

Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*.

Von

H. Otto und C. Tönniges.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel XXII—XXVII und 29 Figuren im Text.

I. Herkunft und Anlage der Organe.

Mesoderm und Pericard. Von C. TÖNNIGES und H. OTTO.

II. Organentwicklung.

1) Herz und Gefäße. Von C. TÖNNIGES.

2) Nieren und Ausführgänge. Von H. OTTO.

3) Geschlechtsorgane. Von H. OTTO.

III. Theoretische Betrachtungen betreffs

1) Pericard- und Herzverhältnisse. Von C. TÖNNIGES.

2) Nieren- und Gonadenverhältnisse. Von H. OTTO.

Einleitung.

Im Anschluß an seine Untersuchungen über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina* studierte TÖNNIGES die weitere Entwicklung, und zwar besonders im Hinblick auf die mesodermalen Teile, was schon deshalb nahe lag, weil er speziell in dieser Beziehung mit den Angaben v. ERLANGERS am wenigsten übereinstimmen konnte. Wenn dies bezüglich der frühen Entwicklungsstadien der Fall war, so mußte auch Zweifel hinsichtlich der späteren Stadien aufsteigen, und so erschien es wünschenswert, daß auch die wichtigen Beobachtungen v. ERLANGERS über die Organogenese dieses Prosobranchiers einer Nachprüfung unterzogen wurden. Die hierüber vorliegenden Untersuchungen von TÖNNIGES sind bereits vor einer Reihe von Jahren angestellt, völlig abgeschlossen und auch niedergeschrieben worden. Von ihrer Veröffentlichung hat TÖNNIGES damals abgesehen.

Im Jahre 1899 veröffentlichte TÖNNIGES¹ seine Untersuchungen

¹ C. TÖNNIGES, Zur Organentwicklung von *Paludina vivipara*. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Nr. 1. Januar 1899.

in einer kurzen Mitteilung in den Marburger Sitzungsberichten, teils aus den oben genannten Gründen, teils im Hinblick auf die neueren Arbeiten über Gastropodenentwicklung, speziell diejenigen von MEISENHEIMER¹ über *Limax maximus* (1896 u. 1898). Dieselben bieten mit der früheren Publikation von TÖNNIGES über *Paludina* insofern gewisse Berührungspunkte, als MEISENHEIMER nicht ein, im Sinne der früheren Autoren von Urmesodermzellen herrührendes Mesoderm feststellen konnte, sondern die sonst »mesodermalen Organe«, wie Pericard, Herz und Niere, auf eine gemeinsame Organanlage zurückführt, die in Form einer Ectodermwucherung entsteht. Weiterhin kommt nach MEISENHEIMERS Untersuchungen an *Limax maximus* ein anderer Punkt in Betracht; das Herz bildet sich nämlich bei dieser Form nicht nach dem Pericardium und aus diesem heraus, sondern entsteht vor dem letzteren. Das Pericard hingegen bildet sich erst sekundär durch Loslösung der äußeren Zellschicht vom ursprünglichen Herzschlauch. Ferner wurden in jüngster Zeit auch die älteren Untersuchungen RABLS² über *Planorbis*, einem basommatophoren Pulmonat, im hiesigen Institute nachgeprüft³, da sie insofern von den neuen Befunden über Gastropodenentwicklung abwichen, als RABL, wie v. ERLANGER bei *Paludina*, die Entstehung von Pericard, Herz, Niere aus dem Mesoderm, in diesem Falle aus der Makromere D stammend, nachwies. Somit erschien wegen der nahen Beziehungen dieses Pulmonaten und *Paludina* hinsichtlich der Herkunft und Anlage von Pericard, Herz, Niere, auch die Nachprüfung und Veröffentlichung der gewonnenen Resultate der Entwicklung von *Paludina* wünschenswert.

Dieses sind einige so wichtige Punkte, welche, wie gesagt, dazu drängten, die an *Paludina* gewonnenen Ergebnisse mitzuteilen.

Aus diesem Grunde haben in der vorliegenden Abhandlung die Pericard-, Herz- und Nierenbildung, und im Anschluß hieran diejenige der Genitalorgane auch eine besondere Berücksichtigung erfahren.

Die Ausbildung der allgemeinen Körperform, des Nervensystems und im Zusammenhang damit die der Sinnesorgane und schließlich auch die des Circulationssystems tritt dafür mehr in den Hintergrund,

¹ J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. I. u. II. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXII u. LXIII. 1896 u. 1898.

² C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

³ O. POETZSCH, Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie. XX. Bd. Heft 3. 1904.

obwohl sie immerhin, sobald es zum allgemeinen Verständnis der Entwicklungsvorgänge nötig war, genügende Berücksichtigung erfahren hat.

Während TÖNNIGES speziell die Bildung des Herzens und der Gefäße ausarbeitete, untersuchte ich an der Hand neu angefertigter Präparate nochmals die bereits von TÖNNIGES festgestellte Bildung des Mesoderms, sowie diejenige des Pericards und der Herz- und Nierenanlage, die einige Erweiterungen erfuhren. Speziell machte ich es mir zur Aufgabe, das weitere Verhalten der beiden Nieren und ihrer Ausführgänge, sowie vor allem die Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zu ihrer definitiven Gestaltung zu studieren. Eine Bearbeitung gerade der ältesten Stadien der Geschlechtsorganentwicklung war aus dem Grunde geboten, weil noch vor Abschluß meiner Untersuchungen J. DRUMMOND¹ eine Arbeit über die Entwicklung von *Paludina* veröffentlichte, in der ich zwar einerseits eine teilweise Bestätigung meiner eignen Befunde vorfand, anderseits aber die Notwendigkeit einer eingehenderen Darstellung der Genitalorganentwicklung sowohl in den früheren, als auch in den späteren Stadien bedingt sah.

Im Anschluß hieran habe ich die den Hauptteil der DRUMMOND'schen Untersuchungen ausmachenden Betrachtungen über die Torsionsverhältnisse bei *Paludina* und über die verschiedenen bestehenden Theorien der Gastropodenasymmetrie einer Nachprüfung unterzogen. Ich bemerke bereits an dieser Stelle, daß ich diese wichtigen Befunde J. DRUMMOND'S nur bestätigen kann und ihre Ansichten betreffs Entstehung der Asymmetrie fast in sämtlichen Punkten für zutreffend halte.

Material und Untersuchungsmethoden.

Dadurch, daß ich nach einer, nach den verschiedenen Hauptaltersstufen der Embryonen aufgestellten Tabelle unter jeweiliger Eintragung von Datum und Anzahl der gesammelten Embryonen von Anfang an mein Material sortierte, kannte ich mein Material genügend, um das Fehlen eines Stadiums auszuschließen. Zugleich kann ich an der Hand dieser Tabelle die Angaben von TÖNNIGES² über die verschiedenen Entwicklungsperioden der einzelnen Jahreszeiten bestätigen und vor allem statistisch nachweisen, daß die ältesten sich im Uterus

¹ M. ISABELLA DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journal of Microsc. Sc. Vol. XLVI. T. I. London 1903.

² C. TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.

vorfindenden, schon mit einer starken und gut gewundenen Schale versehenen Embryonen, bereits hier den Winter durchgemacht haben, da man z. B. im Juni und Juli gleichzeitig jüngere und besonders zahlreich diese älteren Embryonen antrifft, während die mannigfachen Übergangsstadien nur in sehr geringer Anzahl auftreten und fast gänzlich fehlen. Erst nach und nach stellen sich diese zahlreicher ein, wie in gleichem Maße die jüngeren spärlicher werden und schließlich völlig schwinden, indem sie eben zu älteren Stadien heranwachsen (August). Von diesen werden die in der Entwicklung am meisten vorgeschrittenen Formen, wenn günstige Bedingungen gegeben sind, geboren, während die übrigen im Uterus überwintern. Diese Zurückbehaltung der Jungen im Mutterleibe ist eine vorteilhafte Einrichtung, welche die Embryonen vor Wechselfällen, namentlich des Austrocknens schützt, und damit die geographische Verbreitung erleichtert.

Um im Winter stets auch frisches, d. h. lebendes Material an der Hand zu haben, brachte ich diese ältesten der sich im Uterus vorfindenden Embryonen in ein geeignetes, mit Wasserpflanzen ausgestattetes und durchlüftetes Aquarium, in welchem sie sich trefflich entwickelten und heranwuchsen. Dadurch, daß ich in bestimmten Zwischenräumen mehrere dieser künstlich geborenen Embryonen konservierte, die andern sich weiter entwickeln ließ, habe ich mir eine lückenlose Reihe auch dieser ältesten Entwicklungsformen verschafft, was namentlich für das Studium der späteren Gestaltung der Geschlechtsorgane von Wichtigkeit war. Auch scheinen die so aufgezogenen Tiere in ihrer Entwicklung schneller fortzuschreiten als ihre Altersgenossen, die die gleiche Zeit im Uterus zubringen müssen, denn, vergleiche ich die jetzt bereits ein halbes Jahr — Anfang August künstlich geborenen — im Aquarium lebenden Embryonen mit einem ältesten Exemplar der sich zu dieser Zeit — Februar — im Uterus befindenden Embryonen, so stelle ich einen beträchtlichen Unterschied in Größe, sowie in Stärke der Schale usw. fest.

Die Methoden der Untersuchung sind bis auf die Konservierung im allgemeinen dieselben, welche TÖNNIGES in seiner Arbeit über Mesodermbildung ausführlich beschreibt, und auf welche ich verweise.

Ich möchte hervorheben, daß neben der Konservierung mit ZENKER- und HERMANN'Scher Flüssigkeit mir namentlich ein Gemisch aus Eisessig-Sublimat-Alkohol beste Dienste geleistet hat; selbst feinste Plasmafortsätze der Mesenchymzellen waren bei jungen wie bei ältesten Embryonen ausgezeichnet fixiert.

