's, die LANKESTER'schen und BÜTSCHLI'schen Abbildungen betreffend, habe ich nichts Weiteres hinzuzufügen. Dann genügt ein einfacher Blick auf die von BLOCHMANN gegebenen Stadien, um auch hier zu sehen, dass zwischen seiner Fig. 41 und 42 mindestens ein Stadium fehlt.

Nach meiner Ansicht ist dann auf dem Stadium Fig. 44 seiner Taf. XXI der After bereits aufgetreten, und was der Verfasser noch für den Blastoporus hält, ist thatsächlich schon der After. Derselbe wird von Ektodermwulstungen eingeschlossen, so dass er etwas in das Innere des Embryos verlagert, und seine Wandung damit für eine kleine Strecke ektodermal wird. Ein wahrhaftes Proktodäum wird nicht gebildet, sondern der spätere Enddarm ist entodermaler Natur. Die Velarzellen der betreffenden Abbildung (Fig. 43) sind überdies schon mit Wimpern versehen, was auf den Embryonalstufen, die noch den Blastoporus besitzen, nicht der Fall ist.

Dann scheint abermals ein Sprung in der Aufeinanderfolge der Figuren BLOCHMANN's stattzufinden, denn zwischen Stadium 44 und 45, welches letztere bereits die Anlage der Ösophagealeinstülpung und eine hohe Differenzirung des Urdarmes wie auch des Mesoderms zeigt, liegen sicher einige ausgelassene Stadien.

Indessen sind sie für uns nur von untergeordneter Bedeutung, da bei ihnen schon ein After vorhanden ist. Es sollte durch das nähere Eingehen auf die Resultate der angeführten Arbeit nur gezeigt werden, dass die Reihenfolge der Abbildungen keine geschlossene ist, sondern durch fehlende Stadien unterbrochen wird.

Vereinigt man die erste Hälfte der Untersuchung BLOCHMANN's (bis zur Fig. 41) mit der zweiten der von RABL geschilderten Verhältnisse, so bekommt man ein ungefähr natürliches Bild von den Umbildungen des Blastoporus im Verlaufe seiner Entwicklung. Jedenfalls besitzt RABL das Verdienst, den Schluss des Blastoporus zuerst erkannt zu haben.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich mit Sicherheit konstatiren, dass der Urdarm, so lange der Schluss des Blastoporus dauert,

als allseitig geschlossener Sack in der Furchungshöhle liegt. Wir sehen auf Schnitten in Ergänzung zu den Bildern BLOCHMANN's die allmähliche Verengerung des weiten Blastoporus (Fig. 3—6). Auf Fig. 7 und den folgenden ist derselbe geschlossen, und zwar gerade zu der Zeit, in der die Bildung des Mesoderms vor sich geht. Einige Stadien später tritt der After an der Schlussstelle des Blastoporus auf (Fig. 14 und 15). Er entsteht durch Verschmelzung der Ekto- und Entodermschicht; erstere bildet an dieser Stelle eine leichte Einsenkung nach innen zu. Zur Zeit seines Auftretens besitzt der Embryo eine ventrale Mesodermschicht, und das Velum ist mit Wimpern versehen.

Für das wichtigste Resultat meiner Untersuchung über den Blastoporus bei *Paludina* halte ich den Nachweis, dass derselbe sich schließt und der After sekundär gebildet wird. *Paludina* tritt damit aus ihrer Ausnahmestelle heraus und schließt sich den anderen Gastropoden an. Immerhin ist zu bemerken, dass nicht wie gewöhnlich die vordere, sondern die hintere Partie des Blastoporus die persistierende ist und in so fern die früheren Beobachter auch von mir bestätigt werden.

Noch ein kurzes Wort über das Verhältniss des definitiven Mundes zum Blastoporus. Wie wir gesehen haben, geht der bleibende Mund sicher nicht aus dem letzten Rest des Urmundes hervor, denn an der Stelle, wo er sich bildet, nämlich dicht unter dem Velum, ist, so lange der Blastoporus besteht, nicht die geringste Naht, viel weniger Einsenkung zu sehen. Es ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der bekanntlich sehr weite Blastoporus ursprünglich die ganze spätere Ventralfläche des Keimes eingenommen hat, so dass also doch derselbe in gewisse Beziehungen zum bleibenden Mund gebracht werden kann. Dieselben sind jedoch nie so innig zu nennen wie bei anderen Gastropoden.

Auffällig kann es erscheinen, dass der After bedeutend früher als der Mund auftritt. Berücksichtigt man jedoch, dass der Keim von *Paludina* sehr dotterarm ist, so werden diese Abweichungen nicht befremdlich erscheinen. Der Urdarm kann nicht lange geschlossen bleiben, da ihn der Embryo zur Nahrungsaufnahme nöthig hat. Die Bildung des Stomodaeums als tiefe ektodermale Einstülpung währt eine lange Zeit; es ist darum sehr wünschenswerth, eine Kommunikation mit der Außenwelt herbeizuführen, und es findet durch einfache Verlöthung der beiden Epithelien der Durchbruch des Afters statt. Durch die Öffnung dringt dann das den

Embryo umgebene Eiweiß in den Hohlraum resp. Urdarm ein und führt dem Keime die nöthige Nahrungsmenge zu, ohne dass er die geringsten Anstrengungen (Schluckbewegungen etc.) zur Aufnahme derselben zu machen hätte. Merkwürdig ist jedoch immerhin die Aufnahme der Nahrung durch den definitiven After. Ich möchte an dieser Stelle nochmals speciell auf dieses seltsame Verhalten hingewiesen haben.

RABL (25) hebt hervor, dass der mehr oder minder reichliche Nahrungsdotter einer Form in ihrer ganzen Entwicklung Abweichungen hervorrufen könne. Ich möchte mich dieser Ansicht für *Paludina* anschließen. Bereits für die abweichende Bildung des Mesoderms haben wir den Mangel des Dotters in Rechnung gezogen. Eben so scheint der späte Schluss des Urmundes und die frühzeitige Entstehung des Afters darauf zurückzuführen zu sein.

Auf Grund der Resultate kann man nach den gegebenen Ausführungen folgende, kurzgefasste Formulierung aufstellen:

- 1) Der etwas ovale Blastoporus schließt sich von vorn nach hinten, ohne jedoch schlitzförmig zu werden.
- 2) Der After wird sekundär neugebildet; es findet also kein direkter Übergang des Blastoporus in den After statt.
- 3) Der After tritt an der Stelle auf, an der sich der letzte Rest des Urmundes geschlossen hat.

III. Die Entstehung des Mesoderms.

Wir sind im Verlauf der bis jetzt betrachteten Entwicklung immer bemüht gewesen, das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten zu konstatiren. Manche eingehendere Berücksichtigung einzelner Stadien geschah nur zu diesem Zwecke, und es war uns die Möglichkeit gegeben, genau festzustellen, dass in der vollendeten Gastrula noch nicht die geringste Spur von Mesodermzellen zu finden war.

Ogleich wenig Höffnung vorhanden war, versuchten wir Anfangs, ob nicht vielleicht im Verlauf der Furchung eine Differenzirung von Urmesodermzellen zu konstatiren sei, aber vergeblich, der Erfolg war rein negativ. Um ganz sicher zu gehen, gebrauchten wir bei etwas älteren Stadien die Schnittmethode, da die Keime zu undurchsichtig waren, um eine genaue Beobachtung zu gestatten. Auch hier konnte kein Mesoderm beobachtet werden. Die ganze Invagination ging vorüber; die flache Gastrula näherte sich mehr und mehr ihrer definitiven Gestalt; der Blastoporus wurde immer enger, und keine Zelle trat in die leere Furchungshöhle, um die

Stammzelle des mittleren Blattes zu bilden. Die Gastrula besitzt bis an ihr Ende nur die beiden primären Keimblätter.

Wir wollen nun sehen, auf welche Art und Weise das sekundäre Blatt, das Mesoderm, seinen Ursprung nimmt. Bei der Besprechung des Urmundschlusses hatten wir bereits einige ältere Stadien oberflächlich kennen gelernt. Wir wollen jedoch nochmals von der ausgebildeten Gastrula (Fig. 6) ausgehen, um die allmähliche Entstehung des Mesoderms festzustellen.

Ogleich bei den meisten Gastropoden das mittlere Blatt frühzeitiger als bei *Paludina* auftritt, so ist das Verhalten dieser Form nicht außergewöhnlich, denn es giebt viele Formen, die ein spätes Auftreten des Mesoderms aufweisen.

Die bekanntlich nahezu kugelförmige Gastrula hat nach ihrer Vollendung eine mehr längliche Form angenommen, so dass neben der bereits vorhandenen Primärachse, welche vom Apicalpol nach dem Protostompol zieht, eine zweite, auf ihr senkrecht stehende Dorsoventralachse festzustellen ist. Eine Verschiebung der ersteren hat noch nicht stattgefunden; sie tritt jedoch bald auf. Das Protostoma hat sich langsam geschlossen, und nur eine kleine, rinnenartige Vertiefung des Ektoderms am abgeplatteten vegetativen Pole lässt seine frühere Lage erkennen. Diese längliche Form und das kurz abgestumpfte Hinterende des Embryos sind für ihn sehr charakteristisch und erleichtern sowohl seine Altersbestimmung, wie auch seine Orientirung. Kein späteres Stadium zeigt dieses typische Aussehen; die Embryonen sind dann zumeist mehr breiter und in der Länge zusammengedrückt. Zum ersten Male lassen sich Vorder- und Hinterende schon rein äußerlich unterscheiden. Die obere Partie der längsgestreckten Larve ist etwas heller gefärbt als die untere, welche einen gelblichen Ton besitzt. Dieser wird am Äquator des Embryos schwächer und geht ganz allmählich in eine hellere Färbung über. Der gesammte obere Theil wird später zum präoralen Abschnitt der Larve, wie die nachfolgenden Stadien lehren. Betrachten wir den Längsschnitt eines solchen Embryos, so tritt uns sofort die histologische Differenzirung des oberen oder präoralen Theiles entgegen (Fig. 7). Die Zellen sind größer als die übrigen des äußeren Blattes und auch in ihrer Struktur weichen sie von ihnen ab. Das Plasma ist nicht so stark granulirt, wodurch die Zellen schon an und für sich heller werden. Außerdem wird durch reichliche Vacuolenbildung, welche, wie bei anderen Gastropoden, das Bezeichnendste für diese Zellen bildet, das weitmaschige Netz

ganz an die Zellenwand gedrückt, so dass die Zellen durchsichtig und blasig werden. Mit der Verschiebung des Plasmas hat auch der Kern seine Lage geändert und ist zumeist stark excentrisch verlagert.

Alle diese beschriebenen Eigenschaften der präoralen Partie zeigt ein Kranz einer Doppelreihe derselben im verstärkten Maße. Betrachtet man unser Stadium, so fallen rechts und links, ungefähr in der Mitte der Larve, je zwei Zellen auf (*V*), welche noch größer und heller als die vorher genannten Zellen sind, aber sonst sich von ihnen vorläufig nur in einigen unwesentlichen Punkten unterscheiden. Beim Überblicken der abgebildeten Stadien ist sofort zu ersehen, dass bereits so frühzeitig die Anlage des präoralen Wimperkranzes (Velum) vorhanden ist. Wenn den Velarzellen auch noch die Wimpern fehlen, so verrathen sie durch ihre Lage ihre künftige Bestimmung. Ihre Kerne sind gegenüber denen der übrigen Zellen intensiv hell und groß. Es ist nicht richtig, wenn man behaupten wollte, dass auf diesem jungen Stadium das werdende Velum vollständig äquatorial gelegen sei, denn betrachtet man das Verhältnis seiner Lage zur Längsachse des Keimes, so ist es augenscheinlich, dass die rechts gelegenen beiden großen Zellen etwas tiefer liegen als ihre linken Schwestern. Wie sich aus der späteren Entwicklung ergibt, ist die genannte rechte Seite gleich der Dorsalfläche unseres Embryos, während links später ventral wird. Das ganze Velarfeld liegt demnach nicht äquatorial, sondern, schon seine spätere Wanderung andeutend, etwas dorsal. Im Gegensatz zu den feingranulirten, vacuolenreichen Zellen des präoralen Abschnittes und des Velums sind diejenigen der unteren Partie protoplasmareicher. Sie sind ferner nicht ganz so hoch, vielmehr ist die Epithelschicht aus kubischen Zellen zusammengesetzt. Dieselben schließen eng an einander und bilden schon eine ganz gute Epithelschicht, nur auf der rechten Seite, der späteren Ventralfläche, zeigt das Ektoderm keine geradlinige Begrenzung, vielmehr springen einzelne Zellen, auf unserem Stadium nur eine, etwas in die Furchungshöhle vor (Fig. 7).

Wir werden uns mit dieser ventralen Ektodermwand noch näher zu beschäftigen haben, da aus ihr das mittlere Blatt seinen Ursprung nimmt. Bevor wir jedoch auf die Mesodermbildung näher eingehen, müssen wir noch einen kurzen Blick auf die Beschaffenheit des inneren Blattes des Embryos (Fig. 7) werfen. Das Entoderm liegt, da eine Öffnung nach außen nicht mehr vorhanden ist, als geschlossener Sack in der Furchungshöhle, diese nahezu ausfüllend.

Das Blastocoel hat sich nicht stark erweitert, sondern ist, wie in der Gastrula, spaltförmig. Die Zellen der beiden Blätter nähern sich einander an manchen Stellen sehr, jedoch hat eine direkte, innige Berührung derselben nur an der Verschlussstelle des Blastoporus statt (*blp*). Vorläufig unterscheiden sich die Entodermzellen nicht bedeutend von den Ektodermzellen.

Ich habe vorstehend kurz die Charakteristik eines für die Mesodermbildung wichtigen Stadiums geben wollen, möchte jedoch weiterhin auf die beigegebene Figur 7 verweisen. Ich habe mich bemüht, die soeben beschriebenen Zellverhältnisse so getreu wie möglich wiederzugeben.

Ich möchte nun die Aufmerksamkeit des Lesers speciell auf das Verhalten des äußeren Blattes lenken. Während dasselbe beinahe auf allen Seiten ein gut geordnetes Epithel aufweist, macht eine Stelle auf der Ventralfläche, und zwar dicht unter dem Velum, davon eine Ausnahme. An diesem Orte springen die Zellen kuppenartig abgerundet in die Furchungshöhle vor, und es macht ganz den Eindruck, als seien sie im Begriff, ihren Platz im Epithel zu verlassen und auszuwandern. So verhält es sich nun thatsächlich. Die zu betrachtende Zelle (*ms* Fig. 7) hat die umliegenden, sie begrenzenden Zellen zur Seite gedrückt, so dass es aussieht, als ob sie sich zum Heraustreten Platz machen wollte. Ihre Protoplasmamasse ist bereits über den Epithelrand vorgequollen, und sofort haben die Nachbarzellen die durch das nach oben rückende Plasma gebildete Lücke ausgefüllt, so dass das noch im Ektoderm steckende Ende der Zelle entweder spitz zuläuft oder flaschenförmig ausgezogen erscheint. Wie wir auf den folgenden Abbildungen sehen, wird die Zelle nun immer mehr herausgeschoben. Die noch im Epithel steckende Spitze wird immer kürzer, und schließlich liegt die Zelle in der Furchungshöhle, so dass wir ein Recht haben, sie als »Mesodermzelle« zu bezeichnen. So wäre auf dem allereinfachsten und natürlichsten Wege aus einer Ektodermzelle eine Mesodermzelle geworden. Diese werdende Mesodermzelle auf Fig. 7 unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen Ektodermzellen. Sie hat dieselbe Größe und Farbe und die Struktur ihres Inneren gleicht durchaus der anderer Zellen des äußeren Blattes. Gewöhnlich sind die Mesodermelemente etwas heller als die übrigen Zellen des Embryos, was jedoch bei *Paludina* nicht der Fall ist, sondern die Ektodermzelle tritt als Ektodermelement aus und behält als Mesodermzelle noch längere Zeit (ich spreche hier von den jüngsten

Stadien) ihr Aussehen und sogar ihre Gestalt, obgleich das Plasma bald seine bestimmte Form aufgiebt, Fortsätze ausschickt, und die Zelle zu wandern beginnt. Wie die nachfolgenden Stadien sicher beweisen, kann kein Zweifel darüber sein, dass wir es hier mit dem Ursprung des Mesoderms zu thun haben. Es geschieht oft, dass die eine oder die andere der noch undifferenzirten anderen Zellen etwas in die Furchungshöhle vorspringt, aber wir können nach ihrer ganzen Gestalt und Lage sofort verneinen, dass sie in irgend einer Beziehung zur Mesodermbildung steht. Ihr festes Anschließen an die benachbarten Zellen, ihre unten und oben gleiche Breite und ihre eckige Gestalt zeugen dafür, dass nur ihre Größe sie so weit über die anderen hervorragen lässt, und sie nicht die Neigung besitzt auszuwandern. Ganz anders die besprochene Zelle. Sie zeigt ganz die typischen Eigenschaften einer auswandernden Zelle.

Ich möchte hier gleich hervorheben, dass ich natürlich bemüht gewesen bin, dieses Stadium auf die Möglichkeit einer anderen Mesodermbildung zu untersuchen, denn ich habe mich zuerst gestraußt, diese Zellen für das anzuerkennen, wofür ich sie nach ihrer Lage und weiteren Differenzirung doch halten muss, nämlich für Mesodermzellen. Die weiteren Stadien beweisen jedoch überzeugend, dass wir es hier thatsächlich mit dem Mesoderm zu thun haben, und dass der Ursprung desselben demnach ektodermal ist.

Obwohl ich die Richtigkeit meiner Behauptung durch meine Schnitte für völlig bewiesen erachte, möchte ich doch kurz die Möglichkeit eines anderen Ursprungs ins Auge fassen.

Bei nahe verwandten Formen, z. B. *Bythinia*, sollen Urmesodermzellen vorkommen. Sie sind auch so oft bei Gastropoden gefunden worden, dass an ihrem thatsächlichen Vorhandensein nicht gezweifelt werden kann. Bei *Paludina* kommen sie aber sicher nicht vor. So wenig in der Gastrula Urmesodermzellen vorhanden waren, so wenig findet man sie jetzt. Der ganze Embryo wurde jedes Mal in eine lückenlose Schnittserie zerlegt, aber nie traten Zellen zu Tage, ob in oder außer Epithelverbände, die sich durch ihre Größe und Struktur auffallend ausgezeichnet hätten. War die Möglichkeit, dass Urmesodermzellen vorhanden seien, bereits in der Gastrula sehr schwach, so verschwindet sie vollständig mit der Differenzirung der Ektodermzellen zu Mesodermelementen.