Eine Schwierigkeit bieten oft ältere Embryonen; sobald diese Schale und Columellarmuskel entwickelt haben, ziehen sie sich bei einem sie treffenden Reiz äußerst leicht in die Schale zurück, wodurch natürlich das Studium der von solchen kontrahierten Tieren gewonnenen Schnitte sehr erschwert, ja eine bestimmte Orientierung, Schnitt-richtung usw. meist unmöglich ist.

Durch vorsichtigen Zusatz von Cocain gelingt es nach und nach die Tiere zu lähmen und in ausgestrecktem Zustande zu konservieren, wobei aber wieder der Übelstand zu bedenken ist, daß bei zu langem Verweilen in Cocain eine recht bemerkenswerte Maceration eintritt, und daß es nicht leicht ist, genau die Zeit abzapassen, wo zwar Lähmung, aber noch keine Benachteiligung der histologischen Elemente eintritt.

Ich erhielt viele, sehr gut ausgestreckt fixierte Exemplare dadurch, daß ich es dem Zufall überließ und ausgestreckte Embryonen, ohne vorherige Behandlung mit Cocain, mit ZENKERSCHER Flüssigkeit heiß, oder auch mit einem kalten Konservierungsmittel übergieß; unter den in großer Menge so fixierten Objekten befand sich dann stets eine ganz ansehnliche Anzahl gut konservierter Embryonen mit dem gewünschten ausgestreckten Fuß.

Die Schale selbst entkalkte ich durch Salzsäure-Alkohol. Dieses Verfahren wird dadurch erschwert, daß wohl die Schale genügend entkalkt, aber die stärkere noch nicht genügend entkalkte Columella dem Messer erheblichen Widerstand leistet und das Anfertigen tadelloser Schnitte verhindert. Eine zu lange Salzsäurebehandlung ist wiederum für die Gewebe sehr nachteilig.

Man geht am sichersten, wenn man diese älteren Embryonen vor dem Konservieren, also lebend, von ihrer Schale befreit. Nach einiger Übung und mit größter Vorsicht gelingt es, ohne das Tierchen zwischen den Fingern zu zerdrücken, die Schale bis auf eine gewisse Strecke hin mit einer sehr feinen Schere aufzuschneiden, Teile der Schale abzusprengen, und dann durch Festfassen des schon widerstandsfähigen Operculums mittels einer Pincette, das Tier von der Columella abzuwinden und schalenfrei zu konservieren. Zur Erzielung guter Schnitte von im Aquarium lebenden Paludinen weise ich darauf hin, daß das Aquarium keinen Sand oder dergleichen enthalten darf, welcher sich andernfalls im Darmtractus beim Schneiden unliebsam bemerkbar macht.

Die Orientierung geschah mittels Nadel, in der von TÖNNIGES bereits beschriebenen Art. Jedoch wandte ich bei allerjüngsten

Stadien wie Blastulae, Gastrulae und anschließenden Stadien die von R. W. HÖFFMANN im XV. Bande der »Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie« angegebene und im hiesigen Institute viel verwendete, äußerst brauchbare Nelkenöl-Kollodiummethode mit Erfolg an, welche ein genaues Orientieren unter dem Mikroskop ermöglicht und eine bestimmte Schnittrichtung gewährleistet. Diese Einbettungsweise bereitet auch beim Schneiden keine besonderen Schwierigkeiten.

Die Schnittrichtung wurde sagittal, transversal und frontal gelegt; letztere also bei älteren Embryonen parallel der Kriechsohle. Die Schnittstärke beträgt 5μ , bei ältesten Embryonen das Doppelte. Die Querschnitte folgen von hinten nach vorn, so daß die linke Seite des mikroskopischen Bildes und somit der Abbildungen auch der linken Seite des Tieres entspricht.

Als Färbungsmittel habe ich Alaunkarmin und vor allem Hämatoxylin als am besten befunden. Ich erhielt sehr gut differenzierte und saubere Präparate durch Totalfärben des zu schneidenden Embryos. Allerdings gebe ich zu, daß erst eine längere Erfahrung und Übung dieser Art zu färben es ermöglicht, zufriedenstellende Färbungen zu erzielen; es übertrifft diese Färbungsart bei weitem diejenige der Schnittfärbung durch die gerade angenehmste Stärke der Färbung und nicht zum wenigsten durch das gänzliche Fehlen irgend welcher Niederschläge, die man bei der Schnittfärbung häufig genug antrifft. Der Farbstoff muß in möglichster Verdünnung (wenigstens mit $\frac{1}{3}$ Aqua dest.) und dafür längere Zeit einwirken. Sehr gute Dienste leistete mir weiterhin die HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinmethode, die für gewisse Zwecke nicht zu entbehren ist.

Außer an Schnitten stellte ich meine Untersuchungen auch an Totalpräparaten sowohl in toto als auch an herauspräparierten Teilen an; für diese Art der Untersuchung bevorzugte ich Alaun- und Boraxkarminfärbung.

Endlich habe ich mit wenigen Worten noch die Anfertigung von Rekonstruktionen zu besprechen, die ich zum richtigen Verständnis gewisser Verhältnisse unbedingt nötig fand. Für einfachere Verhältnisse genügte die graphische Methode von KASCHTSCHENKO, die aus den Liniensystemen ein plastisches Bild auszuarbeiten verstehen muß; es werden aus Schnittserien entsprechende Zeichnungsserien mittels Zeichenprismas angefertigt, der Verlauf der betreffenden Organe durch diese Zeichnungsserien verfolgt und durch Projektion auf Horizontal- und Vertikalebene versinnbildlicht. Dieses Verfahren wandte auch

v. ERLANGER an, um das Hinterende verschiedener Embryonen zu rekonstruieren.

Von der Ansicht ausgehend, daß die einzige Methode, die es ermöglicht, eine wirkliche und vollkommen richtige, räumliche Vorstellung der untersuchten Organe zu gewinnen, die allerdings mühsame der Rekonstruktion nach BORN vermittelt Wachsplatten ist, verfertigte ich etliche Modelle, um mir kompliziertere Verhältnisse vor Augen zu führen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT, auf dessen Veranlassung und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, für die Teilnahme und das Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, sowie für das mir stets bewiesene Wohlwollen meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Ebenfalls ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. C. TÖNNIGES für die vielfachen Ratschläge herzlichst zu danken.

I. Herkunft und Anlage der Organe.

(Pericard, Herz, Nieren, Geschlechtsorgane.)

1. Die Entstehung des Mesoderms.

Zum Verständnis der zu schildernden embryonalen Vorgänge muß eine kurze Wiederholung der bereits von TÖNNIGES¹ in seiner Abhandlung über die Mesodermbildung bei *Paludina* erhaltenen Resultate, die durch diese neuen Untersuchungen gefestigt worden sind, vorausgeschickt werden. Wir beginnen aus diesem Grunde mit einem sehr frühen Stadium.

Kurz nach Vollendung der Gastrulation sollte nach v. ERLANGER² am Urdarm von *Paludina* in der Nähe des Blastoporus eine zweizipflige Aussackung entstehen, die sich, indem sie sich durch weiteres Auswachsen in die primäre Leibeshöhle einschiebt, schließlich abschnürt und als geschlossener Epithelsack mit symmetrischer Gestaltung an der Ventralseite des Urdarms zu liegen kommt (ähnlich etwa wie bei *Sagitta* und den Echinodermen). Die äußere und innere Wand des Sackes legen sich einerseits dem Ectoderm, andererseits dem Entoderm dicht an, so daß auf einem gewissen Ent-

¹ C. TÖNNIGES, Über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

² R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.

wicklungsstadium der Vergleich mit einem somatischen und splanchnischen Blatt zulässig ist. Dieser Zustand ist jedoch nach v. ERLANGERS Auffassung nur ein vorübergehender, da der vermeintliche Cölomsack im weiteren Verlauf der Entwicklung stark verändert wird und eine nahezu vollständige Auflösung erfährt, indem sich ein großer Teil seiner Zellen als Mesenchymelemente in der Leibeshöhle verteilt, während der Rest als schwach erkennbares somatisches und splanchnisches Blatt persistiert. Nur zwei bläschenförmige Reste an der Ventralseite des Urdarms und in der Nähe des Blastoporus sind als letzte erkennbare Zeugen des ursprünglichen zweizipfligen Cölomsackes übrig geblieben. Sie werden späterhin von großer Bedeutung, da aus ihnen Pericard und die mit ihm in Verbindung stehenden Organe zur Entwicklung kommen. Soweit lauten die v. ERLANGERSchen Beobachtungen, welche, wenn sie zutreffend gewesen wären, für die Mollusken einen Verlauf der Mesodermbildung konstatiert hätten, wie er weder vor- noch nachher bei diesen Tieren aufgefunden worden ist. Sie hätten einen wichtigen Beitrag zur Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken zu andern Gruppen geliefert und fernerhin den Nachweis einer direkten Entstehung des Pericardiums aus dem Enterocöl ermöglicht, und sie haben auch einen gewissen Anklang gefunden, wie die Reproduktion dieser Stadien in LANGS Lehrbuch der vergleichenden Anatomie zeigt. Daß sie trotz der seitdem veröffentlichten entgegenstehenden Untersuchungen von TÖNNIGES¹ auch in die 2. Auflage² dieses ausgezeichneten Handbuches übergingen, beweist, daß eine nochmalige Untersuchung und Darstellung auch dieser frühen Stadien der *Paludina*-Entwicklung nicht überflüssig war.