Aber auch die Möglichkeit, dass das Mesoderm durch Auswanderung von Entodermzellen entstehen könnte, kann nicht angenommen

werden, denn nichts deutet im Verlauf der Entwicklung darauf hin, was einer solchen Vermuthung etwas Boden geben könnte. Das Entoderm bildet zu jeder Zeit eine zusammenhängende Zellschicht, die an keiner Stelle Veränderungen, wie ich sie für das Ektoderm beschrieben habe, aufweist. Das Mesoderm ist aber auf diesem Stadium in Gestalt weniger Zellen vorhanden, es muss also doch irgendwo entstanden sein. In der Gastrula fand es sich noch nicht, wie die Schnitte bewiesen; Urmesodermzellen sind bestimmt nicht vorhanden, und eben so kommt es nicht aus dem Entoderm, folglich kann es nur aus dem Ektoderm stammen, und das ist auch in der That, wie wir gesehen haben, der Fall.

V. ERLANGER (6) beschrieb neuerdings einen sehr abweichenden Verlauf der Mesodermbildung. Nach ihm soll sich bei *Paludina* auf einem Stadium, welches kurz nach der vollendeten Gastrula entsteht, aus der ventralen Darmwand ein zweitheiliger Cölomsack ausstülpfen. Derselbe schnürt sich später ab, und durch seine allmähliche Auflösung wird das typische Mesenchym gebildet. Dieses Resultat seiner Beobachtung schien geeignet, wenn es zutreffend wäre, einen wichtigen Beitrag zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken zu anderen Gruppen zu liefern. Leider scheint *Paludina*, was diese Verhältnisse betrifft, nicht die geeignete Form für eine derartige Untersuchung zu sein, wie aus meiner Beobachtung, die sich speciell mit der Mesodermbildung der *Paludina* befasst und die im vollständigen Gegensatz zu der von V. ERLANGER gegebenen Auffassung steht, hervorgeht. Es liegt mir durchaus fern, die Verdienste, die sich der Verfasser in verschiedenen anderen Beziehungen durch seine Arbeit erworben hat, zu schmälern. Es kann aber auch keinem Zweifel unterliegen, dass meine Resultate über die frühe Entwicklung, deren Richtigkeit an Schnittserien vielfach genau kontrollirt wurde, in keiner Weise mit denen V. ERLANGER's vereinbar sind. Bedauerlich ist es, dass seine Abbildungen etwas schematisirt sind, wodurch ein Vergleich unserer gegenseitigen Auffassungen sehr erschwert wird. Ich besitze durchaus keine Abneigung gegen Schemata, nur sollte man sie am rechten Ort verwenden; handelt es sich jedoch um einen so wichtigen morphologischen und histologischen Differenzirungsvorgang, wie in unserem Falle, so kann ich nicht umhin, naturgetreue, nicht schematisirte Abbildungen, und wenn möglich, Schnitte direkt zu fordern, wenn das Ergebnis, welches im vorliegenden Falle so stark von früheren Resultaten abweicht, überzeugend sein soll. Ein Cölomsack, wie ihn V. ERLANGER beschreibt,

ist bei *Paludina* nicht vorhanden. Die Entstehung des Mesoderms aus dem äußeren Keimblatt wurde von mir Schritt für Schritt verfolgt und augenscheinlich fehlt mir kein wichtiges Stadium.

Wir haben kurz einige Möglichkeiten, auf welche Art und Weise das mittlere Blatt bei *Paludina* entstehen könnte, besprochen. Obgleich bereits der ektodermale Ursprung als allein richtig hervorgehoben wurde, so war bis jetzt durch das Verhalten der Zelle *ms* (Fig. 7) nur die Möglichkeit dieses Ursprungs demonstriert, und es liegt mir jetzt ob, den Beweis zu führen.

Es wurde bereits der muthmaßliche Vorgang, wie wohl die Ektodermzelle aus dem Epithel austreten und in die Furchungshöhle hineinrücken könnte, angegeben. Der nächste Schnitt (Fig. 8) bestätigt unsere Vermuthung. Thatsächlich liegt hier eine Zelle beinahe vollständig in der Furchungshöhle und bildet eine Ergänzung zum vorhergegangenen, auf dem die auswandernde Zelle noch ziemlich tief im Ektoderm lag. Obgleich die vorerwähnte Zelle fast in der Höhlung liegt, also nahezu Mesodermzelle ist, scheint sie sehr anschaulich auf den Weg, den sie genommen hat, hinzuweisen. Sie zeigt durch ihre lappenförmigen Fortsätze bereits die Neigung auszuwandern. Ihr Kern erscheint ebenfalls gelappt, was man sonst bei den Kernen der Embryonalzellen von *Paludina* nicht findet, denn selbst diejenigen der Velarzellen sind rund, während sie z. B. bei *Bythinia* sehr oft gelappt erscheinen (RABL).

Auf dem in Fig. 9 abgebildeten Stadium liegt eine Mesodermzelle ganz in der Furchungshöhle, so dass auf den drei besprochenen Schnitten der Process der Einwanderung in seinen ersten Stadien veranschaulicht ist. Fig. 9 ist in der Entwicklung nicht weiter fortgeschritten als die beiden vorhergehenden Stadien. Die betreffende Mesodermzelle liegt dicht unter dem Velum, eingeklemmt zwischen zwei Zellen, von denen die untere eine gewöhnliche Ektoderm- und die andere eine Velarzelle ist. Dass die Zelle dort gerade ausgetreten ist, kann vermuthet werden, da dieselbe keinen Raum zum Wandern in der spaltförmigen Furchungshöhle besitzt. Daher liegen auch die meisten Mesodermelemente ungefähr in der Mitte der Ventralfläche und nicht in der Nähe des Blastoporus. Sie sind dort liegen geblieben, wo sie entstanden sind. Diese drei Stadien müssten schon nothwendigerweise den Schluss gestatten, dass die Mesodermzellen aus dem Ektoderm austreten, wenn nicht die nachfolgenden Embryonalstufen diesen Process völlig klar erkennen ließen.

Von besonderer Bedeutung ist der beschränkte Entstehungsort

der Zellen, und ich muss ausdrücklich hervorheben, dass immer nur die ventrale Seite des Embryos, unterhalb des Velums, Mesodermzellen austreten lässt.

Verfolgen wir den weiteren Verlauf der Zellauswanderung, so sehen wir auf dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 10) bereits eine größere Menge von Mesodermzellen in der Furchungshöhle, welche sich bereits etwas vergrößert hat. Der Embryo selbst ist ebenfalls größer geworden, sonst unterscheidet er sich nicht von dem vorhergehenden. Vielleicht treten die Velarzellen ein wenig stärker hervor, eine Bewimperung weisen sie jedoch noch nicht auf. Das Epithel der beiderseitigen Blätter zeigt eine glattere Oberfläche, indem die Zellen durch ihre Vermehrung etwas niedriger geworden sind, und ihr Zusammenhang ein festerer als auf den jüngeren Stadien ist. Mit dieser Abflachung der Zellen mag auch wohl die Vergrößerung der Furchungshöhle in einem gewissen Zusammenhange stehen. Im Gegensatz zu der Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen der übrigen Flächen, muss das Verhalten der Ventralwand um so schärfer ins Auge fallen. Sie zeigt das vorauszusehende Verhalten, indem einzelne ihrer Zellen sich in die Länge gestreckt haben und mehr oder weniger weit in die Furchungshöhle hineinragen. Dicht unter den Velarzellen ist das Epithel ein wenig nach innen eingebogen, so dass man, wenn das Stadium nicht so jung wäre, unwillkürlich vermuthen könnte, dass dieses die beginnende Ösophagealeinstülpung sein möchte. Diese Vermuthung ist aber haltlos, da, wie erwähnt, die Bildung des Mundes erst sehr spät (Fig. 16) auftritt. Vielmehr hängt diese Einbiegung sicherlich mit der Mesodermbildung zusammen. Die Zellen liegen hier in Folge intensiverer Theilungen so dicht gedrängt, dass sie nach irgend einer Seite hin ausbiegen müssen. Der ganze Auswanderungsprocess scheint auf eine hervorragend starke Theilung eines bestimmten Zellkomplexes zurückzuführen zu sein. Was die bereits in der Leibeshöhle liegenden Mesoderm-elemente anbetrifft, so ist ihre Zahl noch nicht bedeutend. Sie haben jedoch im Vergleich zu den früheren Stadien stark zugenommen. Ihre Hauptmasse bleibt in der Nähe des Bildungsherdess liegen, um von hier nach allen Seiten auszustrahlen. Die einzelne Zelle an sich hat nur die Form ihres Plasmakörpers verändert, der durch die Anpassung an die amöboide Beweglichkeit gelappt erscheint. Der Kern ist rundlicher geworden, im Gegensatz zu manchen Kernen der dicht an einander gedrängten Epithelzellen, die eine längliche Form haben.

Betrachtet man ein solches Stadium (Fig. 10) von der Ventralseite, so ist es bei genauer Einstellung möglich, einige der Mesodermzellen zu erkennen. Späterhin, wenn die Anzahl der Zellen größer geworden ist, kommt es zur Bildung einer ventralen Mesodermmasse, welche mit Mesodermstreifen große Ähnlichkeit hat, natürlich abgesehen davon, dass die Entstehung und Entwicklung der letzteren eine ganz verschiedene von derjenigen wirklicher Mesodermstreifen, die aus Urmesodermzellen entstehen, ist. Das Mesoderm ist eine einheitliche Masse und nicht zweitheilig, sondern die ventrale Mittellinie besitzt eine Verdickung, und nach den Seiten zu liegen die Zellen weniger nahe an einander, während bei den wirklichen Mesodermstreifen das Mesoderm aus zwei Theilen besteht, die in der Mitte mehr oder weniger getrennt sind. Wie mir wahrscheinlich ist, kann diese Trennung in manchen Fällen nicht genau nachgewiesen werden. v. ERLANGER (7) scheint bei *Bythinia* ein ähnliches Verhalten gefunden zu haben, da er erwähnt, dass er nur der »Bequemlichkeit halber« von zwei Mesodermstreifen spreche, thatsächlich wäre nur eine zusammenhängende Zellschicht zwischen den beiden Blättern an der Ventralseite zu finden.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 11 und 12) treten zum ersten Male Wimpern an den Velarzellen auf. Den anderen Ektodermzellen gegenüber sind sie jetzt scharf hervortretend. Während diese immer niedriger geworden sind, haben die Zellen des Velums ihre Größe und Gestalt nicht nur beibehalten, sondern haben durch Bildung größerer Vacuolen etc. ihr charakteristisches Aussehen verstärkt. Die Auswanderung der Ektodermzellen ist im steten Steigen begriffen. Die austretenden Zellen wölben sich, wie die beiden Schnitte zeigen, nach der Furchungshöhle kuppenartig vor, und der ganze Zellkörper streckt sich mehr in die Länge. Weiterhin spitzen sich die noch im Epithelverbande steckenden Enden zu und die Zellen gewinnen ein flaschenförmiges Aussehen. Der kolbig verdickte Theil ragt weit in die Furchungshöhle hinein, so dass er oft die gegenüber liegende Urdarmwand berührt. Der dünne Hals ist noch von den Epithelzellen begrenzt, jedoch so fest zusammengepresst, dass er dünner und dünner wird, sich allmählich löst, und die betreffende Zelle nun nicht mehr die Peripherie der Epithelfläche berührt, sondern zwischen den benachbarten Zellen etwas eingeklemmt liegt. Bald darauf ist sie eingewandert und Mesodermzelle geworden. Ihre Schwestern folgen nach, und man kann mitunter auf einem einzigen Schnitte (Fig. 12) alle Stadien, die die

Zelle im Verlauf ihrer Auswanderung annehmen muss, beobachten, so dass gar kein Zweifel darüber aufkommen kann, dass wir hier thatsächlich eine ektodermale Mesodermbildung vor uns haben. Es ist auch nicht möglich, den Einwand zu machen, dass eine schiefe Schnittrichtung die Zellen weiter als wie gewöhnlich in die Furchungshöhle hineinspringen lasse, denn erstens sind alle Stadien genau orientirt, und die Schnitte so viel wie möglich der Mitte entnommen; und zweitens, warum sollte immer nur diese Stelle der Ventralwand die beschriebenen Bilder zeigen, warum nicht einmal die präorale oder die Dorsalfäche? Diese weisen aber immer eine geordnete Lage ihrer Zellen auf. Übrigens spricht auch die ganze Gestalt und das fernere Verhalten der Zellen zu schlagend für die Auswanderung, um Zweifel dagegen aufkommen zu lassen.

Auf dem folgenden Stadium (Fig. 13 und 14) erreicht die Auswanderung ihren Höhepunkt, um dann allmählich, wie sie gestiegen, zurückzugehen. Die ventrale Wand liefert uns dieses Mal aber auch den allerevidentesten Beweis für die Herkunft der Mesodermzellen. Die Auswanderung hat ihre größte Höhe erreicht, indem auf der ganzen Fläche eine andauernde Produktion von Mesodermelementen stattfindet. Nicht nur der mittlere Theil ist jetzt der Entstehungsort, sondern die ganze Fläche vom Velum bis zum After wird in Mitleidenschaft gezogen. Indessen ist in so fern immer noch eine gewisse Specialisirung bemerkbar, als die Zahl der austretenden Zellen in dem oberen Theile eine größere als in der unteren Partie des Embryos ist. Die herausrückenden Zellen schieben die bereits in der Furchungshöhle liegenden allmählich immer weiter in dieselbe hinein, und so kommt eine mehr gleichmäßige Lagerung in eine Schicht zu Stande, die auf das Bestreben der Zellen, den Raum zwischen den beiden Blättern auszufüllen, zurückzuführen ist. Die Form der Zellen selbst ist besonders bemerkenswerth. Durch einen langgezogenen Protoplasmafortsatz, dessen Spitze noch ein wenig im Ektoderm liegt oder nach einer Lücke desselben hinweist, deuten dieselben den Ort ihres Ursprunges an.

Wir wissen, dass sich der Blastoporus beim Beginn der Mesodermbildung geschlossen hatte, und dass dieser Schluss auch in den nächstfolgenden Stadien noch andauerte. Kurz vor dem zuletzt beschriebenen Stadium ist jedoch die Kommunikation des Urdarmes mit der Außenwelt wieder hergestellt, und die durch eine geringe Ektodermeinsenkung gebildete Öffnung, ungefähr an der Verschlussstelle des Blastoporus gelegen, muss, wie aus ihrem späteren Verhalten

hervorgeht, als After bezeichnet werden. Dass der After bereits so frühzeitig durchbricht, kann auf die Nothwendigkeit der Nahrungszufuhr zurückgeführt werden, denn bekanntlich bekommt der Embryo statt Dotter eine beträchtliche Menge Eiweiß mit. Um dieses Eiweiß jedoch aufnehmen zu können, muss eine Öffnung vorhanden sein. Es würde sicher für den Embryo nicht besonders günstig sein, wenn längere Zeit ein geschlossener Urdarm bei ihm vorhanden wäre und damit die Nahrungszufuhr unterbrochen sein würde.

Nicht nur der After ist auf diesem Stadium durchgebrochen, es haben auch sonstige Veränderungen hauptsächlich in der ganzen Gestalt des Embryos stattgefunden. War er vorher länglich und im Verhältnis schmal, so ist jetzt eine Verbreiterung des Körpers eingetreten, verbunden mit einer Abflachung an beiden Polen. Die ganze obere Hälfte ist so stark abgeplattet, dass das Velarfeld fast eine ebene Fläche darstellt, und seine Zellen in einer Ebene mit den großen Zellen des Wimperkranzes liegen. Die Velarzellen selbst haben die Größe und das Aussehen der gewöhnlichen Ektodermzellen bekommen. Die Zellen des zweireihigen Wimperkranzes zeigen keine weitere Differenzirung und unterscheiden sich nicht von den vorhergehenden Stadien. Die Ektodermzellen der Dorsalseite sind um etwas höher geworden, und kennt man die nachfolgenden Stadien, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass hier die erste Anlage der Schalendrüse auftritt. Das Velum liegt nahezu äquatorial, mehr als die zum Velum werdenden Zellen der jüngeren Stadien.

Bemerkenswerth ist die histologische Beschaffenheit des Urdarmes. Bereits auf einer derartig frühen Entwicklungsstufe hat sich seine ventrale Wand von der dorsalen differenzirt. Die Zellen derselben haben eine blasige Form angenommen, und ihre Zellgrenzen sind unregelmäßig geworden. Große Vacuolen treten in ihnen auf und drängen die Kerne dicht an die Zellwandungen. Diese blasigen, durch ihren Vacuolenreichthum ausgezeichneten und der Nahrungsaufnahme obliegenden Zellen des Urdarmes lassen uns durch ihre Lagerung erkennen, dass nur die ventrale und obere Partie des Darmes hauptsächlich die Funktion der Nahrungsaufnahme besitzt. An der ganzen Dorsalseite finden wir festgefügtetes Cylinderepithel, welches keine Differenzirung aufweist. Aus dieser ventralen Wand geht späterhin die Leber hervor, deren Anlage bereits die Zellen unseres Stadiums kund geben. Große Deutolecithmengen in Form kleiner Kügelchen sind von ihnen aufgenommen worden und bedingen ihr typisches Aussehen.

Wir werden diese vorläufig noch nicht scharf ins Auge fallende Struktur der Urdarmzellen auf späteren Stadien stark hervortreten sehen. Sie beziehen ihren Eiweißgehalt aus dem immer vollständig mit Eiweiß angefüllten Urdarm. Da eine Mundöffnung noch nicht existiert, so wird das Eiweiß durch den After aufgenommen, so dass derselbe, wie schon oben bemerkt wurde, bei unserer Form einige Zeit hindurch als Mund fungiert.