Was bis zu dieser Zeit über die Mesodermbildung bei Mollusken bekannt war, ließ sich mit der v. ERLANGERSchen Beobachtung in keiner Weise in Einklang bringen, und da fernerhin durch die wenig naturgetreuen Abbildungen auch in v. ERLANGERS zweiter Publikation³, und das Fehlen genügender Schnittserien seine Ergebnisse, welche so stark von früheren Beobachtungen abwichen, nicht genügend gestützt erschienen, so entschlossen wir uns zur nochmaligen Untersuchung dieser so wichtigen Entwicklungsvorgänge.

¹ C. TÖNNIGES, Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.

² A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 1900. *Mollusca*: S. 411.

³ R. v. ERLANGER, Zur Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1894.

Die Furchung des Paludineneies wurde nur soweit berücksichtigt, als es zum Verständnis der späteren Vorgänge, welche zur Bildung des Mesoderms führen, nötig war. Infolge des geringen Dottergehaltes der Eier verschwinden bereits sehr frühzeitig die Größenunterschiede zwischen den Makro- und Mikromeren des sich anfangs inäqual furchenden Eies. Bereits auf dem zwölfzelligen Stadium sind nur noch geringe Unterschiede in der Größe der Blastomeren bemerkbar, welcher Umstand bald in hohem Maße die Orientierung des Eies und damit das weitere Studium der Furchung erschwert. Dieses Verhalten der Blastomeren des Paludineneies erschwert das Studium im Gegensatze zu den Eiern andrer Gastropoden, deren Makromeren lange Zeit im Verlauf der Furchung sichtbar bleiben, so daß wir die Furchung nur soweit verfolgten, um das Fehlen bestimmt ausgezeichneter Urmesodermzellen, worauf es uns hauptsächlich ankam, mit ziemlicher Sicherheit zu konstatieren.

Nachdem wir uns längere Zeit vergeblich bemüht hatten, am Totalobjekt die Zellenfolge über das 48-zellige Stadium hinaus zu verfolgen, sahen wir uns genötigt, die Schnittmethode in Anwendung zu bringen, um ältere Furchungsstadien auf das Einwandern von Urmesodermzellen in die Furchungshöhle zu untersuchen. Was wir jedoch bereits vorher von älteren Blastulae zu Gesicht bekommen hatten, zeigte unbestreitbar, daß von einem Vorhandensein von Urmesodermzellen in der Größe, wie sie bei andern Gastropoden gefunden sind, nicht die Rede sein konnte. Indessen war immerhin noch die Möglichkeit vorhanden, daß Zellen auf späteren als wie 48-zelligen Stadien einwandern konnten, obgleich die typischen Urmesodermzellen der meisten andern daraufhin untersuchten Gastropoden bereits vor diesem Stadium in der Furchungshöhle liegen. Die nun zur Anwendung gebrachte Schnittmethode löste auch diesen Zweifel in befriedigender Weise. Unter der großen Anzahl von Blastulae und zahlreicher Übergänge, die sich im Stadium der Gastrulation befanden, die daraufhin in Schnittserien zerlegt wurden, war auch nicht eine einzige zu finden, die eine Differenzierung in Urmesodermzellen und ein Hineinrücken derselben in die Furchungshöhle auch nur wahrscheinlich gemacht hätte. Das Ergebnis der Schnittmethode war also in dieser Hinsicht ein rein negatives und bewies die bereits an den Totalpräparaten gemachte Erfahrung. Die von TÖXNIGES damals ausgesprochene Ansicht, daß im Verlauf der Furchung des Paludineneies keine erkennbaren Urmesodermzellen, welche bereits frühzeitig wie bei andern

Gastropoden in die Furchungshöhle einrücken, auftreten, hat durch dieses nochmalige eingehende Studium der daraufhin untersuchten Furchungsstadien ihre Bestätigung erfahren.

Zur weiteren Stütze dieser Ansicht dienen übrigens die älteren Beobachtungen von BÜTSCHLI¹ und von v. ERLANGER² über das Fehlen von Urmesodermzellen sowohl in der Blastula als auch in der Gastrula des Paludineneies.

Bei der Frage, wie das Mesoderm entsteht, setzten nun die Untersuchungen v. ERLANGERS und TÖNNIGES' ein. Nachdem letzterer in seiner Abhandlung im Zusammenhang mit der Mesodermbildung auch die Blastoporusverhältnisse unsres Prosobranchiers untersucht hatte, deren Ergebnisse bei unsrer jetzigen Betrachtung von geringerer Bedeutung sind, und die von vorn nach hinten verlaufende Schließung des Blastoporus konstatierten (siehe Original), beschrieb er in eingehender Weise die Bildung des Mesoderms an der Hand einer Anzahl möglichst genau wiedergegebener Schnitte. Für die Beweisführung eines so wichtigen und von den früheren Beobachtungen stark abweichenden embryonalen Differenzierungsvorganges mußten von v. ERLANGER mindestens naturgetreue Abbildungen und zwar auf Grund von Schnitten verlangt werden. Zwar waren auch Schnitte von v. ERLANGER angefertigt worden, nachdem jedoch Photogramme derselben (siehe Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1894, S. 113–118) veröffentlicht waren, mußte ihre Beweiskraft für die von v. ERLANGER vertretene Auffassung entschieden in Abrede gestellt werden (siehe auch Nachtrag von TÖNNIGES' Mesodermbildung).

Meine nun mit neuem Material und neuen Methoden angestellten Nachuntersuchungen haben nicht im geringsten die TÖNNIGES'schen Ergebnisse ändern können, sondern führten zu denselben Bildern (OTTO).

Nach der durch Invagination erfolgten Bildung einer flachen, mützenförmigen Gastrula mit großem, nahezu die Peripherie des Keimes umfassenden Blastoporus erfolgt durch allmähliches Zusammentreten und Verwachsen der Ränder von vorn nach hinten der Verschluß des Urmundes. Die ursprüngliche flache Gastrula ist durch diesen Prozeß nahezu kugelförmig geworden. Das Protostoma schließt

¹ O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge über *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1877.

² l. c.

sich, und der Embryo streckt sich ein wenig in die Länge, wodurch neben der bereits vorhandenen Primärachse, welche vom Apical- nach dem Protostompol zieht, eine auf dieser senkrecht stehende Dorso-ventralachse festzustellen ist. Durch die Ausbildung dieser länglichen Form und durch das abgestumpfte Hinterende ist die Orientierung und Altersbestimmung des betreffenden Stadiums recht erleichtert. Fernerhin ist die obere Partie der Larve, welche später zum präoralen Teil des Embryos wird, durch reichliche Vacuolenbildung bedeutend heller gefärbt, so daß dadurch ein weiterer Anhalt zur Orientierung gegeben ist. Die Zellen des zukünftigen Velums sind ebenfalls schon erkennbar, wenn ihnen auch die Wimpern noch fehlen. Sie sind noch vacuolenreicher als die des übrigen präoralen Abschnittes und daher infolge ihrer Größe und ihrer hellen Färbung leicht von ihnen zu trennen. Dieser Kranz von Velarzellen liegt bereits bei sehr jungen Stadien nicht völlig äquatorial, sondern ist, seine spätere Wanderung andeutend, etwas dorsal verlagert. Sämtliche angeführte, leicht erkennbare Merkmale lassen die genaueste Bestimmung des Stadiums zu, welches, wie wir des weiteren sehen werden, für die Mesodermbildung von der größten Bedeutung ist. Die Orientierung der Embryonen ist daher, abgesehen von ihrer sehr geringen Größe, verhältnismäßig leicht. Oben und unten ist durch den größeren Längsdurchmesser und durch die hellere Beschaffenheit der präoralen Zellen, ventral und dorsal durch das etwas dorsal gerückte Velum erkennbar, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, auch durch dieses junge Stadium genaue Sagittalschnitte zu legen.

Die Schnittserien zeigen nun ausnahmslos folgendes interessante Bild. Der Urdarm liegt als geschlossener Sack in der Furchungshöhle, da der Schluß des Blastoporus bereits vor einiger Zeit erfolgt ist. Ecto- und Entodermzellen sind auf diesen noch sehr jungen Stadien verhältnismäßig groß. Die Furchungshöhle ist, wie in der Gastrula, von nur geringer Ausdehnung, so daß sich beinahe Ecto- und Entoderm berühren und eine Ausstülpung aus dem Urdarm, wie sie v. ERLANGER beschrieb, nahezu mechanisch unmöglich ist. Von einer oder mehreren größeren Zellen innerhalb der Leibeshöhle, welche, in der Nähe des geschlossenen Blastoporus liegend, als Urzellen des Mesoderms zu deuten wären, ist nichts zu bemerken. Auch sonst findet sich in der gesamten Furchungshöhle keine einzige Mesodermzelle.

Auf diesen Stadien entsteht das Mesoderm, wie die etwas älteren Embryonen beweisen, bei denen bereits an Totalpräparaten deutlich

Mesodermzellen in der Furchungshöhle an der Ventralseite des Keimes zu bemerken sind.

Das Ectoderm des Embryos zeigt sich am Sagittalschnitt als eine geschlossene Epithelschicht. Nur an einer Stelle, welche auf der Ventralseite der Larve liegend, der Verschlussstelle des Blastoporus entspricht, zeigt das Ectoderm keine geradlinige Begrenzung, sondern einige seiner Zellen ragen kuppenförmig in die Furchungshöhle hinein (siehe TÖNNIGES: Fig. 7, 8, 9, Taf. XXV)¹.