Mit dem eben beschriebenen Stadium hatte die Zellauswanderung aus dem Ektoderm ihre höchste Entfaltung gewonnen und durch diese Massenauswanderung ist der Mutterboden für weitere Bildung von Mesodermzellen gegeben. Man trifft jetzt eine Menge Theilungsstadien, die früher sehr selten waren, an. Auf den folgenden Stadien werden wohl noch einige Ektodermzellen aus dem Epithel in die Furchungshöhle entlassen, aber der eigentliche Bildungsprocess ist vorüber. Auf dem Schnitt, welcher in Fig. 15 abgebildet ist, zeigen auch die Zellen des ventralen Ektoderms einen glatten Kontour. Das Äußere dieses Embryos unterscheidet sich nicht bedeutend von dem vorhergegangenen. Der Wimperkranz liegt nahezu äquatorial und springt als zweireihiger Zellwall scharf aus dem Ektoderm hervor. Der Embryo ist wohl ungefähr mit der von BÜTSCHLI gegebenen Abbildung der Fig. 5 seiner Taf. XV zu vergleichen. Die Mesodermmasse hat sich durch Theilungen ihrer Zellen vergrößert und umfasst in ihrer Ausdehnung ventral und seitlich den Urdarm. Die Zellen liegen, dicht zusammengedrängt, am dichtesten in der ventralen Mittellinie, während die Seiten ein lockeres Gefüge aufweisen und bereits einige ihrer Zellen sich abgetrennt haben, um ihre Wanderung nach den Theilen der Furchungshöhle zu beginnen, welche bislang noch keine Mesodermelemente besaßen, wie der obere und dorsale Abschnitt der Höhlung. Wir sind geneigt, diese Stufe der Mesodermbildung mit den fertigen Mesodermstreifen der Formen mit Urmesodermzellen zu vergleichen. Beiderseits kommt es zur Entstehung einer ventralen Mesodermsschicht, wenn auch auf ganz verschiedenem Wege. Bei *Paludina* wird sie durch allmähliche Auswanderung von Ektodermzellen gebildet, die an der Verschlussstelle des Blastoporus ihren Ursprung nehmen, während es bei den anderen Formen zur Bildung einer großen Zelle, der Urmesodermzelle, kommt, die durch fortwährende Theilungen ebenfalls den Grund für das gesammte Mesoderm liefert. Wie diese beiden Formen der Mesodermbildung verglichen und in Einklang mit einander

zu setzen sind, wird späterhin gezeigt werden. Vorerst genügt es, die Thatsachen festgestellt zu haben.

Wir sind in unserer Betrachtung bis zur ausgebildeten, ventralen Mesodermsschicht gekommen und wollen nun ihre Weiterentwicklung verfolgen. Der Embryo unserer Fig. 15 befindet sich bereits in dem Trochophorastadium. Ist dasselbe jedoch erst erreicht, so hat das Mesoderm eine weitgehende Differenzirung erlitten: es hat sich vollständig aufgelöst und sich in der Furchungshöhle als Mesenchym vertheilt, ohne dass es zunächst zur Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre. Eine Spaltung ist in dem Mesoderm im ganzen Verlauf der Entwicklung nicht aufgetreten, so dass ein Cölóm bisher nicht existirt. Ich hebe diese Thatsache vorläufig kurz hervor, da somit zwischen meiner Auffassung und der v. ERLANGER's ein Gegensatz besteht.

Diesen weiteren Fortschritt in der Ausbildung des mittleren Blattes wird man auf dem folgenden Stadium (Fig. 16) erkennen. Durch die Differenzirung von drei, für die Molluskenlarve sehr charakteristischen Organen, des Fußes, der Schalendrüse und des Velums, ist der Keim in eine weitere Larvenperiode eingetreten. Der Fuß ist als eine geringe Hervorwölbung der Ventralwand zu erkennen; seine Wandung besitzt eine schwache Verdickung. Über ihm und dicht unterhalb des Velums hat sich eine kleine Einsenkung des Ektoderms gebildet, wodurch das erste Auftreten des Schlundes dokumentirt wird. Auch an dem Epithel dieser Stelle kann man eine Erhöhung wahrnehmen. Eine auffallende Verdickung besitzt jedoch die dorsale Ektodermpartie, an der eine ähnliche, kleine Einsenkung entstanden ist wie an der Ventralseite. Diese Einstülpung ist die junge Schalendrüse, deren Längsausbreitung sich vom Velum bis zur Afteröffnung erstreckt. Das Velum hat sich durch die Bildung des Fußes und der Schalendrüse etwas nach dorsal verschoben und mit ihm der After, der ebenfalls eine geringe dorsale Verschiebung erlitten hat, wie schon BÜTSCHLI in seiner Publikation hervorhob. Nothwendigerweise muss sich der Urdarm allen diesen Verhältnissen anpassen. Er hat bereits durch das verdickte Epithel der Schalendrüse eine Abflachung seiner dorsalen Wand erfahren, die bei stärkerer Ausbildung der Drüse zur Einstülpung in das Darmlumen führt (Fig. 17). Die Vacuolenbildung und Eiweißaufnahme der Ventralwand hat sich vergrößert. Das Mesoderm hat sich, wie bereits hervorgehoben wurde, aufgelöst und seine Zellen liegen in ihrer typischen, spindelförmigen Gestalt regellos in der ursprünglichen Furchungshöhle zerstreut.

Das nächste Stadium bringt die eben beschriebenen Verhältnisse in verstärktem Maße zum Ausdruck (Fig. 17). Der hintere Abschnitt der Trochophora wächst von jetzt ab beträchtlich. Die Hervorwölbung des Fußes nimmt zu; die Schalendrüse vertieft sich und scheidet den bereits in BÜTSCHLI'S Arbeit beschriebenen Conchyolinpfropf aus; das Velum rückt immer mehr dorsal und besitzt nicht ganz mehr jene Ausdehnung der jüngeren Stadien. Die Schlundeinstülpung wird schließlich durch diese Wanderungen und Differenzirungen mehr und mehr an das Vorderende des Embryos verschoben. In den nächsten Stadien beginnt auch im Bereich des Mesoderms die Anlage der Organe, so dass wir mit der weiteren Ausbildung der Trochophoralarve einen Abschnitt in der Entwicklung des mittleren Blattes unterscheiden können.

Fassen wir noch einmal kurz unsere Resultate über die Mesodermentstehung zusammen, so ergeben sie folgende Sätze:

1) Kurz nach der Ausbildung der Gastrula erfolgt die Bildung des mittleren Blattes durch Auswanderung von Ektodermzellen.

2) Die Auswanderung findet an einer beschränkten Stelle der ventralen Wand statt, welche der Verschlussstelle des Blastoporus entspricht.

3) Ihre Dauer umfasst ungefähr die Zeit, in der die Verengerung und der Schluss des Blastoporus vor sich geht.

4) Es kommt zur Ausbildung einer ventralen Mesoderm-schicht, welche die ganze Ventralseite einnimmt und zu beiden Seiten den Darm umfasst.

5) Dieses einheitliche Mesoderm löst sich im Verlauf der Entwicklung auf, so dass im Trochophorastadium die Mesodermelemente regellos zerstreut in der Furchungshöhle liegen, ohne dass es je zur vorübergehenden Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre.

IV. Differenzirung des Mesoderms bis zur Anlage des Perikards.

Wir haben vorstehend die Entstehung und Fortbildung des Mesoderms verfolgt und gesehen, dass sich im Laufe der Umbildung der Gastrula in einen bewimperten Embryo eine ventral gelegene Mesoderm-masse gebildet hatte, die den sog. »Mesodermstreifen« anderer Gastropoden ähnelte (Fig. 15, Taf. XXV). Dieses gedrängte Aneinander-liegen der Mesodermzellen währt jedoch nicht lange, denn schon bei

der Bildung des Zellenkomplexes sahen wir bereits einzelne Zellen sich von ihm ablösen und weiter in die primäre Leibeshöhle hineinrücken. Die frühzeitige Auflösung in das typische Molluskenmesenchym ist ebenfalls kurz erwähnt worden (Fig. 16 und 17, Taf. XXVI).

Während des Trochophorastadiums ist keine Spur mehr von einer kompakten Mesodermsschicht vorhanden, sie hat sich aufgelöst und ihre einzelnen Zellen liegen als Mesenchym in der primären Leibeshöhle zerstreut. Ich habe auf keinem Stadium einen Vorgang bemerkt, der einer Spaltung der Zellschicht gleich käme und die so entstandenen Hohlräume ein Cölom darstellen würden. Auch nicht der kleinste Rest persistirt, sondern sie wird ganz und gar zu typischem Mesenchym.

In Verbindung mit der Schilderung dieses Processes haben wir auch die Umbildungen in der äußeren Gestalt und sonstigen Differenzirung des Embryos berücksichtigt, womit wir im vorigen Abschnitt abgeschlossen haben.

Wir wollen noch mit wenigen Worten auf die nächstfolgende Differenzirung des Mesoderms in das Perikard zu sprechen kommen. Die Untersuchungen, welche über diesen Punkt angestellt wurden, haben mich zu dem gleichen Resultat geführt wie v. ERLANGER, so dass ich die Beobachtungen desselben bis auf eine Abweichung bestätigen kann. Die nachfolgenden Angaben sind daher wegen der Übereinstimmung nur kurz gegeben worden. v. ERLANGER lässt das Perikard am Hinterende zu beiden Seiten des Enddarmes entstehen. Etwas ventral liegen zwei Mesodermanhäufungen, in denen jederseits ein Lumen zu bemerken ist. Aus ihnen geht im Laufe der Entwicklung der Herzbeutel hervor. Derselbe entsteht also paarig, wesshalb die Vermuthung seiner Entstehung aus einer paarigen Anlage (Mesodermstreifen) gewiss nahe liegt und gewiss entspricht er auch so dem Cölom.

Ich habe schon erwähnt, dass ich die paarige Anlage des Herzbeutels ebenfalls angetroffen habe. Ich weiche jedoch bezüglich ihrer Entstehung von der Darstellung v. ERLANGER's ab. Letzterer glaubt die beiden Bläschen als Rest seines beschriebenen Cöloms ansehen zu müssen und lässt bereits bei ihrer Entstehung einen Hohlraum in ihnen vorhanden sein.

Nach meiner Auffassung löst sich die Mesodermsschicht auch im hinteren Theil des Embryos vollständig auf, wie ich ausdrücklich bemerken muss, obwohl ich aus theoretischen Rücksichten v. ERLANGER's Auffassung gern beipflichten möchte. Die Abbildung Fig. 17

stellt einen sagittalen Längsschnitt eines späteren Trochophorastadiums vor. Das Velum ist dorsal gerückt; das Stomodaeum beginnt sich einzustülpen, und die Schalendrüse ist tief eingesenkt. Die Furchungshöhle hat sich etwas vergrößert, und die in ihm zerstreut liegenden Mesenchymzellen weisen an allen Stellen eine gleichmäßige Vertheilung auf. Weder an Quer- noch an Längsschnitten konnte eine Anhäufung von Mesodermelementen konstatirt werden. Fig. 18 stellt dasselbe Stadium im Frontalschnitt dar.

Die folgenden Schnitte (Fig. 19—23) führen uns den Process der Perikardbildung vor Augen. Es sind zumeist Querschnitte durch den hinteren Theil der Embryonen abgebildet worden, da Längsschnitte nicht so instruktiv die paarige Entstehung des Herzbeutels zeigen. Es ist in diesen letzteren Zeichnungen weniger Gewicht auf die genauere Wiedergabe der Struktur des inneren und äußeren Blattes gelegt worden, so dass nur ihre Umrisse mit der Camera gezeichnet worden sind. Die Verhältnisse des mittleren Blattes erfuhren jedoch keine Schematisirung.

Ich hatte erwähnt, dass auf dem Stadium Fig. 17 noch keine Differenzirung des Mesoderms zu bemerken war. Fertigen wir jedoch durch einen etwas älteren Embryo einen Querschnitt an, so ergiebt er das in Fig. 19 dargestellte Bild. Der Fuß ist etwas stärker hervorgetreten; die Schalendrüse hat ihre bisherige Gestalt bewahrt. In der Leibeshöhle bemerken wir an der Ventralseite zwei Anhäufungen von Mesodermzellen (*P* und *P'*). Sie liegen dem Ektoderm dicht an, während ihr Abstand vom inneren Blatt ein größerer ist. Der Ansicht v. ERLANGER's entgegen besitzen sie noch keinen Hohlraum, sondern stellen solide Zellhaufen vor, deren Zellen dicht gedrängt zusammenliegen.

Erst auf dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 20) tritt in den beiden Zellkomplexen ein Hohlraum (*P* und *P'*) auf. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese beiden Lumina der sekundären Leibeshöhle entsprechen, jedoch muss darauf hingewiesen werden, dass sie erst sekundär in den beschriebenen Mesodermanhäufungen entstehen, so dass die Vorgänge der Cölobildung bei *Paludina* stark verwischt erscheinen. Es kommt im ganzen Verlauf der Entwicklung nie zur Bildung eines thatsächlichen Cöloms, sondern nur die paarige Entstehung der Perikardialbläschen scheint als Rest desselben aufgefasst werden zu müssen.

Ähnliche Verhältnisse weisen nach ZIEGLER die Lamellibranchiaten auf. Bei *Cyclas* (33) bilden sich in der Trochophora auf

beiden Seiten des Darmes solide Haufen von Mesodermzellen. Ein Cölom ist zunächst nicht vorhanden. In den Anhäufungen bildet sich am vorderen Ende je ein Hohlraum und durch Zusammenrücken beider Bläschen entsteht das Perikardium.

Derselbe Process geht auch an den in Rede stehenden Zellkomplexen unserer Form vor sich. Die beiden Bläschen vergrößern sich mehr und mehr und rücken allmählich ganz nahe an einander, so dass es den Anschein gewinnt, als hätten wir ein Perikardium vor uns, welches durch ein Septum in zwei Theile getrennt sei. Dieses Septum besteht aber thatsächlich aus zwei Lamellen, welche durch enges Aneinanderlegen zu einer Wand verschmolzen sind. Das Lumen des rechtsseitigen Zellkomplexes (P') ist etwas größer als das des linken (Fig. 21). Der Längsschnitt durch den Embryo der Fig. 22 steht mit dem soeben beschriebenen Querschnitt auf gleicher Entwicklungsstufe.

Die Entwicklung der einzelnen Organe ist schon weit vorgeschritten (Fig. 22). Der Fuß tritt deutlicher hervor und der After ist stark ventralwärts verlagert. Das dorsale Ektodermepithel hat sich im Bereich der zurückgebildeten Schalendrüse stark verdünnt und ein dünnes Schalenhäutchen ist aufgetreten. Die lange ektodermale Schlundeinstülpung hat sich mit dem Darne in Verbindung gesetzt. Die Leber als Ausstülpung der ventralen Darmwand ist in zwei Schläuchen angelegt. Nicht viel später (Fig. 23) beginnt das Septum sich von hinten nach vorn aufzulösen, wodurch das doppelte Perikard ein einheitlicher Hohlraum wird. Das Herz geht aus einer Einfaltung der Perikardialwand hervor.

So weit habe ich die Differenzirung des Mesoderms verfolgt und habe gefunden, dass die Angaben v. ERLANGER's sich diesbezüglich in ihren wichtigsten Befunden mit den meinigen decken.

V. Kurze chronologische Übersicht der verschiedenen Darstellungen über die Bildung des Mesoderms bei den Gastropoden.

Obwohl in den neueren Arbeiten über Molluskenentwicklung die Mesodermfrage von verschiedenen Seiten beleuchtet worden ist, in Folge des Interesses, welches dieser Gegenstand in der letzten Zeit bei den Beobachtern wachgerufen hat, so sehe ich mich doch zum besseren Verständnis der vorliegenden Arbeit genöthigt, ebenfalls eine kurze, historische und vergleichende Übersicht zu geben.

Der Umstand, dass die Technik in älterer Zeit noch nicht genügend ausgebildet war, um die Forscher bei ihren Arbeiten ausreichend zu unterstützen, war es wohl hauptsächlich, der die geringe Beachtung bedingt, welche in der zuerst zu berücksichtigenden, äußerst genauen Arbeit von LEYDIG (17) über

Paludina vivipara im Jahre 1850 dem Mesoderm geschenkt worden ist. Auch mag die untergeordnete Bedeutung, welche man in jener Zeit auf das mittlere Blatt legte, dazu beigetragen haben, dass LEYDIG dasselbe erst in ziemlich späten Stadien im Fuß und Mantel des Embryos als helle, verästelte Zellen, welche die Leibeshöhle durchspannen, beschreibt.

Auch bei *Calyptraea sinensis* bemerkt SALENSKY (28), welcher diese Form untersuchte, erst auf einem ziemlich späten Stadium das Auftreten des Mesoderms. Der betreffende mit Wimpern bedeckte Embryo hatte bereits die Anlage der Kopfblase, des Wimpersegels und des Fußes, als der Verfasser zwischen dem oberen und unteren Keimblatt das Vorhandensein einer Zellschicht konstatiren konnte, welche im Bau und Farbe sowohl vom Ektoderm wie Entoderm abwich. Die Zellen derselben waren oval, sehr abgeplattet und besaßen ein feinkörniges, dunkles Protoplasma. Die Abstammung dieses, wie sich später ergab, mittleren Blattes konnte SALENSKY nicht feststellen; er vermuthete jedoch, dass dasselbe der Lage nach aus dem Ektoderm hervorgegangen sein könnte. Dieses Mesoderm erschien zuerst nur an der Bauchseite, später ging es auch auf die Rückenseite des Embryos über. Die Zellen behielten nur kurze Zeit ihre primitive, abgeplattete Gestalt. Sie dehnten sich allmählich der Länge nach aus und ließen aus sich hauptsächlich die Muskeln des Fußes und der Kopfblase, sowie später auch das Herz entstehen.

Gleichzeitig mit *Calyptraea* untersuchte SALENSKY (28) auch die Entwicklung von *Trochus*. Jedoch auch hier erwähnt der Verfasser das Mesoderm ziemlich spät. Nachdem Schale, Vorderdarm und Fuß angelegt sind, beschreibt SALENSKY in dem letzteren, sowie im vorderen Körpertheile des Embryos eine Zellenlage, zwischen Ektoderm und Entoderm liegend, welche er für das Mesoderm hält. Durch das feinkörnige Protoplasma seiner Zellen soll es sehr gut zu erkennen sein.

Wenige Angaben über das Mesoderm und seine Entstehung macht GANIN (11) in seiner Arbeit über die Entwicklungsvorgänge einiger Pulmonaten. Er bemerkte an der Bauchseite der Embryonen, welche schon mit Segel, Mundeinstülpung etc. versehen waren, eine Verdickung, welche sich nach seiner Meinung aus dem äußeren und mittleren Keimblatt zusammensetzte. Vor dem Auftreten dieser Verdickung jedoch konnte er das Mesoderm in Form einiger runder Zellen in der Leibeshöhle liegen sehen. Nach GANIN's Angaben wie auch der Lagerung nach wird wohl die Verdickung den Mesodermstreifen entsprochen haben.

RAY-LANKESTER (19) giebt in seiner Arbeit über die Blastoporusfrage bei *Paludina* auch keine bemerkenswerthen Angaben über den uns interessirenden Punkt. Er bemerkte bei einem, mit schon nach dorsal gerückten Velum versehenen Embryo dehnbare und abgesonderte Körperchen in der primären Leibeshöhle als Mesoderm liegen und vermuthete, dass dasselbe wohl theils vom Ektoderm, theils vom Entoderm entspringen möchte.

Bedeutend klarer und bestimmter spricht sich schon RABL (24) über das Mesoderm bei *Limnaeus* aus. Dasselbe entwickelt sich bald nach der Gastrulation bilateral-symmetrisch und besteht anfänglich nur aus wenigen Zellen, die sich jedoch bald vermehren. Durch diese Beobachtung der bilateralen Symmetrie war für die Mesodermfrage der Mollusken ein wichtiges Moment gewonnen. Er fasst dann die Entstehung des Blattes als einen Spaltungsprocess des Ektoderms auf; jedoch sind seine Gründe hierfür nicht recht beweisend, denn er giebt z. B. als bestimmend hierfür an, dass die Mesodermzellen auf Schnitten immer am äußeren Keimblatte hängen bleiben.

RABL erwähnt dann noch, dass es, in Folge der Undurchsichtigkeit der Embryonen, nicht gut möglich sei, die Entstehung des mittleren Keimblattes von genau bestimmten Zellen abzuleiten.

V. IHERING giebt dann wieder bei *Helix* (13), wie alle früheren Beobachter, außer RABL, nur wenige und ungenaue Angaben über das Mesoderm und seine Bildung.

Er lässt dasselbe zu einer Zeit, wo sich die Ganglien durch Ektodermverdickungen abtrennen, auf dieselbe Weise vermittels Zellhaufen vom äußeren Keimblatt entstehen.

Sehr früh entsteht dann aus diesen Gebilden das Herz, später Niere und Geschlechtsapparat.

Für die beiden Ordnungen der Pteropoden und Heteropoden besitzen wir von älteren Angaben nur die von FOL (8 u. 9). Derselbe berücksichtigte in seinen sonst ausführlichen Arbeiten die Mesodermfrage nur wenig. In neuester Zeit sind, wie wir unten weiter sehen werden, für die Pteropoden (*Clione*) Urmesodermzellen beschrieben worden.

In der schönen Arbeit über die Embryonalentwicklung der Pteropoden erwähnt FOL (8) nur ganz kurz, dass in der Fußanlage des schon mit Schalendrüse, Ösophagealeinstülpung versehenen Embryos sich Mesodermelemente fänden, aus denen die Muskeln etc. späterhin gebildet würden. Er nimmt ferner an, dass wohl diese Mesodermzellen durch Loslösung vom Ektoderm entstehen, ohne uns aber den Beweis dafür zu bringen. Es ist also keine Frage weiter, dass die Thatsachen über das mittlere Keimblatt der Pteropoden nur als wenig bekannt anzusehen sind.

Nicht besser finden wir es bei den Heteropoden, die FOL (9), wie schon erwähnt, ebenfalls bearbeitet hat. Wie in der vorhergehenden Arbeit legt er auch hier sehr wenig Gewicht auf die Entwicklung des mittleren Blattes. Er beschreibt letzteres auf einem bereits mit Schalendrüse versehenen Stadium als einzelne rundliche Zellen, welche vereinzelt in der Nähe des Blastoporus liegen. Die Abkunft derselben konnte er nicht klar verfolgen.

Nach der Entwicklung des Ciliengürtels, also nachdem der Embryo in das Trochophorastadium eingetreten ist, machen sich auch, so beschreibt RAY LANKESTER (20) es bei *Paludina*, an den primären Blättern dieser Form Veränderungen bemerkbar. Ekto- und Entodermzellen werden heller, und vor Allem haben die letzteren an Größe abgenommen. Zwischen den ursprünglich ziemlich dicht an einander geschlossenen Blättern ist ein Raum aufgetreten, welcher von verästelten Zellen durchspannen wird. Dieser Raum ist das Cölom und nicht mit dem Blastocoel des Keimes zu verwechseln. Der Verfasser hatte in einer früheren Arbeit das Vorhandensein eines Cöloms in Abrede gestellt (19). RAY LANKESTER scheint, obgleich er es nicht bestimmt ausspricht, anzunehmen, dass das mittlere Blatt vom Entoderm stammt, da er von einer Verminderung der Zellen desselben spricht.

Ein Jahr später erschien eine Arbeit von BÜTSCHLI (4), welche ebenfalls in sehr guter und ausführlicher Weise die Entwicklung der *Paludina* behandelte. Wir müssen etwas genauer und ausführlicher auf seine Angaben eingehen, da er zum ersten Male die Entstehung und vor Allem die weitere Ausbildung des Mesoderms gründlicher als alle anderen Beobachter behandelte und die Bedeutung desselben voll und ganz würdigte.

Es gelang BÜTSCHLI an den sehr kleinen und undurchsichtigen Embryonen die Anlage des mittleren Keimblattes in Gestalt weniger Zellen, am Blasto-

porus liegend, aufzufinden. Es geschah dieses zu einer Zeit, wo der Embryo eben das Gastrulastadium verlassen und den äquatorialen Wimperkranz angelegt hatte. Die Bildung dieser Zellen konnte er nicht beobachten, vermuthete jedoch, in Folge ihrer gelblichen Färbung, dass sie wohl vom Entoderm stammen möchten, da dasselbe in Folge seines Dottergehaltes dem hellen Ektoderm gegenüber dunkelgelblich erscheint.

Die erwähnten Zellen wachsen dann zu Mesodermstreifen aus, welche durch Spaltung die beiden Blätter aus sich hervorgehen lassen. Auf späteren Stadien beschreibt er dann jene spindelförmigen und verzweigten Zellen, welche sich in der Leibeshöhle regellos zwischen dem parietalen und visceralen Blatt ausspannen und das charakteristische Mesenchym der Mollusken darstellen.

Für sehr wahrscheinlich hält es der Verfasser, dass die Anlage des in Frage stehenden Blattes eine bilateral-symmetrische sei.

Bis jetzt hatten die Beobachter zumeist nur das fertige Mesoderm beschrieben und weniger den ersten Ursprung desselben verfolgt. Dieses ändert sich jetzt und man ist bemüht, mehr den Bildungsherd der Mesodermzellen aufzusuchen. Versuche in dieser Richtung finden wir zuerst in den Arbeiten von BOBRETZKY (3) über einige marine Prosobranchier. Hauptsächlich sind es die drei Formen *Nassa*, *Fusus* und *Natica*, welche derselbe untersuchte.

Nachdem der bekannte inäquale Furchungsmodus bei *Nassa mutabilis* vollendet war, bemerkte BOBRETZKY am Rande der hellen Ektodermschicht, dort, wo sie an die Makromeren angrenzt, eine verhältnismäßig große Zelle, welche durch Theilung die ersten Mesodermzellen aus sich hervorgehen lässt. Diese zeichnen sich durch besondere Farbe und Struktur aus, so dass sie leicht von den Ektodermzellen unterschieden werden können. Ihren Ursprung erfahren wir zwar nicht genau, jedoch kann recht gut angenommen werden, dass sich diese, von den Ektodermzellen, wie schon erwähnt, sowohl durch ihre Größe wie Aussehen unterscheidenden Zellen auf das allgemeine Schema durch Abschnürung von einer der Makromeren zurückführen lassen werden. Auf einem etwas späteren Stadium sieht man das erwähnte Mesoderm unter dem Ektodermblatt in der Furchungshöhle liegen. Da die Ursprungsstelle des mittleren Keimblattes hier bei *Nassa* an dem Übergang der beiden primären Blätter liegt, so ist dieses genau genommen der Blastoporusrand, welcher noch nicht genügend die Makromeren umwachsen hat, um als solcher bezeichnet werden zu können.

Bei dem zweiten Prosobranchier *Fusus* (3) verläuft die Furchung ähnlich wie bei *Nassa*. Das Stadium jedoch, auf dem dort die Mesodermzellen auftraten, zeigt hier noch nichts Derartiges. Dieselben scheinen erst in späterer Zeit zu erscheinen, und auch ihre Entstehung scheint eine andere zu sein. Der Verfasser vermuthet, dass das Mesoderm auch hier am Blastodermrande entspringt. Er nimmt an, dass an der Umbiegungsstelle des Ektoderms in das Entoderm einige Zellen aus dem Verbande in die primäre Leibeshöhle treten und dort die erste Anlage des Mesoderms bilden. Die betreffenden Zellen sind aus einer Verdickung der Mikromerenschicht hervorgegangen, so dass ihr Ursprung ektodermal ist.

Bei *Natica*, von BOBRETZKY (3) ebenfalls untersucht, ist die Anlage des Mesoderms noch dunkler geblieben als bei *Fusus*. BOBRETZKY sah dasselbe erst auf einem sehr späten Stadium in Form kleiner, ovaler Zellen in der Umgebung des Vorderdarmes und der Schalendrüse auf Durchschnittsbildern liegen. Er behauptet, dass auf Schnitten vor der Gastrula nie Spuren von Mesoderm

zu finden gewesen wären. *Natica* würde sich also in diesem Falle genau so verhalten wie *Paludina*, da bei dieser Form vor und während der Gastrulation nie Mesoderm vorhanden ist.

Eine sehr genaue Beschreibung von der Entstehung des mittleren Keimblattes giebt RABL (25) für *Planorbis* an.

Nach Verlauf verschiedener Theilungsstadien ist der Keim in 24 Zellen zerlegt; vier davon unterscheiden sich durch Größe und Färbung von den anderen 20. Es sind dieses die bekannten, am vegetativen Pole des Eies liegenden Makromeren. Die anderen bedeutend plasmareicheren Zellen geben dem Ektoderm seinen Ursprung.

In diesem Stadium tritt das mittlere Keimblatt auf, indem eine der Makromeren, und zwar die, welche das spätere Hinterende des Embryos bildet, sich in zwei gleiche Hälften theilt. Auch die anderen drei Makromeren haben sich während dieser Zeit getheilt, so dass nun nicht weniger als zwölf Zellen am vegetativen Pol liegen, die alle durch Theilung aus den vier Makromeren hervorgegangen sind. Die bereits erwähnten Mesodermzellen sind als solche in Folge ihrer bedeutenden Größe, ihres Körnchenreichthums und ihrer hellen Kerne sofort erkennbar.

Die hellen Zellen des animalen Poles haben sich inzwischen ebenfalls stark vermehrt, so dass der Keim schließlich aus ungefähr 50 Zellen besteht. Dadurch, dass sie den Makromeren entgegenwachsen, drängen sie die beiden Mesodermzellen in die Furchungshöhle. Damit ist die Anlage der drei Keimblätter gegeben.

Auch ist hervorzuheben, dass hier ebenfalls die Anlage des Mesoderms eine seitlich-symmetrische ist, genau so wie es der Verfasser schon für *Limnaeus* (24) nachgewiesen hatte.

Durch Theilung und Auswachsen der beiden Urmesodermzellen wird dann je ein Mesodermstreifen gebildet. Später lösen sich diese Streifen in Mesenchym auf.

Wie wir also gesehen haben, entsteht auch hier das Mesoderm an der Übergangsstelle der beiden primären Blätter.

Etwas anders und nicht so genau äußert sich FOL (10) in seiner Arbeit über die Entwicklung einiger Süßwasserpulmonaten, über die Mesodermbildung bei *Planorbis*. Er beschreibt in der Gastrula zwei helle Zellen, welche symmetrisch und ventral am Blastoporus liegen und giebt zu, dass diese eventuell die Urmesodermzellen sein könnten, ist jedoch nicht sicher davon überzeugt. Denn wäre es wirklich der Fall, so würde sich der Verfasser genöthigt sehen, an einen doppelten Ursprung des mittleren Blattes zu glauben, denn bald nach dem Gastrulastadium beschreibt er abermals eine Entstehung des Mesoderms, in Folge Loslösung von Ektodermzellen am verdickten Blastoporusrande. Die Zellschicht des äußeren Blattes ist hier mehrschichtig geworden und die bereits in der Leibeshöhle liegenden Mesodermzellen unterscheiden sich in nichts von den über einander liegenden Zellen des Ektoderms. Dieses gilt jedoch nur für die Süßwasserpulmonaten, bei denen des Landes bleibt die Mesodermfrage eine offene, da in Folge der Undurchsichtigkeit der Embryonen keine Resultate, die diesen Punkt aufklären konnten, gewonnen wurden.

An einem Embryo von *Limax maximus*, der mit wenig umfangreicher Schalendrüseneinstülpung versehen war, bemerkte FOL das Mesoderm als bestimmt charakterisirtes Blatt zwischen Ekto- und Entoderm in dem oberen Theil der Larve liegend; es ist besonders stark lateral ausgebildet, während

es dorsal und ventral bedeutend schwächer ist. Später finden sich die Mesodermzellen in größerer Menge im Fuße, in der Umgebung der Schalendrüse und des Mundes. Einige sind verästelt und durchziehen lang ausgezogene Leibeshöhle.

Auch bei *Neritina* ist durch BLOCHMANN (1) die Abstammung der Urmesodermzellen sehr klar beschrieben worden.

Auf einem Furchungsstadium von 36 Blastomeren sah er, wenn er das Stadium im Profil von hinten betrachtete, eine ziemlich große Zelle unter der Ektodermschicht gelagert und wie die Kernspindel bewies, stammte sie von der Makromere ab, welche später das Hinterende des Embryos einnimmt. Diese Zelle war, wie BLOCHMANN aus dem Weiteren ersah, die erste Anlage des Mesoderms.

Sie theilt sich bald in zwei neue Zellen, welche je einen Mesodermstreifen aus sich hervorgehen lassen. Auf diese Weise ist die Anlage bilateral-symmetrisch geworden.

Auf einem späteren Stadium verlassen die Mesodermzellen den Ort ihrer Entstehung und wandern dem animalen Pol entgegen. Die weitere Ausbildung des Mesoderms verläuft nach bekannter Art.

Nach HADDON (12) entsteht bei *Janthina fragilis*, deren Entwicklung der Verfasser uns fragmentarisch schildert, nach der in typischer Weise verlaufenden Furchung und, in Folge des Dotterreichthums und darum ansehnlichen Größe der Makromeren, Bildung einer Umwachsungsgastrula, das Mesoderm am Blastodermrande, und er nahm an, dass es wohl vom Entoderm stammen möchte. Leider sind seine Angaben nicht begründet genug, um etwaige Schlüsse daraus ziehen zu können.

Bei *Aplysia* kommt das mittlere Keimblatt nach BLOCHMANN (2) erst in späteren Stadien zum Vorschein. Jene bekannten, ziemlich leicht zu bemerkenden Urmesodermzellen, welche bei vielen Gastropoden am Ende der Furchung auftreten, finden sich bei diesem Opisthobranchier nicht. Nachdem bereits Velum, Fuß- und Mantelanlage am Embryo sichtbar waren, machte sich das erste Auftreten des Mesoderms bemerkbar und, wie es BLOCHMANN schien, in der Nähe der Ösophagealeinstülpung. Auf keinem der früheren Stadien waren Urmesodermzellen noch Streifen trotz sorgfältigster Nachforschungen zu sehen. Da jedoch die Ösophagealeinstülpung mit ihren anliegenden Mesodermzellen der Schlussstelle des Blastoporus entspricht, so ist es sehr leicht möglich, dass hier das mittlere Keimblatt zur Anlage kommt, da es in allen jenen Fällen, bei denen es nicht schon während der Furchung ausgebildet wird, zumeist seinen Ursprung vom Ektodermrande nimmt. In allen diesen Fällen ist es außerordentlich schwierig anzugeben, von welchem Blatt das Mesoderm stammt.

Es scheint jedoch nach den bis jetzt vorliegenden Resultaten die Übergangsstelle des Ektoderm in das Entoderm der fragliche Bildungsherd zu sein.

In welchem Maße das eine oder das andere Blatt daran betheiligt ist, muss dahingestellt bleiben.

Eine andere Abhandlung von BLOCHMANN (2), welche einige Jahre nach der von BÜTSCHLI gegebenen Entwicklung der *Paludina vivipara* erschien und, weniger auf die Keimblätterfrage Rücksicht nehmend, die von BÜTSCHLI bereits klargestellte, dann aber von RAEL wieder angefochtene Blastoporusfrage nachuntersuchte, ergiebt auch einige Angaben über das Mesoderm.

Seinen Ursprung konnte BLOCHMANN freilich eben so wenig feststellen

wie BÜTSCHLI. Er sah die ersten Mesodermzellen ungefähr auf demselben Stadium wie sein Vorgänger am Rande des Blastoporus liegen.

Hervorzuheben ist, dass BLOCHMANN dann die Ausbildung des Mesoderms genau so wie BÜTSCHLI beschreibt. In der Entstehung und Lage der Mesodermstreifen, wie in der späteren Umbildung der Zellen in spindelförmige und verästelte stimmt er vollständig mit demselben überein. Ich sehe mich veranlasst, diese Übereinstimmung zweier vorzüglicher Beobachter hier zu erwähnen, da auf dieselbe in einer neueren Arbeit von v. ERLANGER wenig Rücksicht genommen worden ist.

P. B. SARASIN (30) sah bei *Bythinia* in der Blastula einige abgeschnürte Zellen an der Übergangsstelle des Ektoderm in das Entoderm liegen. Er hielt dieselben für Mesodermzellen, konnte aber den Ursprung derselben nicht angeben. Jedoch erwähnt der Verfasser gleich an dieser Stelle, dass aus diesen Zellen keineswegs das ganze Mesoderm hervorgehe, sondern letzteres einen ganz anderen Ursprung habe.

Auf Schnitten, kurz nach der Gastrula, beschreibt SARASIN das Mesoderm nicht als Blatt, sondern als eine mit dem Ektoderm verschmolzene vielkernige Lage von Zellen. Auf jeder Entwicklungsstufe und an ganz beliebigen Stellen konnte er Wucherungen des Ektoderms wahrnehmen, welche Bindegewebe, Muskel- und Drüsenzellen bildeten.

In dem letzten Kapitel bespricht der Verfasser noch einmal zusammenfassend die Keimblätter der *Bythinia* und kommt zu dem Schlusse, dass das Ektoderm während der ganzen Entwicklungszeit Mesodermzellen durch Wucherung aus sich hervorgehen ließe, so dass man von einem eigentlichen von Ektoderm geschiedenen Mesoderm nicht sprechen könne. Dem zufolge würde natürlich auch bei der *Bythinia* nicht von einem Haut- und Darmfaserblatt und eben so wenig von einer echten Leibeshöhle gesprochen werden können.

Sehr bemerkenswerth ist für uns die Bildungsweise des Mesoderms, wie sie SALENSKY (29) für *Vermetus* schildert. SALENSKY giebt an, dass es außerordentlich schwierig wäre, zu konstatiren, welches der beiden primären Blätter dem Mesoderm den Ursprung giebt. Erst auf einem ziemlich späten Entwicklungsstadium, denn der Embryo hatte bereits Segel, Schalendrüse und Fuß angelegt, sah der Verfasser am Blastoporusrande eine Verdickung, welche nachher auf Schnitten als Mesoderm konstatirt wurde.