Das Entoderm bildet zu jeder Zeit eine zusammenhängende Zellschicht, die an keiner Stelle die Veränderungen aufweist, wie sie für das Ectoderm eben beschrieben wurden. Auf den nachfolgenden Stadien findet dann eine sich allmählich steigernde Einwanderung von Ectodermzellen statt (TÖNNIGES, l. c. Fig. 10—12, Taf. XXV). Sie erreicht ihren Höhepunkt auf den Embryonalstufen, die auf Taf. XXII in Fig. 1—4 abgebildet sind, und die uns auch in den Fig. 13 und 14 auf Taf. XXV der TÖNNIGESSCHEN Abhandlung entgegentreten. Es wurden bei den neuerdings von mir nochmals angestellten Untersuchungen namentlich diese für die Mesodermbildung älteren Stadien berücksichtigt und auch nur diese wiedergegeben, zumal bereits von TÖNNIGES die vorhergehenden Stadien hinreichend klar dargestellt wurden (TÖNNIGES, l. c. Fig. 7—12, Taf. XXV).

Es findet jetzt, nicht wie auf den vorhergehenden Embryonalstufen, nur im mittleren Teil der ventralen Partie des Keimes die Produktion von Mesodermelementen statt, sondern die ganze Fläche vom Velum bis zum sekundär neugebildeten After ist in Mitleidenchaft gezogen. Lage und Richtung der Kerne der austretenden Zellen, sowie lang ausgezogene Protoplasmafortsätze derselben, deren Spitzen noch teilweise im Ectoderm liegen, lassen den Ursprung des Mesoderms klar erkennen. Betrachtet man diese sowie die TÖNNIGESSCHEN Abbildungen, so drängt sich unwillkürlich die Annahme auf, daß der ganze Auswanderungsprozeß auf eine sehr rege Teilung eines bestimmten Zellkomplexes zurückzuführen ist, eine Annahme, welche wir durch zahlreiche Kernteilungsfiguren dieser Gegend gerechtfertigt sehen, besonders deutlich in den Fig. 4 und 5, die uns schön hervortretende Spindeln von tangentialer wie radialer Richtung vor Augen führen. Die herauswuchernden Zellen schieben die bereits in der Furchungshöhle liegenden allmählich immer weiter in dieselbe hinein und bedingen dadurch eine mehr gleichmäßige Lagerung der

¹ C. TÖNNIGES, Über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

Mesodermelemente in eine Schicht, die den Raum zwischen den beiden primären Blättern auszufüllen bestrebt ist. Es entsteht auf diese Weise eine ventral gelegene Mesodermmasse, welche mit Mesodermstreifen eine gewisse Ähnlichkeit hat, aber welche auf ganz andre Art und Weise entsteht und sich auch anders weiter entwickelt. Sie besteht aus einer zusammenhängenden Zellenmasse, während das Mesoderm, welches sich aus Mesodermstreifen bildet, sich aus zwei Teilen, die in der Mitte mehr oder weniger getrennt sind, zusammensetzt.

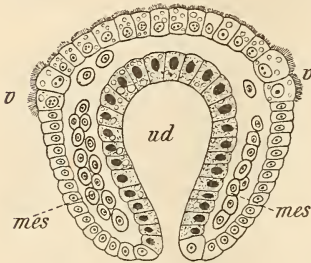
Den der Darstellung etwa zu machenden Einwand, daß die beschriebenen Bilder infolge einer schrägen Schnittrichtung entstanden seien, was übrigens schon die Klarheit jener ausschließt, ist entschieden zurückzuweisen, da die Embryonen aller Stadien, wie bereits betont wurde, genau orientiert und die Schnitte möglichst der Mitte des Embryos entnommen sind.

Es wurde an anderer Stelle erwähnt, daß der Blastoporus während der ganzen Mesodermbildung geschlossen ist. Kurz vor dem eben beschriebenen Endstadium der Zellauswanderung tritt eine Kommunikation des Urdarms mit der Außenwelt wieder ein, indem eine geringe Ectodermeinsenkung mit nachfolgender Verbindung mit dem Entoderm den After entstehen läßt, und zwar an der Stelle, an der sich der letzte Rest des Urmundes geschlossen hat (Fig. 1—3, Taf. XXII und TÖNNIGES, l. c. Fig. 13—15, Taf. XXV). Der so frühzeitige Durchbruch des Afters beruht auf der Notwendigkeit der Nahrungszufuhr, da die Bildung des Stomadäums als tiefe ectodermale Einstülpung längere Zeit in Anspruch nimmt. Merkwürdig ist jedoch immerhin die Aufnahme von Nahrung — bekanntlich in Eiweiß bestehend — durch den definitiven After.

Weitere Veränderungen, welche die Gestalt des Embryos betreffen, sind dazu gekommen. War er vorher länglich und verhältnismäßig schmal, so ist jetzt eine Verbreiterung des Körpers eingetreten, verbunden mit einer Abflachung an beiden Polen (siehe auch TÖNNIGES, l. c. Fig. 7—14). Der Embryo ist inzwischen auf das Stadium der *Trochophora* gelangt. In seinem Umkreis differenzierten sich zwei Reihen besonders großer Ectodermzellen, die sich mit Wimpern bedeckten. So kam der präorale Wimperkranz zustande, der das durch Vermehrung der Zellen umfangreicher werdende Scheitelfeld umgrenzt. Die Ectodermzellen der Dorsalseite der Larve sind etwas höher geworden und deuten hier schon die früheste Anlage der Schalendrüse an. Auch der Urdarm hat eine histologische

Verschiedenheit seiner Wände aufzuweisen. In den Zellen seiner ventralen Wand treten Vacuolen auf, welche die Kerne an die Zellwandungen drängen, deren Grenzen hier und da unregelmäßig erscheinen, während wir auf der ganzen Dorsaleite festgefügtes Cylinderepithel ohne jede Differenzierung vorfinden (Fig. 1—4, Taf. XXII).

Auf späteren Stadien hat sich die Mesodermmasse durch Teilungen ihrer Zellen, was sich durch zahlreiche Kernteilungsfiguren dokumentiert, vergrößert und umfaßt in ihrer Ausdehnung ventral und seitlich den Urdarm; siehe beigegebene Textfigur 1. 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 Teilen der Furchungshöhle zu beginnen, welche bislang noch keine Mesodermelemente be-



Textfig. 1.

Aus KORSCHULT und HEIDER nach Untersuchungen von TÖNNIGES. *mes*, Mesoderm; *ud*, Urdarm; *v*, Velum.

säßen, wie der obere und dorsale Abschnitt der Höhlung (Textfig. 1 und TÖNNIGES, l. c. Fig. 15 u. 18).

Dieser Zustand der Mesodermbildung läßt sich mit den fertigen Mesodermstreifen derjenigen Gastropoden, welche Urmesodermzellen besitzen, vergleichen.

2. Die gemeinsame Organanlage.

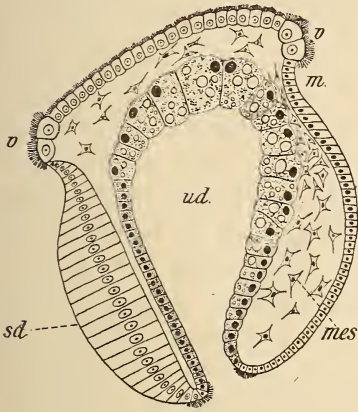
a. Differenzierung des Mesoderms und Bildung des Pericards.

Wir kommen zum zweiten Teil. Eine kurze Mitteilung über die Pericardialverhältnisse ist schon in der mehrfach erwähnten Publikation von TÖNNIGES enthalten.

Das vorher eine einheitliche Masse darstellende Mesoderm löst sich in einzelne Zellen auf und regellos verteilte, spindelförmige Zellen erfüllen als Mesenchym die Furchungshöhle. Durch rege Teilung findet eine starke Vermehrung dieser Mesenchymzellen statt; siehe die folgenden Textfig. 2—4. Es wurde besonders Gewicht darauf gelegt, festzustellen, ob nicht doch erkennbare Reste der ursprünglich kompakten Mesodermmasse in Gestalt einiger Zellanhäufungen im Hinterende des Embryos erhalten blieben und nicht der Auflösung unterlagen. Die daraufhin angestellten Untersuchungen

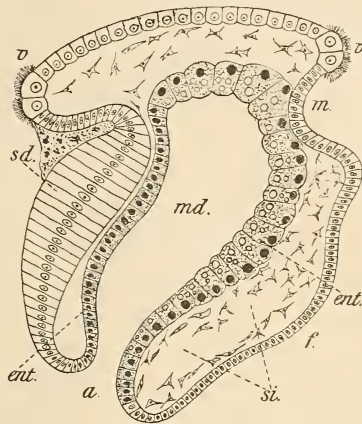
blieben, obgleich eine große Anzahl von Schnittserien dieser Stadien genau untersucht wurden, erfolglos.

Der Embryo hat unterdessen bereits sein Trochophorastadium durchlaufen und die typischen Molluskenlarvencharaktere, wie Fuß und Schalendrüse, zur Ausbildung gebracht. Der Fuß ist noch nicht sehr deutlich, aber doch als Vorwulstung an der Bauchfläche sichtbar, während die Schalendrüse sich als ein umfangreiches, aus hohen Ectodermzellen bestehendes Feld der Dorsalfäche des Embryos repräsentiert und als tiefe Einstülpung nahezu die Höhe ihrer Ausbildung



Textfig. 2.

Aus KORSCHOLT und HEIDER, nach Untersuchungen von TÖNNIGES. *m*, Gegend des später entstehenden Mundes; *mes*, Mesoderm; *sd*, Schalendrüse; *ud*, Urdarm; *v*, Velum.



Textfig. 3.

Aus KORSCHOLT und HEIDER, nach Untersuchungen von TÖNNIGES. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *sd*, Schalendrüse; *si*, Sinus; *v*, Velum.