Vor diesem Stadium war nichts vom mittleren Blatte zu bemerken. Die Entstehung dieser Mesodermzellen jedoch, welche man auf den Schnitten verfolgen konnte, förderte ein ganz anderes Resultat zu Tage als wie man es der Theorie nach erwarten sollte. Es bildeten sich nämlich die Zellen durch Abschnürung vom Ektoderm. Leider war es nun SALENSKY nicht möglich, trotz der größten Sorgfalt und Mühe, welche er verwandte, Kerntheilungsfiguren aufzufinden, um damit schlagend die Abstammung beweisen zu können. So nahm er an, dass die Mesodermzellen durch direkte Theilung der Ektodermzellen entstünden, was natürlich sehr unwahrscheinlich ist. Dieses ist der wunde Punkt der Arbeit, obgleich die abgebildeten Schnitte Ektodermzellen zeigen, welche jene hantelförmige Gestalt besitzen, die einer direkten Theilung vorausgeht.

Durch diese Abspaltungen vom Ektoderm werden zwei Haufen von Zellen gebildet, die bilateralen Ursprungs sind und mit dem Mesodermstreifen der Anneliden verglichen werden können.

Ein zweites Auftreten des Mesoderms, ebenfalls vom Ektoderm ausgehend,

faßt SALENSKY unter der Schalendrüse und beschreibt es als Perikardialmesoderm. Aus ihm entstehen später Perikardium, Herz etc.

Nach PATTEN (23) rücken bei *Patella* die Entodermzellen aus ihrer lateral-medianen Lage heraus, ehe der Blastoporus anfängt, seine Lage gegenüber dem Scheitelpole zu verlassen, und lagern sich dorsal. Wenn diese Zellen in ihre bestimmte Lage gekommen sind, so schnüren sie sich senkrecht zur Längsachse durch und die nach der Leibeshöhle zu gelegenen Theilungsstücke werden zu Urmesodermzellen. Diese beiden Mesodermzellen wachsen dann zu den Streifen aus.

In seiner Arbeit über die Entwicklung verschiedener mariner Prosobranchier hat McMURRICH (22) sein Hauptaugenmerk auf die embryonale Entwicklung von *Fulgur* gerichtet und eigentlich genauere Beobachtungen über die Entstehung des Mesoderms theilt er nur hier mit.

Nach Verlauf des bekannten Furchungsmodus kommt auf einem Stadium mit schon ziemlich großer Anzahl von Mikromeren ein eigenthümlicher Vorgang vor, welcher bei anderen Gastropoden bis jetzt nicht beobachtet wurde.

Es entstehen nämlich auf den Makromeren, und zwar nur auf drei derselben, während die vierte unberührt bleibt, protoplasmatische Erhebungen, welche mit ihrer Spitze den den animalen Pol bedeckenden Mikromeren entgegensehen. Sie liegen am Rande der Mikromerenschicht.

McMURRICH wusste über ihren Zweck nichts Näheres anzugeben, da sich jedoch zu dieser Zeit die erste Anlage des Mesoderms bemerkbar macht, so ist er der Ansicht, dass diese Vorgänge mit der Mesodermbildung im Zusammenhang stehen und lässt aus der vierten unberührt gebliebenen Zelle die Urmesodermzellen hervorgehen. Dieselben schieben sich unter das Blastoderm und beginnen hier zu Mesodermstreifen auszuwachsen.

Nach meiner Ansicht scheinen die von McMURRICH gesehenen Protoplasmahögel sich bildende Mikromeren gewesen zu sein, und da die Entstehung derselben meist der Reihe nach geht, so ist es sehr wahrscheinlich, dass auf einem gewissen Stadium die vierte Furchungskugel noch keine Abschnürung zeigte,

Hiermit will ich jedoch nicht behaupten, dass diese abgeschnürten Blastomeren nicht das Mesoderm bilden oder event. damit nicht im Zusammenhang ständen! Solches kann sehr leicht möglich sein, nur ist der Beweis McMURRICH's nicht genügend genug, um etwas Bestimmtes darüber sagen zu können. Auch seine Schnitte sind nicht beweisend genug, denn nach denselben könnte man eben so gut die Behauptung aufstellen, dass die unter der Mikromerenschicht liegenden Zellen von dieser selbst abstammten.

Bei *Bythinia tentaculata* verläuft nach v. ERLANGER (7) die Furchung ganz wie bei den meisten anderen Gastropoden. Auf einem Stadium mit ungefähr 60 Ektodermzellen ist der vegetative Pol dieser Blastula von den sich bei allen Gastropoden findenden vier Makromeren eingenommen, welche ihre charakteristische Anordnung zeigen, d. h. zwei schließen im Centrum an einander, während die anderen beiden sich in die übrig gebliebenen Winkel einzwängen. Diejenige der vier Zellen, welche dazu bestimmt ist, das spätere Hinterende des Embryos zu bilden, theilt sich längs. Der abgeschnürte Theil ist als Urmesodermzelle zu betrachten, während man den übrigen Theil der Makromere als Entodermzelle nach v. ERLANGER bezeichnen könnte. Bald darauf theilt sich die Urmesodermzelle, jetzt aber quer, und die beiden so entstandenen Polzellen des Mesoderms rücken in die Furchungshöhle. Sie erzeugen durch Theilung jederseits einen Mesodermstreifen. Dieser soeben beschriebene Vor-

gang spielt sich sehr früh, nämlich schon in der Blastula ab. Durch die Gastrulation wird das Mesoderm, in Folge der Größe der Entodermzellen, am hinteren Pol zwischen Ekto- und Entoderm eingezwängt. Nach der Gastrulation spalten sich die Mesodermstreifen und es entsteht ein Cölom. Dieses löst sich schnell auf und ein typisches Mesenchym wird gebildet.

Diesen sehr bestimmt und genau gemachten Angaben v. ERLANGER's über die Entstehung des mittleren Keimblattes aus dem Entoderm stehen die Ansichten SARASIN's gegenüber, welcher eben so bestimmt behauptet, dass das Mesoderm vom Ektoderm stammt. Es stehen sich hier zwei Ansichten gegenüber, welche höchst wahrscheinlich erst durch eine nochmalige Untersuchung aufgeklärt werden können.

Aus dem kurzen Bericht von KNIPOWITSCH (14) geht hervor, dass bei *Cione limacina* ebenfalls Urmesodermzellen gebildet werden, deren Entstehung eine große Übereinstimmung mit den erwähnten Bildungen anderer Gastropoden aufweist. In der gewöhnlichen Weise wird bei diesem Pteropoden im Verlauf der Theilung von einer der Makromeren, die das spätere Hinterende des Embryos zu bilden bestimmt ist, eine Zelle abgetrennt, die als Urmesodermzelle zu bezeichnen ist. Sie rückt in die Furchungshöhle, theilt sich dort, und die beiden Zellen erzeugen jederseits einen Mesodermstreifen.

RABL (24) hatte im Jahre 1875 nach seinen Beobachtungen vermuthet, dass bei *Limnaeus* das Mesoderm wohl vom äußeren Blatt stammen möchte, jedoch waren seine Gründe für diese Annahme nicht ganz ausreichend. WOLFSON (31) hat die Untersuchung über die Entwicklung von *Limnaeus* späterhin wieder aufgenommen und findet einen ähnlichen Ursprung des Mesoderms, wie wir ihn für die vorstehenden Formen beschrieben haben, d. h. die beiden Urmesodermzellen entstehen von einer der Makromeren.

Wenn bei *Crepidula* ungefähr 20 Ektodermzellen vorhanden sind, schnürt nach CONKLIN (5) die hintere linke Makomere die Urmesodermzelle ab. Sie liefert das ganze mittlere Blatt, während die vier Makromeren das Entoderm aus sich entstehen lassen. Über die Bildung des Mesoderms bei *Urosalpinx* macht der Verfasser keine Angaben.

Es wäre von Wichtigkeit, etwas Genaueres über die Mesodermbildung von *Aplysia* zu erfahren, da hier möglicherweise keine Urmesodermzellen vorhanden sein werden. Bereits BLOCHMANN (2) kommt zu dem Resultate, dass bei diesem Opisthobranchier sicher keine derartigen Zellen vorkommen. STECKER leugnet dieselben ebenfalls und lässt das mittlere Blatt durch Delamination vom Ektoderm entstehen. Dasselbe behauptet MANFREDI, ohne jedoch einen genaueren Beweis dafür zu liefern. Jedenfalls scheint hier wirklich die Mesodermbildung von der anderer Formen verschieden zu sein.

Es ist jedoch hiermit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bei anderen Opisthobranchiern doch Urmesodermzellen vorkommen. Nach neueren Untersuchungen von HEYMONS finden sie sich thatsächlich bei *Umbrella*, und auch TRINCHESE erwähnt dieselben bei einigen Formen.

Zum Schluss der Litteraturübersicht muss ich noch eine Arbeit anführen, welche schon mehrfach in der vorliegenden Abhandlung berücksichtigt worden ist. Sie behandelt die Entwicklung von *Paludina*, und v. ERLANGER (6) führt darin die Entstehung des Mesoderms auf Cölomsäcke zurück. Es soll an dem Urdarm eine ventrale, zweizipfelige Aussackung entstehen, welche sich im Laufe der Entwicklung vergrößert und sich schließlich in der Nähe des Blastoporus vom Urdarm abschnürt (wie z. B. bei den Echinodermen). Die Wände dieses jetzt

geschlossenen Sackes legen sich dem Ektoderm und Entoderm dicht an, so dass ein somatisches und splanchnisches Blatt zu Stande kommt. Der Cölomsack löst sich jedoch bald auf und hinterlässt nur zwei bläschenförmige Reste, aus denen späterhin das Perikard hervorgeht.

Wie aus meiner Untersuchung zu ersehen ist, befinde ich mich im vollständigen Gegensatz zu v. ERLANGER's Ansicht. Die Verhältnisse liegen durchaus nicht so, wie dieser Forscher sie annimmt. Durch die Anwendung der Schnittmethode gelang es mir, die Angaben v. ERLANGER's als haltlos zurückzuweisen und den ektodermalen Ursprung des Mesoderms Schritt für Schritt zu verfolgen (siehe Abschnitt III).

VI. Einige allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung des Mesoderms in der Gruppe der Gastropoden.

Aus der vorliegenden Litteraturübersicht sehen wir, dass das mittlere Blatt auf zwei verschiedenen Wegen zur Entwicklung kommt. Entweder ist dasselbe schon in der Furchung in Gestalt einer Zelle (Urmesodermzelle) genau bestimmt, wie dieses die neueren Untersuchungen für die meisten Fälle klargelegt haben, oder es wird auf späteren Stadien, während oder nach der Gastrulation, auf die eine oder die andere Art und Weise gebildet. Im letzteren Falle entsteht es zumeist in der Nähe der ursprünglichen Gastralöffnung am Übergange der beiden primären Keimblätter in einander oder aber, wie es ebenfalls mehrere Male behauptet worden ist, die Bildung der Mesodermzellen ist gar nicht auf eine abgegrenzte Partie des Keimes beschränkt, und sie erfolgt durch Ablösung resp. Auswanderung von Entoderm-, in überwiegendem Maße jedoch von Ektodermzellen.

Alle Beobachtungen machen ihr Recht auf Anerkennung durch möglichst genaue Studien geltend, und es wird sich erst in Zukunft entscheiden lassen, welche der Theorien die am meisten gestützte erscheint. Vorläufig wird es unsere Aufgabe sein, durch kritische Sonderung der gewonnenen Thatsachen und Vergleichung der bereits vorhandenen, ein gewisses Wahrscheinlichkeitsresultat zu ziehen.

Nun ergibt sich aus der angeführten Litteratur das Resultat, dass in der Mehrzahl der Fälle das Mesoderm zweifellos seinen Ursprung von den zukünftigen Entodermzellen nimmt. Alle genauer untersuchten Formen haben dieses Verhalten gezeigt, und oft ist es auch möglich gewesen, die Entstehung der ersten Mesodermzelle zu beobachten, und eine Anzahl von Autoren stimmt in ihren Angaben über das Vorhandensein und die Bildung von zwei Urmesodermzellen so weitgehend überein, dass auch dieses Verhalten als allgemein gelten kann. Zumeist ist es eine der Makromeren, welche durch Theilung eine kleinere Entoderm- und eine größere Mesodermzelle

liefert. Letztere theilt sich, und ihre Produkte sind zwei bilaterale Urmesodermzellen, aus denen dann die beiden Mesodermstreifen hervorgehen.

Dieser letztere Fall ist bei vielen Formen angetroffen worden. Man hat ihn als typisch angenommen und Modifikationen darauf zurückzuführen versucht.

Erwähnen wir in Kürze die Gastropoden, bei denen Urmesodermzellen festgestellt worden sind. RABL (25) lässt bei *Planorbis* die hintere der vier Makromeren sich theilen und aus dem einen Theilstück die beiden Urmesodermzellen hervorgehen. Der gleiche Vorgang findet sich bei *Neritina* (BLOCHMANN, 1), *Crepidula* (CONKLIN, 5), *Bythinia* (v. ERLANGER, 7) und dem Pteropoden *Clione* (KNIPOWITSCH, 14). Schließlich ist das gleiche Verhalten auch neuerdings von HEYMONS bei dem Opisthobranchier *Umbrella* nachgewiesen worden.

Vorausgesetzt muss natürlich bei allen diesen Fällen werden, dass die konstatirten Urmesodermzellen in ihrer Weiterentwicklung so lange genau verfolgt worden sind, bis man von ihrer Bildung des Mesoderms vollständig überzeugt ist. Oftmals können ähnliche scharf hervortretende Zellen bereits im Verlauf der Furchung und der Keimblätterbildung auftreten, ohne indessen Mesodermzellen zu sein (ich möchte nur an die Genitalzellen mancher Formen erinnern). Haben sich nun die Urmesodermzellen wirklich gebildet, so ist es immer noch von großer Wichtigkeit, darauf zu sehen, ob nicht doch von irgend einem Blatte eine Ergänzung der Mesodermmasse eintritt. Es scheint mir nöthig zu sein, diese beiden Punkte hervorzuheben. Im Übrigen ist es jedoch zweifellos, dass bei den meisten Gastropoden das Mesoderm, entweder in seiner Gesamtheit oder doch theilweise, von zwei Urmesodermzellen herrührt, die auf die Makromeren zurückzuführen sind, und die später die Mesodermstreifen liefern.

Paludina scheint nach den vorausgegangenen Betrachtungen den meisten anderen Gastropoden in der Mesodermbildung isolirt gegenüber zu stehen, denn obgleich die Zeit und die Art des Auftretens des mittleren Blattes bei den einzelnen Formen eine sehr abweichende genannt werden muss, so ist der Ursprung desselben durch Urmesodermzellen der weitaus häufigste. Urmesodermzellen sind nun aber bei *Paludina* thatsächlich nicht vorhanden, wie meine Untersuchungen und die der früheren Beobachter gezeigt haben, sondern das Mesoderm entsteht aus dem äußeren Keimblatt durch allmähliche Zellauswanderung.

Es tritt nun die Frage an uns heran, wie dieser abweichende Modus der Mesodermbildung möglicherweise zu erklären und mit den übrigen Modalitäten zu vereinigen ist. Es wird zu diesem Zwecke von Vortheil sein, einige Formen anzuführen, bei denen die Urmesodermzellen nicht so typisch zu Tage treten als bei den bereits genannten Gastropoden, aber doch noch zumeist zu erkennen sind. Im Allgemeinen scheinen typische Urmesodermzellen sehr früh, d. h. meist schon auf Furchungsstadien bei dotterreichen Eiern gebildet zu werden (*Neritina*, *Umbrella*, *Bythinia*, *Planorbis* etc.). Es kann nicht bezweifelt werden, dass die Differenzirungen im dotterreichen Ei weiter vorgeschritten sind als in dem dotterarmen. Alle Zellen sind im ersteren schon genau specialisirt, während dieses im letzteren Falle nicht zutrifft. Derartige frühe Vorgänge der histologischen Differenzirung erkennen wir z. B. im extremeren Fall im Cephalopodenei (siehe WATASE, ROUX, DRIESCH, WILSON).

Ich möchte mich der Ansicht zuneigen, dass auf Grund dieses Principes vielleicht auch einige Abänderungen im Verlauf der Mesodermbildung hervorgerufen sein könnten. Ich habe bereits bei der Beschreibung der Furchung darauf hingewiesen, dass das Fehlen des Nahrungsdotters den abweichenden Bildungsvorgang des Mesoderms bei *Paludina* veranlasst haben könnte und zugleich einige dotterarme Formen (*Chiton*, *Patella*, wie auch *Dentalium*) angeführt, bei denen ebenfalls Modifikationen in der Bildung des mittleren Blattes auftreten.

Vorstehend ist bereits erwähnt worden, dass nicht alle untersuchten Gastropoden in ihrer Entwicklung Urmesodermzellen aufweisen. Einige Modifikationen in dieser Beziehung finden sich bei *Nassa*, bei welcher sich von den Makromeren Vorsprünge abtrennen sollen, um das Mesoderm zu bilden. Ebenfalls könnten modificirte Verhältnisse bei *Limnaeus*, *Fulgur* und *Janthina* auftreten, deren Mesodermbildung jedoch noch nicht genügend bekannt ist, um eine sichere Behauptung zuzulassen. Bemerkenswerth ist für unsere Betrachtung die Furchung von *Patella*. Zur Zeit, wenn bei den angeführten Formen die Urmesodermzellen gebildet werden, ist in der Furchung der *Patella* noch nichts zu bemerken, was auf einen gleichen Vorgang schließen lassen dürfte. Der Process verzögert sich, und die künftigen Mesodermzellen bleiben vorläufig noch im Epithelverbande liegen, um erst in der Blastula von einer der Makromeren abgeschnürt zu werden. Ich möchte auf diese Verhältnisse besonders hingewiesen haben, da Ähnliches auch bei *Paludina* auftritt. Bei

dieser Form ist in der Furchung und selbst während der Gastrulation kein Mesoderm vorhanden, so dass hier die Entstehung desselben auf einen noch späteren Zeitpunkt als bei *Patella* fällt. Wie ich gezeigt habe, entstehen bei ihr die Mesodermzellen kurz nach der Gastrula an einem beschränkten Orte der ventralen Ektodermwand. Dieser entspricht jedoch der Verschlussstelle des Blastoporus, so dass demnach auch für *Paludina* die Mesodermzellen am Übergange der beiden Blätter entstehen. Der Bildungsherd der Mesodermelemente, gleichviel ob Urmesodermzellen vorhanden sind oder nicht, ist die Übergangsstelle der beiden primären Keimblätter in einander (bei den Gastropoden). Bei dotterreichen Formen entstehen die Urmesodermzellen bereits sehr früh am Rande des Urmundes.