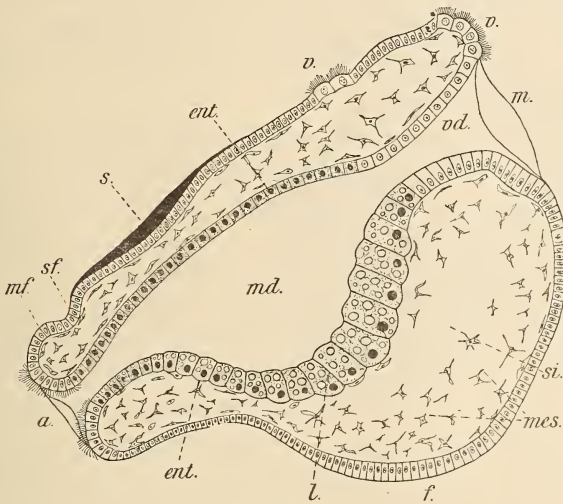
erreicht hat (Textfig. 2 und 3). Die beträchtliche Ectodermverdickung speziell an dieser Stelle ist sehr charakteristisch und für die Bestimmung des Altersstadiums und der Orientierung der Larve gut verwendbar. Die Schalendrüse erstreckt sich über die ganze Dorsalfäche des Embryos vom Velum bis zur Afteröffnung. Die Größenzunahme der Ectodermzellen dieser Gegend beruht höchstwahrscheinlich auf der stärkeren Inanspruchnahme derselben zur Bildung der Schale, welche bereits in der Anlage als dünne Conchyolinlamelle sichtbar ist. In der vorhandenen Einsenkung der Drüse ist diese Schicht am deutlichsten und bei weitem am stärksten ausgebildet, wie namentlich Querschnitte zeigen (Fig. 6, Taf. XXII). Durch die Bildung des Fußes wird das Velum dorsalwärts verschoben. Der präorale Teil der Larve hat die frühere glockenförmige Gestalt verloren und plattet sich mehr und mehr ab. Weiterhin ist auf

diesem Stadium zwischen Fußanlage und Velum eine kleine Einsenkung des Ectoderms aufgetreten, die MundEinstülpung, die sich später mit dem Urdarm verbindet und den Vorderdarm liefert. Abgesehen von der Größenzunahme ist äußerlich wenig mehr an dem Embryo zu sehen.

Bei einer gewissen Lage des Embryos kann man am Totalobjekte leicht zu der Ansicht verführt werden, die ziemlich tiefe Schalendrüseneinstülpung in das Innere des Embryos zu verlegen und sie für einen abgeschnürten Cölomsack zu halten. Die Schalendrüse stülpt die dorsale Wand des Urdarms ziemlich tief ein und liegt ihr dicht an, so daß diese Täuschung nicht ganz auszuschließen ist. Ein Längsschnitt durch einen derartigen Embryo läßt uns die Lagebeziehungen der erwähnten Organe mit großer Klarheit erkennen (Textfig. 3). Der Urdarm hat sich, den Verhältnissen entsprechend, in seiner ganzen Form der der Larve angepaßt. Seine dorsale Wand ist, wie bereits hervorgehoben, stark abgeflacht und durch weitere Ausbildung der Schalendrüse in das Darmlumen eingestülpt. Die Differenzierung der Zellen des Urdarms in zweierlei verschiedener Weise ist noch stärker zum Ausdruck gekommen. Einmal sind sie an der ganzen Dorsal- und der hinteren Partie der Ventralfläche in gewöhnlicher Weise ausgebildet, wie wir es bereits auf früheren Stadien kennen lernten. Die Ventralseite jedoch besteht größtenteils aus Zellen, die neben ihrer Größenzunahme eine noch reichlichere Vacuolisierung ihres Innern und damit ihre mit der Verdauung des aufgenommenen Eiweißes in Beziehung stehende Funktion erkennen lassen; aufgenommene Deutolecithmengen in Form kleiner Kügelchen bedingen ihr typisches Aussehen. Die Nahrung besteht vorläufig aus Eiweiß, womit der ganze Darm völlig erfüllt ist. Diese Partie des Urdarms bildet sich bekanntlich späterhin zu der sogenannten Leber aus. Die frühzeitige Anlage derselben ist bereits auf wesentlich jüngeren Stadien, als in den Textfig. 2 und 3 ersichtlich ist, bemerkbar (Fig. 1—4, Taf. XXII). Beide Textfiguren lassen sämtliche, soeben beschriebenen Verhältnisse gut erkennen. Was über das Verhalten des Mesoderms dieses Stadiums zu sagen war, ist bereits im vorhergehenden näher erläutert. Im nächsten Stadium beginnt bereits im Bereich desselben die Anlage der Organe, neben einer weitgehenden Veränderung der ganzen Gestalt des Embryos. Sie beruht auf der stärkeren Ausbildung des Fußes und dem Wachstum der hinteren Körperregion.

Dieses Längenwachstum des ganzen Embryos läßt die folgende

Abbildung erkennen, wenn man sie mit den Textfig. 2 und 3 vergleicht. Der Embryo erhält dadurch eine mehr gestreckte Gestalt; an der Ventralseite springt jedoch der ziemlich stark entwickelte Fuß vor. Der ectodermale Vorderdarm (*vd*) hat sich mit dem Mitteldarm (*md*) vereinigt und der direkt von vorn nach hinten verlaufende Darm zeigt nur an seiner ventralen Wand eine starke Ausbuchtung, die bereits erwähnte Leberanlage (*l*). Das Velum (*v*) ist durch die starke Ausbildung des Fußes ganz nach der Dorsalseite verschoben worden. Das früher sehr dicke Epithel der Schalendrüse hat, sich mit dem fortschreitenden Wachstum des Embryos ausgleichend,



Textfig. 4.

Aus KORSCHULT und HEIDER, nach Untersuchungen von TÖNNIGES. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *l*, Leberanlage; *m*, Mund; *vd*, Vorderdarm; *md*, Mitteldarm; *mes*, Mesodermzellen; *mf*, Mantelfalte in der ersten Andeutung; *s*, Schale; *sl*, Schalendrüse; *sf*, Schalenfalz; *si*, Sinus; *v*, Velum.

bedeutend an Stärke verloren und ist recht dünn geworden; das Schalenhäutchen (*s*) breitet sich über die Rückenfläche des Embryos aus. Bei *mf* sehen wir die erste Andeutung der noch zu besprechenden Mantelfalte mit dem Schalenfalz (*sf*).

Der Embryo, den wir jedoch vorerst betrachten wollen, ist etwas jünger wie der, welcher in Textfig. 4 wiedergegeben ist. Die Schalendrüse steht noch auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung, in ihrer Einsenkung trifft man den von BÜRSCHLI beschriebenen »Chitinpfropf« an, und die vollständige Verschmelzung von Vorder- und Mitteldarm ist noch nicht eingetreten; siehe Textfig. 5, die jedoch schon etwas älter ist, als das jetzt zu besprechende Stadium.

Auf diesem Stadium bemerkt man die erste Differenzierung des Mesoderms, dessen Zellen bislang immer noch regellos zerstreut in ihrer typischen spindelförmigen Gestalt in der ursprünglichen Furchungshöhle lagen. Es lassen sich auf Querschnitten (Taf. XXII, Fig. 6 u. 8) im Hinterende des Embryos zu beiden Seiten des Enddarms zwei Zellanhäufungen unterscheiden, die ohne weiteres durch ihre kompaktere Gestalt zwischen den locker liegenden Mesenchymzellen erkennbar sind. Sie liegen als solide Zellhaufen dem Ectoderm dicht an, und wurden als solche bereits von TÖNNIGES in seiner Publikation über Mesodermbildung beschrieben, ohne daß jedoch auf ihre Herkunft näher eingegangen wurde, da zu jener Zeit für diese Stadien noch die ausreichenden Untersuchungen fehlten. In Fig. 19, Taf. XXVI der genannten Arbeit haben wir die Abbildung eines solchen Stadiums vor uns.

Es würde nun die Annahme nahegelegen haben, daß diese beiden beschriebenen Zellhaufen aus einer dichteren Aneinanderlagerung der Mesenchymzellen entstanden wären. Betrachtet man jedoch diese Zellkomplexe und ihre Umgebung mit stärkeren Vergrößerungen genauer, so bemerkt man an geeigneten Schnitten, daß die in Frage stehenden Zellhäufchen in unmittelbarster Nähe des Ectoderms liegen, und unterzieht man dann dieses einer näheren Untersuchung, so sieht man deutlich, wie Ectodermzellen den Verband des Epithels verlassen und zur Bildung der bewußten Zellhaufen in die Furchungshöhle wandern. Auf Taf. XXII, Fig 6 ist ein derartiges Stadium im Querschnitt wiedergegeben. Auf der rechten Seite des Embryos ist der sich aus dem Ectoderm bildende Zellhaufen auf dem Schnitt getroffen. Das ectodermale Epithel zeigt an dieser Stelle (*x*) eine vollständige Auflösung seiner Begrenzung.

Fig. 7 stellt diese gewünschte Partie als ein Stück eines Frontalschnittes dieses Stadiums vor; man sieht hier ganz besonders schön die Auswanderung der Ectodermzellen, stark markiert durch die Richtung und Lage der auffallend hervortretenden Kerne.

Auf den Querschnitten der Fig. 8 und 9 können wir ebenfalls noch die Auswanderung konstatieren.

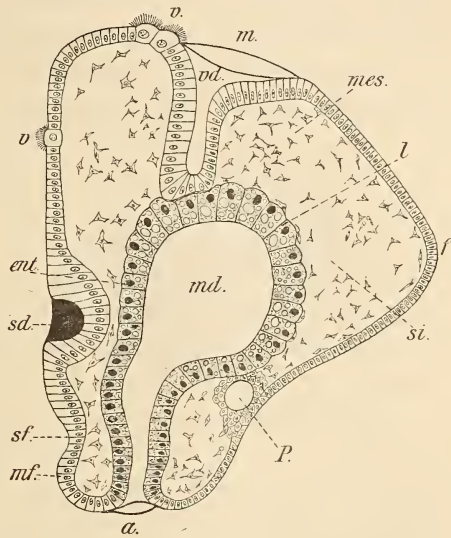
Nun entspricht diese ventrale Partie des Embryos zwischen Mund und After, wie wir bereits wissen, der Verschlußstelle des Blastoporus, wenn wir auch sagen müssen, daß die Wucherungszone in diesem Falle spezialisiert ist. Der Ursprung dieser beiden Zellhaufen ist der gleiche wie der für das Mesoderm bereits beschriebene, wie wir auch aus dem Vergleich der Fig. 1—4 auf Taf. XXII und

der beigegebenen Textfig. 5 ersehen können. Wir haben es hier sowohl wie dort mit Sagittalschnitten zu tun, und die Lage des hier bereits in seiner Entwicklung weiter vorgeschrittenen, noch zu besprechenden Zellkomplexes entspricht der Lage der Zone der ersten, oben beschriebenen Auswanderung zur Bildung des Mesoderms.

Hier jedoch haben wir die gemeinsame Anlage der sonst »mesodermalen Organe« vor uns, die scharf umgrenzt und unabhängig von irgend einem andern Organ-system aus der äußeren Körperwand sich ableitet und durch spezielle Differenzierungen innerhalb ihres Zellkomplexes die einzelnen Organe zur Entwicklung bringt. Denn aus diesen beiden soliden Zellanhäufungen entsteht, wie die Untersuchungen späterer Stadien zeigen, das Pericard und die mit ihm in Verbindung stehenden Organe, Herz, Nieren und Geschlechtsorgane.

Die bei der ersten Auswanderung aus dem Ectoderm entstandenen und die Furchungshöhle durchsetzenden Mesenchymzellen lagern sich diesen Zellhäufchen, sie verstärkend, an.

V. ERLANGER beschreibt, wie schon oben — siehe S. 418 — betont wurde, für das gleiche Alterstadium ebenfalls diese beiden Zellanhäufungen, läßt aber gleich von vornherein ein Lumen in ihnen vorhanden sein und hält diese beiden Bläschen für die Reste des von ihm gefundenen Cölomsackes. Diese Ansicht wird neuerdings auch von M. DRUMMOND¹ geteilt, sie schreibt: »I have nothing to add to VON ERLANGER'S description of the early stages of development of the pericardium . . .« Wir haben durch eingehende Untersuchungen nachgewiesen, daß es überhaupt nicht zur Bildung einer



Textfig. 5.

Nach eignen Untersuchungen; kombiniert aus einem mittleren und seitlichen Schnitt. *a*, After; *ent*, Entoderm; *f*, Fußanlage; *l*, Leberanlage; *m*, Mund; *vd*, Vorderdarm; *md*, Mitteldarm; *mes.*, Mesodermzellen; *mf*, Mantelfalte in der ersten Andeutung; *sd*, Schalendrüse; *sf*, Schalenfalz; *si*, Sinus; *v*, Velum; *P*, Pericardialbläschen.

¹ J. M. DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903. p. 99.

sekundären Leibeshöhle in v. ERLANGERSchem Sinne kommt, und daß die definitive Leibeshöhle aus der von spindelförmigen Mesodermzellen durchsetzten Furchungshöhle hervorgeht, die wir somit als Schizocöl (HUXLEY) anzusprechen haben.

Betrachten wir nun das weitere Schicksal der beiden ventral gelegenen Zellkomplexe, nachdem wir ihre Entstehung aus dem Ectoderm konstatiert haben. Von ihnen ist, wie auch v. ERLANGER ganz richtig beobachtet hat, der rechts gelegene immer der größere und in der Entwicklung weiter fortgeschrittenere (Fig. 6—9, Taf. XXII).

Das nächstfolgende etwas ältere Stadium, welches ein Querschnitt (Fig. 9, Taf. XXII) wiedergibt, und das wir auch in der Textfig. 5, aber sagittal geschnitten, abgebildet sehen, läßt die Hohlräume, die durch Auseinanderweichen der Zellen in den beiden ursprünglich soliden Zellhaufen entstanden sind, gut erkennen. Obgleich noch keine deutlichen Epithelschichten an diesen beiden Pericardialbläschen (p und p_1) ausgebildet sind, so sind doch ihre Hohlräume genügend begrenzt, da sich innerhalb derselben keine Mesenchymzellen finden, wodurch die beiden Höhlungen als solche scharf hervortreten.

Diese Verhältnisse erinnern lebhaft an die, wie sie von ZIEGLER¹ und MEISENHEIMER² bei der Entwicklung der Lamellibranchiaten beschrieben sind. Bei *Cyclas* bilden sich auf dem Trochophorastadium zu beiden Seiten des Darmes zwei solide Zellhaufen, in denen sich nachträglich Hohlräume ausbilden, und die als einheitliche Primitivanlage von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen anzusehen sind.

Die beiden Bläschen von *Paludina* verhalten sich genau ebenso. Sie vergrößern sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung, wobei der rechte Zellkomplex ständig der größere bleibt (Fig. 8—13, Taf. XXII). Die Wand des linken Sackes scheint in vielen Fällen etwas dicker und kompakter zu sein, als wie es auf der Zeichnung zum Ausdruck gekommen ist. An Totalpräparaten ist dieses Verhalten deutlicher zu erkennen.

Der ganze Embryo hat sich inzwischen, was seine äußere Gestalt anbetrifft, bedeutend verändert. Er ist äußerlich noch ziemlich symmetrisch gebaut, die inneren Organe bedingen jedoch eine starke Asymmetrie, denn nicht nur sind die beiden Pericardialbläschen, wie

¹ E. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

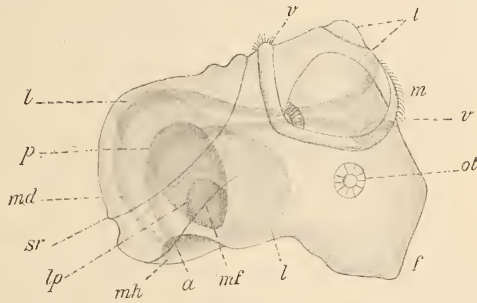
² J. MEISENHEIMER, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* usw. Ibid. Bd. LXIX. 1901.

bereits hervorgehoben, von ungleicher Größe, sondern auch die vom Darm bereits etwas gesonderte Leberdrüse läßt diese innere Asymmetrie deutlich erkennen.

Zum Verständnis der auf den Tafeln wiedergegebenen Schnitte haben wir einige der v. ERLANGERSchen Abbildungen der Totalembryonen, die sehr gut die Stufenfolge der Organbildung erkennen lassen, als Textfiguren dieser Abhandlung beigefügt.

Der Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos, welcher in Fig. 12, Taf. XXII dargestellt ist, ist einem Alterstadium entnommen, welches ungefähr dem der Textfig. 6 gleicht. Der Fuß hat an Größe bedeutend zugenommen und hebt sich als verhältnismäßig starke Wulstung der vorderen Ventralfläche vom Körper des Embryos ab.

Es treten an seiner Basis zwei ectodermale Einstülpungen auf, die beiden Otolithenblasen (*ot*). Am Vorderende dicht über dem Fuße liegt die weite, vom Velum (*v*) begrenzte Mundöffnung (*m*). Das Velarfeld ist ganz dorsal gerückt, besitzt im Verhältnis zum ganzen Körper nicht mehr die frühere



Textfig. 6.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus KORSCHULT und HEIDER, nach v. ERLANGER). *a*, After; *f*, Fuß; *l*, Leber; *lp*, linkes Pericardium; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mf*, Mantelfalte; *mh*, Mantelhöhle; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *sr*, Schalenrand; *t*, Tentakel; *v*, Velum.

Größe und läßt auf seiner Fläche zwei zapfenförmige Wulstungen erkennen. Sie bilden die Anlage der Fühler (*t*). Der After (*a*) liegt nahezu noch in der Medianebene des Embryos, ist jedoch vom Hinterende durch das starke Wachstum der hinteren dorsalen Körperpartie nach vorn verschoben. Diese Rückenfläche wächst durch bruchsackartige Hervorstülpung, welche durch das Wachstum der inneren Organe, speziell durch die Größenzunahme des Pericards (*p*) und des Lebersackes (*l*) hervorgerufen wird. Wie in dem Lehrbuche von KORSCHULT und HEIDER hervorgehoben ist, findet demnach keine eigentliche Verschiebung des Afters statt, da der Abstand von der Mundöffnung ungefähr derselbe bleibt, und die Formveränderung lediglich auf Rechnung des sich stetig vergrößernden Eingeweidesackes zu setzen ist. Was schließlich die Schalendrüse anbetrifft, so ist das Epithel derselben sehr flach geworden. Die vorher so überaus starke Einsenkung ist

verloren gegangen und ein feines Schalenhäutchen auf der ganzen Fläche der Drüse ausgeschieden. An der ganzen Peripherie des Schalenhäutchens wölbt sich das Epithel des Ectoderms etwas empor, wodurch eine Verdickung entsteht, die wohl mit der weiteren Ausscheidung von Schalensubstanz in Zusammenhang zu setzen ist. Ein zweiter, dem ersteren parallel laufender Wulst stellt die Anlage der Mantelfalte (*mf*) dar, während zwischen beiden Ectodermverdickungen die als Schalenfalz (*sf*) bezeichnete Vertiefung liegt. Sämtliche Verhältnisse sind nicht nur am Totalobjekt (siehe Textfig. 6), sondern auch auf Quer- und sagittalen Längsschnitten deutlich erkennbar. Zu beiden Seiten des Afters (*a*) haben sich zwei kleine Gruben gebildet, von denen die rechte die größere ist; wir haben hier die paarige Anlage der Mantelhöhle (*mh*) vor uns, die wir auch auf Querschnitten, siehe z. B. Fig. 11, Taf. XXII, konstatieren können. (Vergleiche auch DRUMMONDS Fig. 11, Pl. 8 und C, Pl. 9), während sie nach v. ERLANGER unpaar ist.