Ist das Ei dotterarm, so verzögert sich zumeist die Bildung der Zellen. Wenn dieselben auftreten, so findet sich ihre Bildungsstätte am Blastoporusrande, d. h. an der Verbindungsstelle des inneren und äußeren Blattes. Das gleiche Verhalten gilt, wie gesagt, ebenfalls für *Paludina*, nur findet in so fern eine Abweichung von dem gewöhnlichen Modus statt, als die Mesodermzellen dieser Form eine so innige Verwandtschaft mit dem Ektoderm aufweisen, dass man sie direkt als Zellen dieses Blattes bezeichnen muss, während die Urmesodermzellen in näherer Verbindung mit dem Entoderm stehen. Bei unserer Form bleiben diejenigen Zellen, welche das mittlere Blatt zu liefern haben, immer im Ektoderm liegen, wo sie sich theilen und allmählich in die Furchungshöhle rücken.

Dieses Verhalten der Mesodermelemente scheint nicht vereinzelt zu stehen, wie neuere Untersuchungen an Anneliden z. B. gezeigt haben. Bei *Nereis* verbleiben nach WILSON (32) Theile des späteren Mesoderms sehr lange im Verbande des Ektoderms, und es wird von derjenigen Makromere, welche später das Mesoderm liefert, zuvor die ganze Ventralwand der Trochophora gebildet.

Es ist möglich, dass sich in einer gewissen Reihenfolge Zellen von den vier Makromeren abschnüren, welche dazu bestimmt sind, das Ektoderm zu liefern. Ebenfalls in einer gewissen Periode werden in derselben Weise einige Zellen gebildet, welche gegebenen Falles aus ihrer Lage herausrücken und in die Furchungshöhle treten. Tritt dieser Fall auf, so sprechen wir von Urmesodermzellen. Es scheint aber auch der entgegengesetzte Fall möglich zu sein. Die künftigen Mesodermzellen werden zwar in der Furchung gesetzmäßig abgeschnürt, bleiben aber, durch uns vorläufig unbekannte Einflüsse, mit

den übrigen Ektodermzellen im Zusammenhang. Auf diese Weise werden Verhältnisse auftreten, wie wir sie bei *Paludina* gefunden haben. Da die Mesodermzellen von dem protoplasmatischen Theil der Makromeren abgeschnürt werden, so haben sie ein helleres Aussehen als diese. Sie könnten also wohl, entsprechend dieser Eigenschaft, näher mit dem Ektoderm als mit dem Entoderm verwandt sein.

Ob nun die im Epithelverbande verbleibenden Zellen bei *Paludina* den Urmesodermzellen gleichzusetzen sind, und ob sie denselben Ursprung haben wie die letzteren, konnte nicht ermittelt werden, da die Eier zu klein und ungünstig sind, um das Schicksal der einzelnen Blastomeren verfolgen zu können. Es scheint jedoch von großer Wichtigkeit zu sein, bei dem Studium der Keimblätter nicht von der ausgebildeten Gastrula, sondern vom Ei auszugehen, wie WILSON, BERGH u. A. in ihren Arbeiten ausgeführt haben. Auf diese Weise kann vielleicht die Möglichkeit gegeben sein, das Dunkel zu lichten, welches über dem Ursprung des Mesoderms ruht.

Kurz erwähnen will ich noch, dass bereits mehrfach ein ektodermaler Ursprung des Mesoderms bei den Gastropoden behauptet worden ist. SARASIN kann bei *Bythinia* keine Urmesodermzellen finden und lässt das Mesoderm durch Wucherungen des Ektoderms entstehen. Auch bei *Fusus* wird von BOBRETZKY das mittlere Blatt vom Ektoderm hergeleitet. Ähnlich verhalten sich nach FOL einige Gastropoden. Vor Allem muss dann die Arbeit SALENSKY'S über *Vermetus* hervorgehoben werden. Der Verfasser kommt nach einer Untersuchung von Schnittserien zu dem Resultat, dass das Mesoderm am Blastoporusrande aus Ektodermzellen entsteht.

Am Schluss dieser Untersuchung sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor F. E. SCHULZE für die wissenschaftliche Anregung und mannigfaltige Förderung meiner Arbeit zu danken.

Ebenfalls ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor E. KORSCHULT, damaligem ersten Assistenten des zoologischen Instituts, für die vielfachen Rathschläge meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Berlin, den 1. Mai 1893.

Nachtrag.

Seit dem Abschluss der vorstehenden Untersuchungen ist eine Reihe einschlägiger Arbeiten erschienen, welche ich mit einigen Worten meiner Litteratur beifügen möchte.

Ich habe das Nachfolgende absichtlich nicht in meine Arbeit aufgenommen, da ich dieselbe so erhalten wollte, wie sie ursprünglich abgefasst wurde, ohne eine Umarbeitung vorzunehmen. Ich muss hinzufügen, dass die Kenntnis der frühen Gastropodenentwicklung seitdem schon wieder Fortschritte gemacht hat und dem entsprechend meine theoretischen Ausführungen hier und da eine Beeinflussung erfahren würden. Auch berühren die Ergebnisse der letzterschiedenen Arbeiten weniger den Kern meiner Untersuchungen, da der Erklärungsversuch meiner Resultate und ihre Zurückführung auf die anderen Modi der Gastropodenentwicklung nur theoretischen Werth beanspruchen dürfen.

Keinem Forscher, welcher sich mit der Entwicklung von *Paludina* beschäftigte, war es möglich gewesen, trotz sorgfältigster Untersuchung die typischen Urmesodermzellen der Mollusken im Verlauf der Furchung oder Gastrula nachzuweisen. Es wurde von allen Beobachtern mit großer Sicherheit festgestellt, dass keinerlei Zellen in der Furchungshöhle der Gastrula zu finden seien. Einige Zeit später liegen einige kleinere Mesodermzellen (keineswegs typische Urmesodermzellen) in der Furchungshöhle, und es tritt nun die Frage an uns heran, woher sie gekommen sind.

Ich gebe mich der Hoffnung hin, durch vorliegende Untersuchung die Frage beantwortet zu haben.

Drei Möglichkeiten für die Entstehung des Mesoderms waren in unserem Falle vorhanden. Es konnte nach v. ERLANGER (6) ein ventraler Cölomsack, ein Urdarmdivertikel, gebildet werden. Wir haben aus den vorliegenden Ausführungen ersehen, dass dieses nicht zutrifft. Weiterhin lag die Möglichkeit vor, dass einzelne Mesodermzellen aus dem Entoderm auswanderten oder abgeschnürt wurden. Auch diese Annahme erwies sich als haltlos.

Wir sahen, dass die Mesodermzellen aus der ventralen Ektodermwand des Trochophorastadiums auswanderten. Schritt für Schritt konnte die Bildung des Mesoderms verfolgt werden, wie man bei der Betrachtung der von mir gegebenen Abbildungen sieht. Dadurch, dass die Zellen an einer lokalisierten Stelle, nämlich an der Ver-

schlussstelle des Blastoporus entstanden, ließ sich eine Vergleichung und Annäherung mit den sonstigen Bildungsweisen des Mesoderms konstruieren.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Gastropoden die Bildung der Hauptmasse des Mesoderms aus Urmesodermzellen, welche vom Entoderm stammen, erfolgt. Ich habe bereits in meiner Litteraturübersicht die Formen zusammengestellt, bei denen Urmesodermzellen sicher nachgewiesen worden waren.

Neuerdings haben eingehende Untersuchungen von HEYMONS (40) bei *Umbrella*, KOFOID (42 u. 43) bei *Limax* und schließlich SCHMIDT (46) bei *Succinea* und *Limax* Urmesodermzellen festgestellt.

Eine sehr eingehende und genaue Beschreibung der Furchung von *Umbrella* giebt uns HEYMONS (40). Derselbe konnte das Schicksal der einzelnen Blastomeren noch verfolgen, nachdem bereits Stadien von 100 Zellen vorhanden waren. Speciell die Bildung der Urmesodermzellen konnte deutlich beobachtet werden und HEYMONS wies nach, dass sie wie bei *Planorbis*, *Neritina*, *Crepidula* etc. aus dem hinteren Makromer entstehen. Letzteres theilt sich und bildet eine Entoderm- und eine größere Mesodermzelle, welche in die Furchungshöhle rückt. Die Urmesodermzelle bildet durch Theilung zwei, aus denen durch fortgesetzte Vermehrung die beiden bilateral gelagerten Mesodermstreifen entstehen.

Crepidula scheint mit *Umbrella*, was die Furchung anbetrifft, sehr übereinzustimmen. CONKLIN (34) publicirte im Zool. Anzeiger im März 1892 eine kürzere Mittheilung über die Furchung von *Crepidula fornicata*. In seiner Untersuchung stellte der Verfasser genau die Lage der Zellen fest. Er beobachtete, dass bereits im Ei, nachdem es durch eine Querfurchung in zwei Blastomeren getheilt worden war, die zukünftigen Körperachsen des Embryos zum Ausdruck kamen. Nachdem durch eine, auf der ersten senkrecht stehenden Furchung der Keim in vier Blastomeren zerfallen war, war auch bereits der Ursprung des Mesoderms fixirt. Das linke hintere Makromer enthält neben Ektoderm und Entoderm auch die zukünftigen Urmesodermzellen. Innerhalb dreier Theilungen schnürt sich das gesammte Ektoderm in Gestalt von Mikromeren von den Makromeren ab. Aus dem übrigbleibenden Theil der letzteren bildet sich das Entoderm.

Ebenfalls konnte KOFOID (42 u. 43) in einer größeren Untersuchung über die Entwicklung von *Limax* nachweisen, dass auch hier in der Bildung des Mesoderms derselbe Typus auftrat, wie er von HEYMONS, CONKLIN und Anderen beschrieben worden war. Von einer der hin-

teren großen Makromeren entstand eine Urmesodermzelle, welche sich durch Theilung zu Mesodermstreifen entwickelte.

Der Verfasser erwähnt jedoch, dass es ihm nicht möglich gewesen sei, festzustellen, ob nicht doch einzelne Mesodermelemente im Verlauf der Entwicklung von dem äußeren Blatte entweder durch Auswanderung oder durch Theilung geliefert würden. Zu ähnlichem Resultate kommt SCHMIDT (46) bei derselben Form, indem er zwei Urmesodermzellen bei *Succinea* beschreibt, welche am vegetativen Pol in die Furchungshöhle rücken. Den Ursprung der Zellen konnte SCHMIDT nicht feststellen. Der Verfasser bemerkte bei dieser Form, dass keine Mesodermstreifen zur Ausbildung gelangten, sondern die Zellen zerstreut in der Furchungshöhle lagen.

Einige interessante Resultate wurden neuerdings von CRAMPTON (35) bei zwei Süßwasserpulmonaten, *Physa heterostropha* und *Limnaea columella*, gefunden. *Physa* besitzt eine linksgewundene Schale, während *Limnaea* rechtsgewunden ist. Während nun *Limnaea*, wie die übrigen untersuchten Formen mit rechtsgewundener Schale, ihre Mikromeren nach rechts absehnürt, wie überhaupt der ganze Verlauf der Furchung eine Rechtsdrehung aufweist, tritt bei *Physa*, welche eine linksgewundene Schale besitzt, der umgekehrte Modus in der Furchung auf. Alle Blastomeren zeigen eine ausgesprochene Drehung nach links.

Den Ursprung des Mesoderms hat der Verfasser leider noch nicht verfolgt, so dass wir weitere Mittheilungen abwarten müssen. Würden jedoch auch hier Urmesodermzellen aufgefunden werden, so würde möglicherweise ihre Absehnürung auch in entgegengesetzter Richtung stattfinden, wie bei allen übrigen bekannten Formen.

Ohne Zweifel haben wir auch bei *Siphonaria*, welche neuerdings von FUJITA (37) auf ihre Furchung hin untersucht wurde, ähnliche Verhältnisse wie bei den vorstehend beschriebenen Formen. Das Mesoderm entsteht, wie gewöhnlich, aus dem hinteren, größeren Makromer. Es ist indessen sehr interessant, dass noch ein Theil des Mesoderms aus Mikromeren der vierten Generation gebildet wird.

Nach diesen Ergebnissen war es nicht wunderbar, dass der Ursprung des Mesoderms allein auf die so häufig auftretenden Urmesodermzellen zurückgeführt und nachdrücklich von jeher die Ansicht zurückgewiesen worden war, dass Ektodermzellen aus ihrem Epithelverbande in die primäre Leibeshöhle rücken könnten, um dort zu Mesodermzellen zu werden.

Die Angaben betreffs dieses letzteren Punktes haben sich jedoch

in neuerer Zeit so stark vermehrt, dass sie nicht mehr ignorirt werden können.

Ich habe bereits in meiner Litteraturübersicht die Fälle zusammengestellt, in denen eine ektodermale Entstehung des mittleren Blattes mehr oder weniger sicher behauptet worden war. In jener Zeit hätten sie nicht die Beachtung gefunden und den Werth gehabt wie heute, nachdem die speciellen Arbeiten WILSON's (31), LILLIE's (45) etc. der Öffentlichkeit übergeben worden sind.

In meiner Arbeit habe ich SARASIN (*Bythinia*), BOBRETZKY (*Fusus*), FOL (einige Gastropoden) und SALENSKY (*Vermetus*) als Vertreter der Auffassung von der ektodermalen Entstehung des Mesoderms genannt.

Ich hatte mich auf die Gastropoden beschränkt. LILLIE (45) führt jedoch in seiner speciellen Arbeit noch Fälle aus anderen Gruppen an, und ich will es mir nicht versagen, sie an dieser Stelle ebenfalls kurz zu erwähnen.

Verfasser erwähnt, dass die Beobachtungen SARASIN's wie FOL's durchaus nicht ganz zu verwerfen seien, obgleich sowohl bei *Bythinia* von v. ERLANGER (7), wie bei *Clione* von KNIPOWITSCH (13) und bei *Planorbis* von RABL (24) Urmesodermzellen beobachtet seien.

Bei *Cyclas* sollen nach ZIEGLER (32) möglicherweise an bestimmten Stellen des Ektoderms Mesenchymzellen in die primäre Furchungshöhle einwandern. STAUFFACHER (47) wagt dasselbe ebenfalls bei *Cyclas*, wenn auch nur schüchtern anzudeuten, obgleich auf seiner Abbildung Fig. 32 das Auswandern einer Ektodermzelle deutlich gezeichnet ist.

Wir wissen aus den früheren Arbeiten von KLEINENBERG (41) und WILSON (31), dass Ersterer bei *Lopadorhynchus*, Letzterer bei *Nereis* die Betheiligung von Ektodermzellen zur Bildung mesodermaler Organe aufgestellt hat. Fernerhin lenkt der Verfasser die Aufmerksamkeit der Leser auf GOETTE's Figuren über *Anodonta* (38), in deren primärer Leibeshöhle Mesenchymzellen liegen, welche LILLIE vom Ektoderm entstanden denkt.

Ebenfalls hatte bereits früher LANKESTER für das Pilidium eine Betheiligung von Ektodermzellen für den Aufbau mesodermaler Organe in Anspruch genommen.

Speciell bei *Unio* (LILLIE, 45) schnürt sich auf dem 32zelligen Stadium eine große Mesodermzelle von dem hinteren Makromer ab. Diese lässt im Verlauf der Furchung die Mesodermstreifen entstehen.

Es ist nun von Interesse, dass nicht das ganze mittlere Blatt

aus diesen Mesodermstreifen hervorgeht, sondern mesodermale Gebilde der Larvenperiode, wie z. B. die Strangzellen der Autoren, welche allseitig die primäre Leibeshöhle durchziehen, aus eingewanderten Ektodermzellen gebildet werden.

LILLIE nennt dieses Mesenchym im Gegensatz zu den echten Mesodermstreifen »larvales Mesoderm«.

Ähnliche Verhältnisse wurden bei *Paludina* von mir vorgefunden, ohne dass es jedoch möglich war, Mesodermstreifen, entstanden aus Urmesodermzellen, nachzuweisen.

Ich muss nun zum Schluss noch auf eine kleinere Mittheilung, welche nochmals die Mesodermfrage bei *Paludina vivipara*, der von mir untersuchten Form, behandelt, etwas genauer eingehen.

Im Morphol. Jahrb., XXII. Bd. 1894, p. 113—118 (36) findet sich eine Notiz v. ERLANGER's über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*, welche v. ERLANGER bereits im Jahre 1891 in einer größeren Arbeit behandelt hatte. Der Verfasser hält hierin auf Grund beigegebener Photogramme seine in vorliegender Abhandlung widerlegte Behauptung über das Vorkommen von Cölomsäcken bei *Paludina* aufrecht, nachdem in dem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT und HEIDER Zweifel über die Richtigkeit der früheren Befunde v. ERLANGER's geäußert worden waren.

Überblickt man die der Schrift beigegebene Tafel V, so ist ersichtlich, dass die Photogramme nicht zur Stützung der Befunde v. ERLANGER's dienen können.

Betrachten wir kurz die gegebenen vier Photogramme, so bemerken wir, dass dasjenige in Fig. 1 nahezu vollständig der Zeichnung entspricht, welche rechts daneben nochmals gegeben wurde, obwohl auch diese Abbildung nicht als eine den Schnitt genau erläuternde Zeichnung anzusehen ist, da Zahl und Größe der Zellen (z. B. auf der linken Seite der Figur) in Zeichnung und Photogramm nicht entsprechend sind. Dieses Bild stellt eine ältere Gastrula dar und beweist, dass keine Mesodermzellen in der Furchungshöhle zu finden sind. Solche kommen, wie ebenfalls aus meinen Abbildungen zu ersehen ist, thatsächlich nicht vor.

Da auf diesem jungen Stadium die Bildung eines Cöloms noch nicht vor sich gehen kann, weil überhaupt keine Mesodermzellen vorhanden sind, so würde dieser Schnitt für unsere Betrachtung nicht ganz von derselben Bedeutung sein, wie die nachfolgenden. Was die Brauchbarkeit der Abbildung anbelangt, so ist sie die einzige.

auf welcher Zellgrenzen und Zellkerne gut wiedergegeben sind, sonst dient sie nur dazu, um den weniger guten Erhaltungszustand der in den übrigen Figuren dargestellten Schnitte deutlich zu machen.