Wichtiger sind für uns die inneren Verhältnisse, deren Erkenntnis uns sowohl am Totalobjekt wie auf Schnitten zugänglich ist. Die ectodermale Schlundeinstülpung hat sich mit dem entodermalen Abschnitt des Darmes verbunden, und eine Kommunikation ist zwischen beiden eingetreten. Ebenfalls ist aus der Abbildung ersichtlich, daß der Leberblindsack (*l*) eine bedeutende Größe erreicht hat. Wir haben uns speziell von der v. ERLANGERSCHEN Angabe überzeugt, daß der ganze Darm, mit Ausnahme des ectodermalen Vorderdarmes, entodermalen Ursprungs ist. Es ist dieses Verhalten aus dem Grunde erwähnenswerter, weil neuerdings von MEISENHEIMER¹ bei *Limax maximus* festgestellt worden ist, daß bei dieser Form der Enddarm und auch der gesamte Mitteldarm bis zur Einmündung in den Magen ectodermalen Ursprungs ist. Im allgemeinen finden wir die Angaben in der Litteratur vertreten, daß bei den Mollusken der definitive Darm sich aus dem Urdarm der Larve entwickelt und nur der Vorderdarm dem Ectoderm seine Entstehung verdankt. Eine geringe Ectodermeinsenkung am After, welche auch bei *Paludina* auftritt, kann nicht als Proctodäum aufgefaßt werden.

Wir kehren zur Betrachtung der beiden Pericardialsäcke zurück. Die Wände der Bläschen werden mit der Größenzunahme derselben stark verdünnt, so daß ihr Epithel plattenförmig wird. Trotzdem bleibt ihre Abgrenzung gegen die Leibeshöhle eine vollkommene.

¹ J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

Die Größenunterschiede der beiden Pericardialbläschen sind auf den Fig. 10—13, Taf. XXII und Fig. 14—16, Taf. XXIII ohne weiteres sichtbar. Infolge genügender Anzahl durch dieses Stadium angefertigter Schnittserien war es möglich, instruktivere Abbildungen dieser nicht unwichtigen Verhältnisse zu geben, als es v. ERLANGER vermochte.

Wir gehen nun zur Beschreibung von Fig. 12, Taf. XXII über, welche uns ein wichtiges Stadium in der Weiterentwicklung der Pericardialbläschen (p und p_1) vorführt. Beide Bläschen sind allmählich ganz nahe aneinander gerückt (Fig. 9—12, Taf. XXII) und ihre sich berührenden Wände sind median miteinander verschmolzen und haben, um die v. ERLANGERSche Bezeichnung zu gebrauchen, ein Septum gebildet, dessen Wand (*sept*) jedoch immer noch die Zusammensetzung aus zwei Zellschichten erkennen läßt (Fig. 13, Taf. XXII). Die Wand des rechten Sackes (p) hat sich der des Darmes dicht angelagert, und der oberste Zipfel desselben läßt die Tendenz erkennen, um den Darm herum zu wuchern.

b. Nierenanlage.

Auf diesem Querschnitt (Fig. 12 und 13, Taf. XXII) tritt uns noch ein zweites interessantes Verhalten der beiden Pericardialsäcke entgegen. Betrachten wir die beiden Wände der Bläschen etwas genauer, so fallen uns an den der ventralen Ectodermwand anliegenden Seiten derselben zwei Verdickungen auf (n und n_1). Die des rechten Sackes ist schärfer ausgeprägt und deutlicher als die des linken, jedoch läßt sich auch letztere Verdickung durch das Studium einer Anzahl gleicher Stadien als solche nachweisen. Das übrige Epithel ist von gleichmäßiger Beschaffenheit und besteht aus einer Lage plattenförmiger Zellen. Diese beiden Verdickungen sind, wie wir gleich an dieser Stelle erwähnen möchten, und wie die Untersuchung späterer Stadien beweist, die Anlagen der Nieren, von denen jedoch nur die rechte zur definitiven Ausbildung als solche gelangt, während die rudimentäre linke im Verlauf der Entwicklung einer andern Bestimmung entgegengeht. Die beiden Mantelhöhleneindrücke vertiefen sich weiterhin, wachsen den Nierenanlagen entgegen (Fig. 12 und 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII) und treten schließlich, vorerst noch mit ihren soliden Enden, mit der Niere jeder entsprechenden Seite in Verbindung, ein Verhältnis, welches für den Verlauf der Entwicklung bis zur definitiven offenen Verbindung auf lange Zeit gewahrt bleibt. Die hierauf bezüglichen Abbildungen

(Fig. 14 und 16, Taf. XXIII) lassen diese Verhältnisse deutlich erkennen. Die Verdickungen des Pericardialepithels (n und n_1) sind am deutlichsten in Fig. 16 sichtbar. Auf diesem Querschnitt, auf dem die Trennung der beiden Bläschen durch das betreffende Septum (*sept*) noch sehr gut ausgeprägt ist, sind beide Nierenanlagen (n und n_1) deutlich getroffen. Rechts ist die bleibende Niere (n) am stärksten entwickelt, wie auch der Eindruck der Mantelhöhle, welcher sich mehr spezialisiert und zum zukünftigen Nierenausführungsgang (*rmh*) wird, eine höhere Ausbildung als wie die gleiche Anlage der linken Seite zeigt (n_1 und *lmh*). Das rudimentäre linke Horn der Mantelhöhle ist in den beiden Fig. 14 und 15, Taf. XXIII dargestellt worden. Seine früheste Anlage ist in Fig. 12 angedeutet, jedoch so schwach, daß sie kaum erkennbar ist.

Die Anlage zweier Nieren, wie sie im ausgebildeten und funktionierenden Zustand die Urform der Gastropoden höchstwahrscheinlich besessen hat, weist darauf hin, daß wir in der Organogenese von *Paludina* noch recht ursprüngliche Entwicklungsvorgänge antreffen. Damit stimmt der jedenfalls auch sehr ursprüngliche Bildungsmodus des Pericards in Gestalt zweier Säckchen und der der Mesodermbildung sehr gut überein.

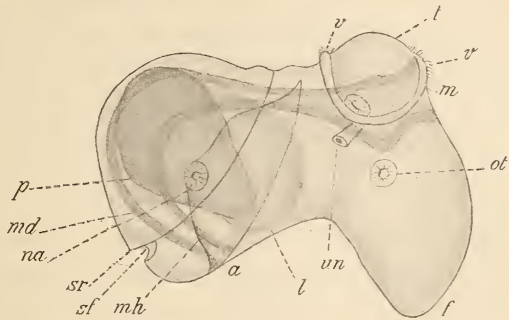
Die weiteren Umbildungen der beiden Pericardialbläschen führen zur Anlage eines einheitlichen Pericards und des Herzens. Die Grenze (*sept*), welche die beiden Bläschen (p und p_1) voneinander trennt (Fig. 14—17, Taf. XXIII), bleibt im Verlauf der Entwicklung nicht erhalten, sondern beginnt sich von vorn nach hinten aufzulösen. Das Septum nimmt in seinen mittleren Partien an Stärke ab, reißt schließlich durch (Fig. 14—16, Taf. XXIII) und ist auf späteren Stadien nur noch als kleine Zellzapfen, welche in die Pericardialhöhle hineinragen, zu erkennen (Fig. 16 und 17, Taf. XXIII). Endlich werden auch diese von dem Pericardialepithel aufgenommen und es erinnert nichts mehr an ihr früheres Vorhandensein. Die Rückbildung des Septums erscheint schon deshalb nicht auffällig, weil *Paludina*, zu den Monotocardiern gehörend, nur einen Vorhof besitzt und bei ihr nur eine Niere zur Ausbildung gelangt.

Im Verlauf unsrer Darstellung der Entwicklung des Pericards und seiner Derivate hat sich auch die äußere Körperform der Embryonen dieses Alterstadiums verändert, welche wir mit ein paar Worten charakterisieren müssen.

Die Umbildungen beruhen, wie ein Blick auf die Textfig. 7 zeigt, auf dem Wachstum des Fußes, dessen Zunahme zuerst ins Auge

fällt. Eine geringe Krümmung nach der ventralen Seite zu deutet seine künftige Lage an. Auf dieser Ausbildungsstufe erinnert der embryonale Gastropodenfuß lebhaft an den mancher Lamellibranchiaten. Die Otocyste (*ot*) hat sich noch weiterhin eingestülpt, ist aber vorläufig noch nicht abgeschnürt. Das Velum (*v*) ist im Verhältnis zur Ausbildung des ganzen Tieres noch weiter im Wachstum zurückgeblieben. Die Augeneinstülpung hat mit der der Otocyste ungefähr gleichen Schritt gehalten. Die weite Mundöffnung (*m*) hat sich etwas verkleinert, ist jedoch immer noch von beträchtlicher Größe. Die wichtigsten Veränderungen beziehen sich, wie bereits bei dem vorhergehenden Stadium, auf das Hinterende des Embryos.

Auf der linken Seite tritt eine Ausbuchtung auf, in der Leber und Magen liegen. Der mit Fett und Deutolecithropfen völlig erfüllte



Textfig. 7.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus KORSCHULT und HEIDER, nach v. ERLANGER) *a*, After; *f*, Fuß; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mh*, Mantelhöhle; *na*, Nierenausführungsgang; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *sr*, Schalenfalz; *sr*, Schalenrand; *t*, Tentakel; *un*, Urniere; *v*, Velum.