Die nächste Abbildung (Fig. 2) giebt uns ein nicht besonders gut ausgeführtes Photogramm mit verwaschenen Kernen und Zellgrenzen wieder, so dass sich unwillkürlich der Gedanke aufdrängt, man habe es mit minderwerthig erhaltenem Material zu thun. v. ERLANGER bezeichnet dieses als sein »allerwichtigstes Stadium«. Es ist mir beim besten Willen nicht möglich, das aus dem Schnitt herauszulesen, was der Verfasser hineinlegt. Speciell an einer sehr wichtigen Stelle des Präparates, am Übergange des Urdarmes in das Cölom, sind die Zellen undeutlich, so dass sie das Aussehen von Plasmamassen annehmen, an denen eine Zellenstruktur nicht zu unterscheiden ist. In der Zeichnung freilich findet sich das Fehlende ergänzt; ein Vergleich derselben mit dem Photogramm ergibt, dass sie diesem noch weniger entspricht, als es bei der vorigen Figur der Fall war. Nebenbei bemerke ich, dass ich nach meinen Erfahrungen den vermeintlichen Cölomsack für eine Anhäufung von Mesenchymzellen und das betreffende Stadium für älter halten muss, als v. ERLANGER es thut. Aus diesen Gründen vermag ich dem Stadium die Beweiskraft nicht zuzuerkennen, welche ihm von v. ERLANGER beigelegt worden ist. Ich möchte glauben, dass Jeder, welcher die Abbildung objektiv betrachtet, mir beipflichten wird. Wie v. ERLANGER das Stadium zu deuten wusste, lehrt die beigegebene schematisirte Figur.

Die nächste Figur (Fig. 3) stellt einen Querschnitt durch die Mitte eines Eies dar. Der Cölomsack soll sich bereits vom Urdarm abgeschnürt haben. Die Abbildung (Photogramm) ist jedoch noch weit unklarer als Fig. 2, so dass es unmöglich ist, auch nur das Geringste mit einiger Sicherheit daraus zu erkennen. Ich kann nicht recht verstehen, wie der Verfasser die dabeistehende Figur aus dem Photogramm herauskonstruirt hat.

Wir können bei dieser Abbildung nicht mit Sicherheit entscheiden, wie der Schnitt geführt worden ist. Die ganze Form des Keimes, die Lage der Velarzellen, das Verhalten der übrigen Zellen scheint beinahe mehr dafür zu sprechen, dass wir hier eher einen Längsschnitt als einen Querschnitt vor uns haben. Eigenthümlich ist auf diesem Stadium das Verhalten des Mesoderms. Es soll als Cölomsack abgeschnürt sein. Es ist nun möglich, ein paar unregelmäßige Zellhaufen neben dem Entoderm zu bemerken, dass diese

aber einen abgeschnürten Cölomsack vorstellen, kann man gewiss nicht sagen. In welcher Weise der betreffende Schnitt durch die Zeichnung ergänzt wurde, eine Art und Weise, die meines Erachtens nicht erlaubt ist, lässt sich durch eine Vergleichung von Zeichnung und Photogramm wieder ohne Weiteres erkennen, und ich halte es nicht für nöthig, auf die Differenzen beider im Speciellen einzugehen. Die zuletzt beschriebenen beiden Stadien werden von v. ERLANGER als beweisend angesehen. Ob sie es sind, überlasse ich dem Urtheil der Fachgenossen.

Das letzte Stadium (Fig. 4) ist von geringerer Bedeutung für die Streitfrage des Mesodermursprunges. Ich will jedoch trotzdem ein paar Worte darüber sagen. Es stellt ein älteres Stadium der Entwicklung im Frontalschnitt dar und soll beweisen, dass wir ganz »deutlich« ein parietales und viscerales Cölomblatt unterscheiden können.

Ich habe mich vergeblich bemüht, eine Andeutung der beiden Blätter in dem betreffenden Photogramm zu finden. Im Schema, welches der Verfasser zur Erläuterung rechts daneben zeichnet, ist das Cölom vorhanden, aber im Photogramm fehlt es. Ich sehe beim besten Willen immer nur zwischen Ektoderm und Entoderm dieses Stadiums eine (mesodermale) Zellenschicht und kann keine Andeutung einer zweiten auffinden. Fernerhin konstatirt der Verfasser nach nochmaliger genauer Durchsicht seiner Präparate nachträglich auf dem zuletzt erwähnten Stadium zwei Zellen, in der Nähe des Blastoporus in der Furchungshöhle liegend, welche er für Urmesodermzellen anspricht, so dass also nicht nur durch einen Urdarmdivertikel, sondern auch durch Urmesodermzellen das Mesoderm gebildet würde.

Ich habe genau festgestellt, dass die erwähnten beiden hellen Zellen, welche niemals vollständig frei in der Furchungshöhle liegen, sondern im Epithelverbande verbleiben, keine Elemente zur Bildung des mittleren Blattes liefern, sondern höchst wahrscheinlich als sog. »Analzellen« anzusprechen sind. Sie sind auf meinen Abbildungen deutlich zu erkennen.

Es genügt mir, feststellen zu können, dass auch in der angeführten Publikation v. ERLANGER's die Theorie des Cölomsackes nicht die geringste Stütze gefunden hat, sondern durch die Wiedergabe ungenügender Präparate in Photogrammen noch hinfälliger gefunden ist.

Wie die Bildung des Mesoderms vor sich geht, und wie der Schluss des Blastoporus zu Stande kommt, ist aus meiner Untersuchung

zu ersehen, so dass ich an dieser Stelle nicht nochmals darauf einzugehen brauche.

Hervorheben möchte ich hier nochmals, dass ich die Untersuchungen über den Ursprung des Mesoderms bei *Paludina* bereits vor drei Jahren abgeschlossen hatte, jedoch bis heute zur Kontrolle fortgeführt habe, ohne dass es mir gelungen wäre, auch nur im geringsten meine Ansicht über das Gewonnene ändern zu können. Ich verfügte während dieser Zeit über eine bedeutende Zahl von Furchungsstadien wie älteren Embryonen, so dass ich den wohlgemeinten Rath v. ERLANGER'S, »TÖNNIGES hätte bei der Gastrulation beginnen und sich alle Stadien bis zur Auflösung des Cölomsackes in Spindelzellen in möglichst großer Anzahl verschaffen sollen«, bereits lange Zeit vorher befolgt hatte, ehe er gegeben wurde. Ich habe nicht nur mit der Gastrulation begonnen, sondern habe mich auch in eingehender Weise mit der Furchung beschäftigt. Fernerhin habe ich eine große Anzahl von Schnittserien hergestellt, so dass auch nach dieser Seite hin meine Untersuchungen auf sicherer Basis ruhen.

Marburg i. Hessen, den 20. Februar 1896.

Litteraturverzeichnis.

1. F. BLOCHMANN, Über die Entwicklung von *Neritina fluviatilis* Müll. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1881.
2. F. BLOCHMANN, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
3. N. BOBRETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
4. O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
5. E. G. CONKLIN, Preliminary Note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*. John Hopk. Univ. Circ. Vol. X. 1891.
6. R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Theil. Morph. Jahrb. v. GEGENBAUR. Bd. XVII. 1891.
7. R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. Mitth. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. X. 1892.
8. H. FOL, Études sur le développement des Ptéropodes. Archives de zoologie expérimentale. Vol. IV. 1875.
9. H. FOL, Études sur le développement des Hétéropodes. Archives de zoologie expérimentale. Vol. V. 1876.

10. H. FOL, Développement des Gastéropodes pulmonés. Archives de zoologie expérimentale. Vol. VIII. 1879—1880.
 11. M. GANIN, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte. 1873. Referat darüber im Jahresbericht über Anat. und Physiol. Bd. II. 1872.
 12. C. A. HADDON, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journal of Microsc. Science. Vol. XXII. 1882.
 13. H. v. IHERING, Entwicklungsgeschichte von *Helix*. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. IX. 1875.
 14. N. KNIPOWITSCH, Über die Entwicklung von *Clione limacina*. Biol. Centralblatt. Bd. XI. 1891.
 15. A. KOWALEVSKY, Embryogénie du *Chiton Polii*. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Tome I. 1882.
 16. A. KOWALEVSKY, Étude sur l'embryogenie du *Dentale*. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Tome I. 1883.
 17. F. LEYDIG, Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
 18. E. RAY LANKESTER, On the development of the Pond Snail. Quart. Journ. of microscopical Science. 1874.
 19. E. RAY LANKESTER, On the invaginate Planula or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of microsc. Science. N. S. XV. 1875.
 20. E. RAY LANKESTER, On the coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of microsc. Science. Bd. XVI. 1876.
 21. L. MANFREDI, Le prime fasi dello sviluppo dell' *Aplysia*. Atti acad. Napoli. Vol. IX. 1882.
 22. J. PLAYFAIR MACMURRICH, A contribution to the embryology of the proso-branch Gastropods. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. III. 1886.
 23. WILLIAM PATTEN, The embryology of *Patella*. Arbeiten d. zool. Instituts zu Wien. Bd. VI. 1885.
 24. C. RABL, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX. 1875.
 25. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
 26. C. RABL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitzber. der k. Akademie der Wiss. Wien. LXXXVI. Jahrg. 1883.
 27. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
 28. W. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten und Referat. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
 29. W. SALENSKY, Études sur le développement du *Vermet*. Archives de Biologie. Vol. VI. 1885.
 30. P. SARASIN, Die Entwicklungsgeschichte der *Bythinia tentaculata*. Inaug.-Dissertation. Wiesbaden 1882.
 31. WLADIMIR WOLFSON, Die embryonale Entwicklung des *Lymnaeus stagnalis*. Bullet. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. 26. Jahrg. 1880.
 32. E. WILSON, The Cell-Lineage of *Nereis*. A contribution to the cytogeny of the Annelid body. Journ. of Morphology. Vol. VI. 1892.
 33. H. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
-

Nachtrag.

34. E. G. CONKLIN, The Cleavage of the Ovum in *Crepidula fornicata*. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
35. H. E. CRAMPTON, Reversal of Cleavage in a Sinistral Gastropod. Annals. N. Y. Acad. Sci. VIII. 1894.
36. R. v. ERLANGER, Zur Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
37. T. FUJITA, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zool. Magazine. Vol. VII. No. 79. Tokyo 1895.
38. GOETTE, Bemerkungen über die embryonale Entwicklung von *Anodonta piscinalis*. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
39. K. HEIDER, Über die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*. Theil I. p. 12.
40. R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea*. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
41. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1885.
42. KOFOID, On some larvs of cleavage in *Limax*. in: Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. January 1894.
43. KOFOID, On the early development of *Limax*. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXVII.
44. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Heft III. 1893.
45. F. R. LILLIE, The Embryology of the Unionidae. Journal of Morphology. Vol. X. 1895.
46. F. SCHMIDT, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrbuch. Bd. VII. Abth. f. Anat. u. Ontog. 1894.
47. H. STAUFFACHER, Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*. Inaug.-Dissertation der Universität Zürich. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>Animl. P.</i> , animaler Pol;	<i>Oe</i> , Ösophagealeinstülpung;
<i>an</i> , After;	<i>Os</i> , Mund;
<i>blp</i> , Blastoporus;	<i>P</i> , Perikard (<i>P</i> linker, <i>P'</i> rechter Abschnitt);
<i>D</i> , Darm;	<i>R</i> , Radulasack;
<i>dors</i> , dorsal;	<i>Schd</i> , Schalendrüse;
<i>E</i> , Enddarm;	<i>Scha</i> , Schale;
<i>F</i> , Furchungshöhle;	<i>Sept</i> , Septum;
<i>Fu</i> , Fuß;	<i>Sf</i> , Schalenfalz;
<i>L</i> , Leber;	<i>vegt. Pol</i> , vegetativer Pol;
<i>M</i> , Magen;	<i>vent</i> , ventral;
<i>Mf</i> , Mantelfalte oder Mantelwulst;	<i>V</i> , Velum.
<i>ms</i> , Mesoderm;	

Die Abbildungen sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat gezeichnet. Die Fig. 1—14 sind bei ZEISS 1/18 Immersion in Verbindung mit Ocular I angefertigt. Den übrigen Abbildungen sind die Vergrößerungen beigelegt; zu meist wurde für dieselben die Vergrößerung F und Ocular I gebraucht.

Tafel XXV.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blastula mit geringer, excentrisch gelagerter Furchungshöhle.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine ältere Blastula, deren abgeplatteter vegetativer Pol die beginnende Invagination anzeigt.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Gastrula mit geringer Tiefe des Urdarmes.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine etwas ältere Gastrula.

Fig. 5. Etwas weiter entwickelte Gastrula mit verengtem Blastoporus.

Fig. 6. Vollendete Gastrula ohne Mesoderm, bei welcher der Urmund seine größte Enge erreicht hat (Längsschnitt).

Fig. 7. Sagittaler Längsschnitt durch einen jungen Embryo, bei welchem das Mesoderm in Entstehung begriffen ist. Der Blastoporus ist geschlossen.

Fig. 8. Zweiter sagittaler Schnitt durch dasselbe Stadium.

Fig. 9. Sagittaler Längsschnitt eines Embryos, welcher auf ungefähr derselben Entwicklungsstufe steht wie der der Fig. 7 und 8. Alle drei Schnitte demonstrieren die erste Entstehung des Mesoderms durch Auswanderung von Ektodermzellen (*ms*).

Fig. 10. Sagittaler Schnitt durch ein etwas älteres Stadium mit vermehrter Zelleinwanderung.

Fig. 11. Abermals ein sagittaler Längsschnitt mit verstärkter Mesodermbildung in die etwas erweiterte Furchungshöhle. Der präorale Wimperkranz ist aufgetreten (*V*).

Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt (dieselbe Serie).

Fig. 13. Abbildung eines Stadiums, in welchem die Zellauswanderung ihren Höhepunkt erreicht hat. Die Anlage der Schalendrüse macht sich als Verdickung der dorsalen Ektodermwand bemerkbar (sagittaler Längsschnitt).

Fig. 14. Dasselbe Stadium mit neu gebildeter Afteröffnung.

Fig. 15. Sagittaler Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem die ventrale Mesodermischiicht ausgebildet ist und nur noch vereinzelt Ektodermzellen in die primäre Leibeshöhle treten. Vergr. 540.

Tafel XXVI.

Fig. 16. Sagittaler Längsschnitt durch das Trochophorastadium von *Paludina*. Das Stomodaeum (*Oe*) beginnt sich zu bilden. Die Schalendrüse hat sich etwas eingesenkt. Die ventrale Mesodermmasse hat sich aufgelöst. Vergrößerung 405.

Fig. 17. Etwas älteres Stadium (Trochophora). Der Fuß (*Fu*) beginnt sich vorzuwölben. Vergr. 405.

Fig. 18. Frontalschnitt durch das Stadium Fig. 17, um die vollständige Auflösung der ventralen Mesodermischiicht zu zeigen. Vergr. 540.

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryo, welcher etwas

älter als derjenige auf Fig. 17 ist. Die Schalendrüse ist getroffen, sie enthält in ihrem ausgeschiedenen Conchiolin den erwähnten Chitinpfropf. Zu beiden Seiten des Darmes an der Ventralfläche des Embryos sind zwei Mesoderm-anhäufungen (*P* und *P'*) aufgetreten. Aus ihnen bilden sich die beiden Perikardialbläschen. Vergr. 405.

Fig. 20. Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium. In den beiden Anhäufungen sind Hohlräume aufgetreten. Vergr. 405.

Fig. 21. Querschnitt durch ein späteres Stadium. Die Schale beginnt sich zu bilden. Die beiden Perikardialbläschen sind zusammengerückt und bilden durch Aneinanderlegen zweier Wände das Septum (*Sept.* Vergr. 405.

Fig. 22. Längsschnitt (sagittal) durch dasselbe Stadium. Vergr. 145.

Fig. 23. Querschnitt durch ein älteres Stadium. Das Septum hat sich aufgelöst, und es ist ein einheitlicher Perikardialraum vorhanden. Vergr. 355

Fig. 4.

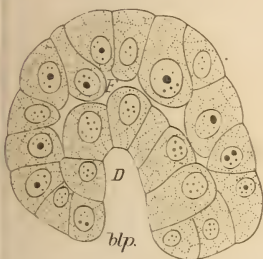


Fig. 5.

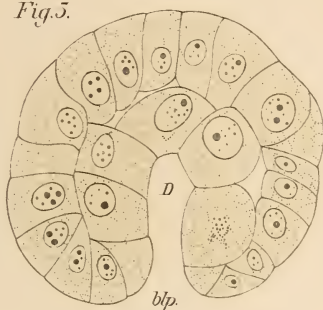


Fig. 6.

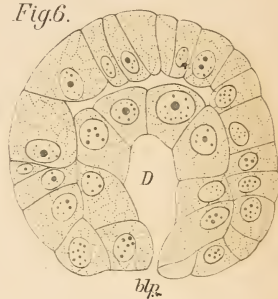


Fig. 10.

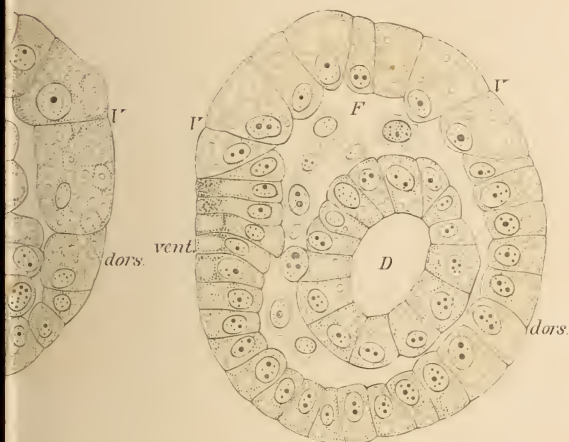


Fig. 11.

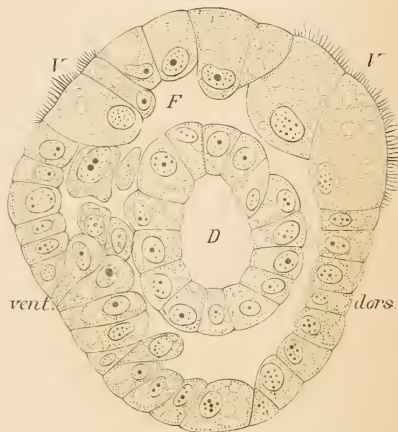


Fig. 14.

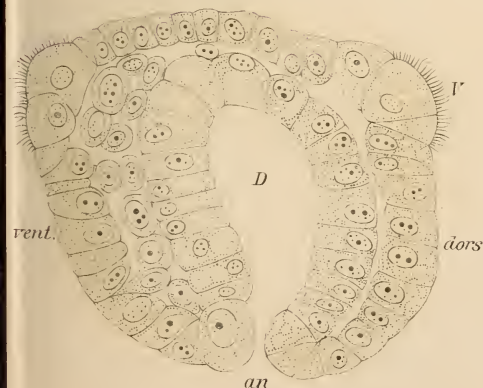


Fig. 15.

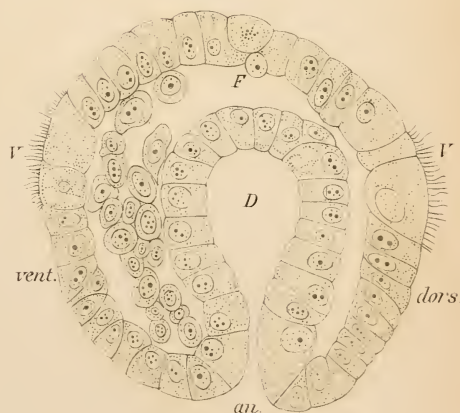


Fig. 1.

anim. P.

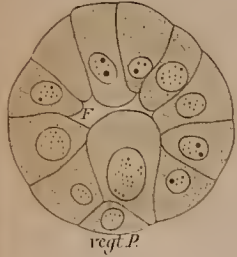


Fig. 2.

anim. P.

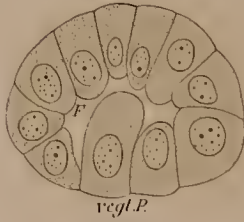


Fig. 3.

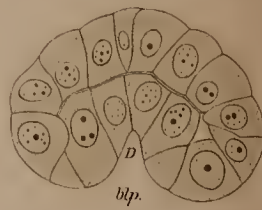


Fig. 4.

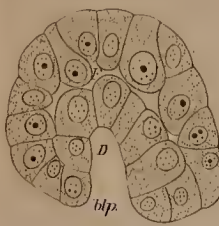


Fig. 5.

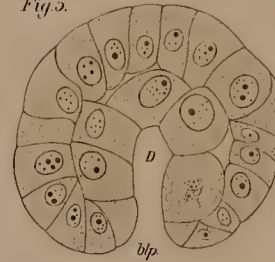


Fig. 6.

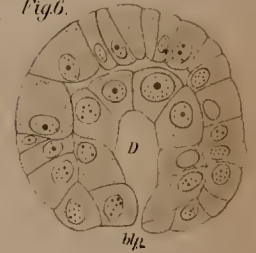


Fig. 7.

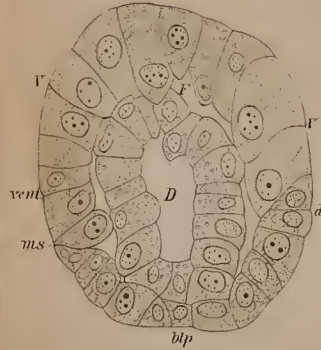


Fig. 8.

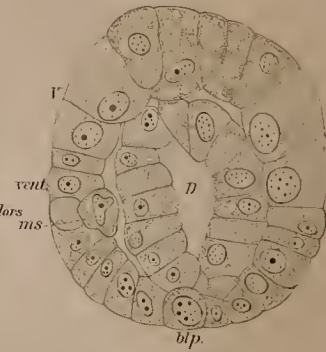


Fig. 9.



Fig. 10.

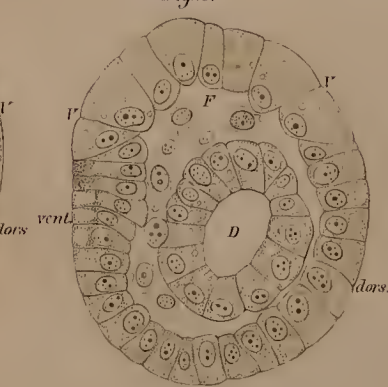


Fig. 11.

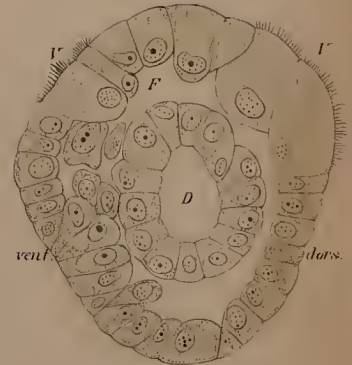


Fig. 12.



Fig. 13.

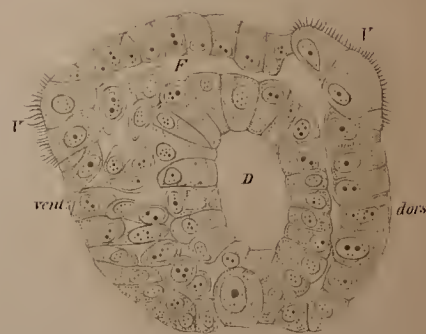
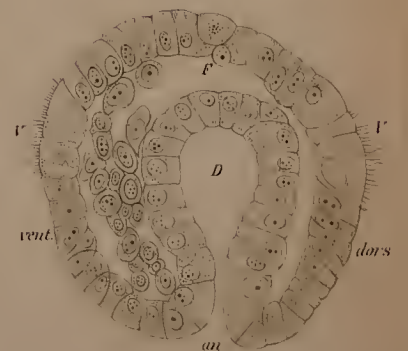


Fig. 14.



Fig. 15.



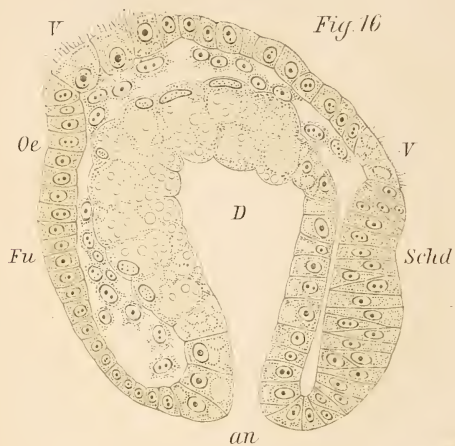


Fig. 16

Fig. 17

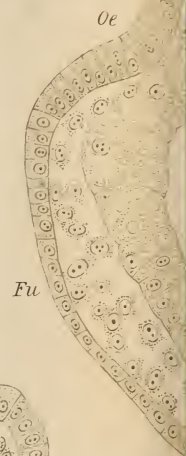


Fig. 19.

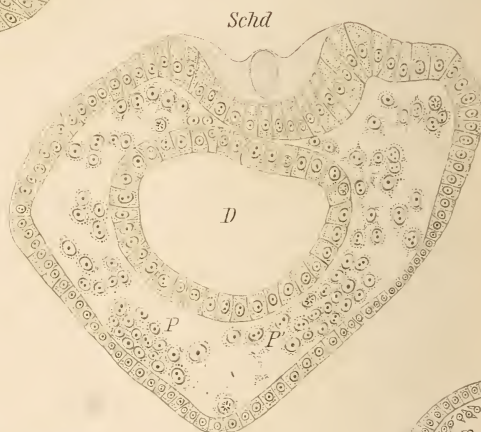


Fig. 21.

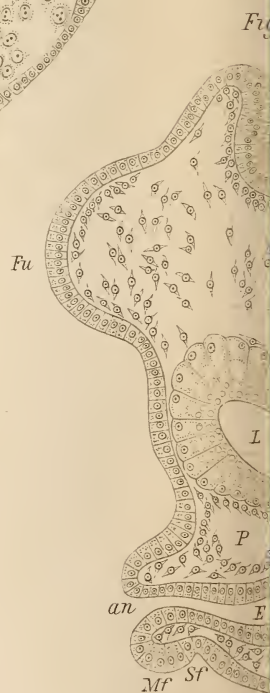
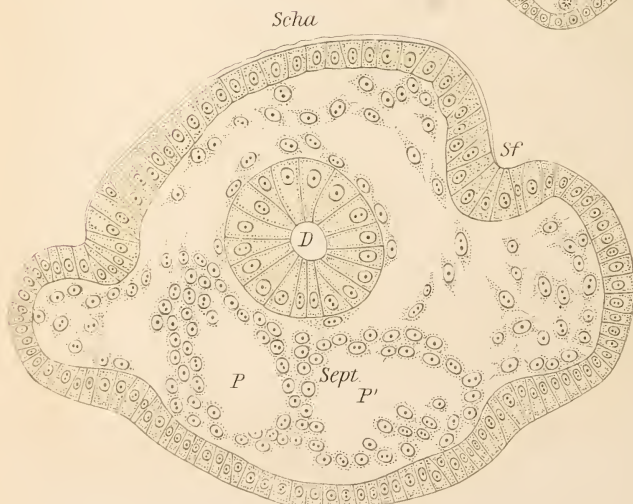


Fig. 18.

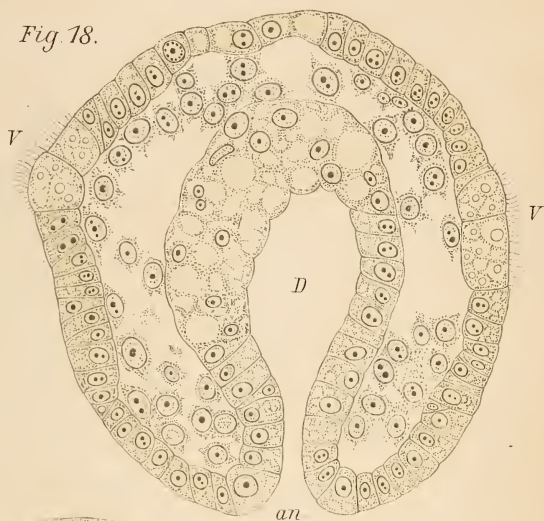


Fig. 20.

Schd

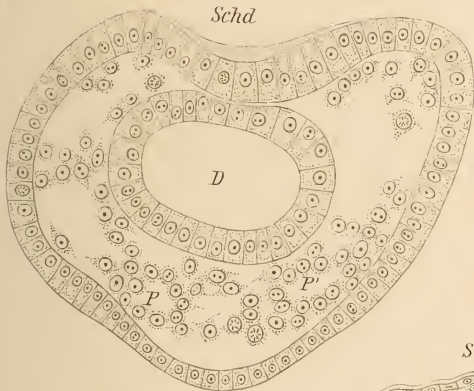


Fig. 23.

Scha

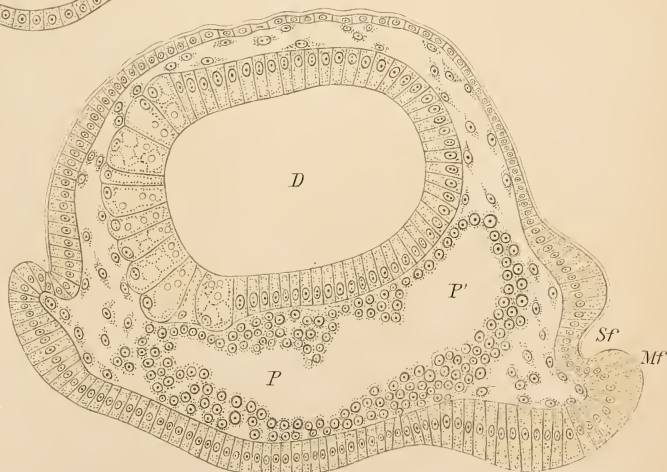




Fig. 16

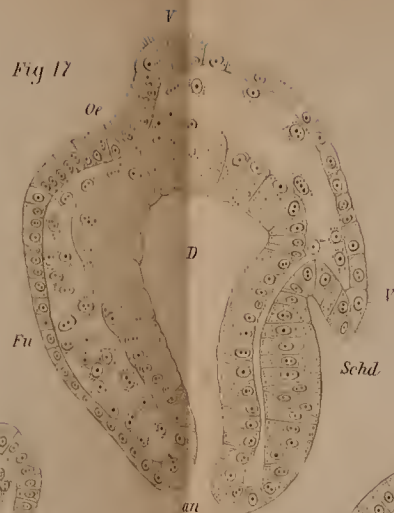


Fig. 17

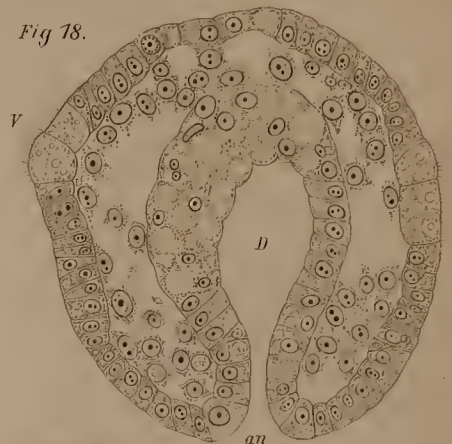


Fig. 18.



Fig. 19

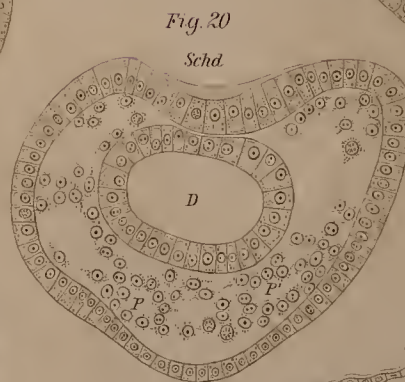


Fig. 20

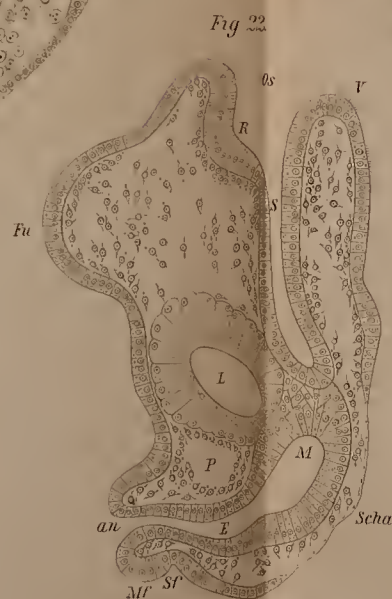


Fig. 22

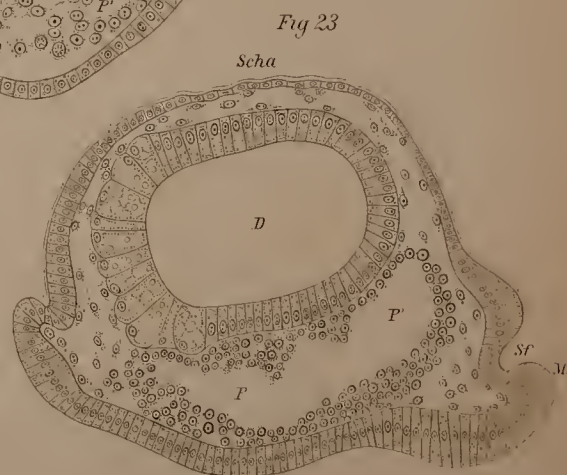
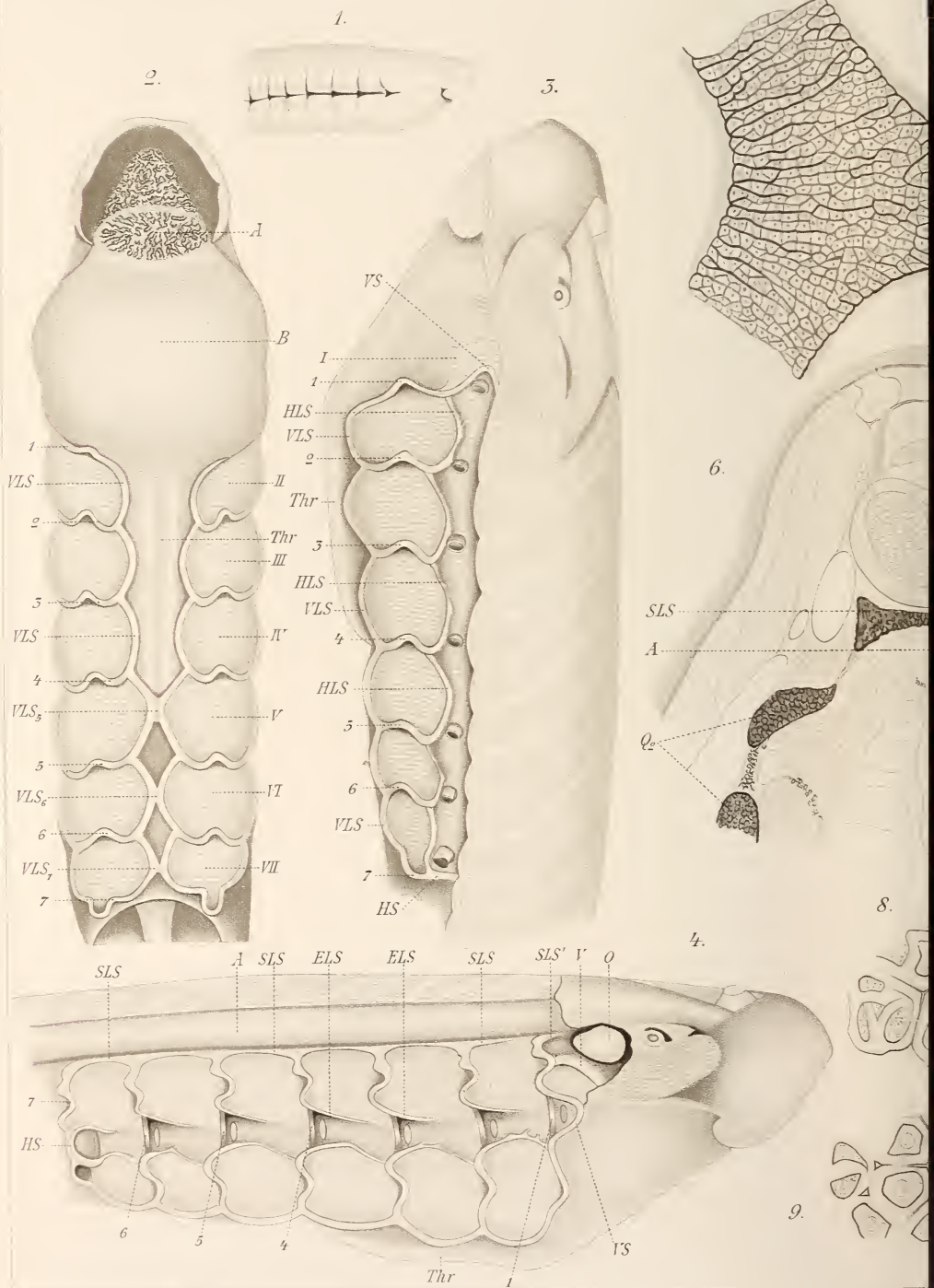


Fig. 23



Fig. 21



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1895-1886

Band/Volume: [61](#)

Autor(en)/Author(s): Tönniges Carl

Artikel/Article: [Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. 541-605](#)