Leberschlauch hat beträchtlich an Größe zugenommen und ist der linken und ventralen Körperwand angepreßt. Das Pericard erweitert sich ebenfalls bedeutend, so daß die dorsale Partie der Larve sich stärker hervorwölbt; der große unpaare Pericardialsack nimmt einen ganz bedeutenden Teil des Visceralhöckers ein. Dieses Wachstum betrifft den rechten Abschnitt des Herzbeutels, während der linke klein bleibt und in die enge Region zwischen Leber und linkem Mantelhöhlenhorn eingezwängt liegt. Die Mantelhöhle ist auf die rechte Seite des Tieres gerückt, auch der After verläßt seine mediane Lage und wird nach rechts verschoben. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Mantels geht natürlich eine merkliche Erweiterung der Mantelhöhle Hand in Hand. Die beiden ursprünglichen Eindrücke der Mantelhöhle sind unter dem Rectum vereinigt und bilden zwei Hörner derselben, deren jedes an die Niere der betreffenden Seite herantritt; der rechte, mehr dorsal liegende Teil der Mantelhöhle ist tiefer und umfangreicher als der linke. Der Anus liegt vor der Vereinigung der beiden Hörner und in die Mantelhöhle

einbegriffen. Die Schale hat mit der Vergrößerung der Fläche, welche sie bedeckt, gleichen Schritt gehalten und ist ebenfalls beträchtlich größer geworden, sie ist von ihrer anfänglich flachen in eine mehr gewölbte Form übergegangen. Ein weiteres Gebilde, welches auch bereits in früheren Stadien auf Schnitten nachweisbar war, ist die im Vorderende des Embryos, dicht unter dem Velum (*v*) liegende Urniere (*un*).

c. Herzanlage.

In Fig. 17, Taf. XXIII haben wir einen Querschnitt durch einen Embryo dieser Alterstufe vor uns. Wie bereits erwähnt, ist das Septum des Pericards jetzt aufgelöst und der unpaare Herzbeutel hat eine ansehnliche Ausdehnung angenommen. Aus einem Vergleiche mit den übrigen Querschnittbildern, in denen das Septum noch erhalten und dadurch die Grenze zwischen linkem und rechtem Abschnitt des Pericards angegeben ist, wird man ohne weiteres erkennen, daß namentlich der rechte Abschnitt bedeutend an Größe zugenommen hat, während der linke annähernd in seinem Wachstum stehen geblieben ist.

Die rechte Niere, welche wir bisher als Wucherung kennen gelernt haben, hat ein weiteres Stadium ihrer Entwicklung erreicht und tritt uns jetzt als eine Ausstülpung der Pericardialwand entgegen; sie bildet ein schön begrenztes Säckchen, dessen dicke Wandung aus hohen Zylinderzellen gebildet wird.

Rechts und etwas dorsal von der Niere macht sich eine Verdickung der Pericardialwand bemerkbar, ein kleiner Wulst, der die jüngste Anlage des Herzens darstellt. Es wiederholt sich hier bei der Anlage des Herzens derselbe Prozeß, wie wir ihn eben bei dem Bildungsgang der rechten Niere kennen gelernt haben: die erste Anlage solid, als eine Verdickung der Herzbeutelwand, und darauffolgendes Hohlwerden der Anlage durch Aus- bzw. Einstülpung, welcher letzterer Modus bei der Herzanlage stattfindet und den wir späterhin näher besprechen werden. v. ERLANGER bezeichnet erst die auf der Textfig. 8, S. 442 erfolgte Einstülpung als die erste Anlage des Herzens, er hebt besonders hervor, daß letztere keine einfache Verdickung der Herzbeutelwand, sondern eine Einstülpung derselben sei. Doch finde ich eine Bestätigung der von mir beschriebenen soliden Herzanlage in M. DRUMMONDS¹ Fig. 1, Taf. VII, dem Quer-

¹ J. M. DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903.

schnitte eines nur wenig älteren Embryos, wie der der vorstehenden Textfig. 7.

Wir werden sehen, daß überhaupt für die sämtlichen sog. »mesodermalen Organe«, Pericard und seine Derivate, die solide Wucherung als der primäre Bildungsmodus angesehen werden muß, da auch linke Niere und Gonade denselben Bildungsgang durchmachen.

Die linke Niere, welche nicht auf diesem Schnitte enthalten ist, treffen wir auf einem der folgenden an. Fig. 50, Taf. XXVI ist ein solcher derselben Querschnittserie, stärker vergrößert, jedoch nur zur Hälfte gezeichnet. Die linke Niere hat noch nicht den vorgeschritteneren Entwicklungsgrad erreicht, den wir soeben bei der rechten betrachtet haben. Sie bildet noch eine solide Wucherung des Pericards, wie auf dem oben besprochenen Stadium, wenn wir auch zugeben müssen, daß sie etwas an Ausdehnung zugenommen hat. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß die linke Niere auf dem vorliegenden Schnitte nicht auf der Kuppe ihrer Wucherung getroffen, sondern nur in ihren hinteren Partien angeschnitten ist, zwecks Klarstellung des Verhältnisses einer andern Zellengruppe, auf die ich jetzt zu sprechen komme.

d. Gonadenanlage.

Links und dorsal der linken Niere, und dicht neben ihr, bemerken wir an dem linken Pericardzipfel, welcher der Leber angelagert ist, eine weitere Zellwucherung im Entstehen begriffen: die erste Anlage der Gonade. Sie geht, an ihren Rändern überall kontinuierlich niedriger werdend, in das einschichtige Plattenepithel des Pericards und anderseits mit kaum bemerkbarer Grenze in das der linken Niere über. Diese früheste Gonadenanlage erscheint noch auf diesen jungen Entwicklungsstadien als wenig in die Augen fallender Zellkomplex, wird aber bald mächtiger und endlich ein recht ansehnlicher Zellstrang, der sich ohne weiteres als die Anlage der Genitaldrüse dokumentiert. Doch erscheint hier bei der Anlage der Gonade die Zellwucherung nicht so typisch und als solche markiert, wie z. B. bei der Anlage der Nieren, sondern sie kommt in diesem Falle zumeist mehr einer Zellauswanderung gleich, indem mehrere Zellen aufgelockert erscheinen und sich längs des Leberandes fortschieben (Fig. 50, 51, 56, 57 u. 58, Taf. XXVI), der letztere Embryo ist bereits älter, er bildet einen Übergang zwischen dem Stadium der Textfig. 8 u. 9, S. 442 u. 445, die Gonade ist umfangreicher

als auf dem gegebenen Schnitte zu sehen ist, sie nimmt teil an der gerade beginnenden Ausstülpung des Eingeweidesackes durch die Leber, weist aber noch ein lockeres Gefüge auf. Die übrigen Schnitte stammen von Embryonen der Textfig. 7 u. 8.

Während wir bisher die Anlage der Gonade auf Querschnittsbildern studierten, betrachten wir in den Fig. 52—55, Taf. XXVI dieselbe im Sagittalschnitt. Das Alter entspricht ungefähr demjenigen der oben besprochenen quergeschnittenen Embryonen; Fig. 52 u. 53, wie 54 u. 55 sind je ein und derselben Serie entnommen. In Fig. 52 sehen wir die linke Niere, auf ihrem Höhepunkt geschnitten, bereits das beginnende Auftreten eines Lumens andeutend und in Verbindung getreten mit dem soliden Ende des ihr entgegenwachsenden linken Hornes der Mantelhöhle. Dicht neben ihr dorsalwärts, entsprechend den Querschnittsbildern, sehen wir die junge Gonadenanlage. Außerdem gibt dieser Schnitt ein gutes Bild der Mantelfalte (*mf*) und der hier eingefalzten Schale (*s*); wir bezeichnen daher diese Stelle des Mantelwulstes mit *v*. ERLANGER als Schalenfalz (*sf*), wie bereits oben an Totalbildern auseinandergesetzt wurde. Das sonst sehr dünne Ectoderm der Körperwand erscheint hier plötzlich verdickt und geht allmählich in das Epithel der Mantelhöhle über, welches ebenfalls aus einem hohen Cylinderepithel besteht. Der Schalenfalz bezeichnet diejenige Zone der Mantelfalte, welche die Schale absondert und somit die Tätigkeit der Schalendrüse übernommen hat, was auch durch die hier liegenden hellen, scharf konturierten Zellkerne angedeutet wird. Fig. 53 derselben Tafel, ein weiterer Schnitt dieser Serie zeigt nochmals die Gonadenanlage mit ihren deutlich herauswuchernden Zellkernen.

Das wenig Auffällige des Auftretens dieser jüngsten Gonadenanlage erklärt zur Genüge, daß die Anlage der Gonade bei *Paludina* von den seitherigen Autoren übersehen wurde. Die *v*. ERLANGERSchen Befunde kann ich an dieser Stelle außer acht lassen, da seine Untersuchungen von meinen Befunden gänzlich abweichen; an geeigneter Stelle wird darauf näher eingegangen werden.

Nicht so die neuere Arbeit von J. M. DRUMMOND¹, mit deren Ergebnissen an gewissen Alterstadien in den Hauptpunkten die meinigen übereinstimmen. Verfasserin stellt die »im Entstehen begriffene Anlage der Gonade« auf einem bedeutend älteren Stadium

¹ J. M. DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XLVI. T. 1. London 1903.

fest (siehe Textfig. 9, S. 445 und Fig. 35, Taf. XXIV)¹. Jedenfalls sind die hier in Frage kommenden jüngeren Embryonen von J. DRUMMOND nicht eingehend genug untersucht worden, und Verfasserin scheint ihr Hauptaugenmerk mehr auf die älteren Stadien gerichtet zu haben, zumal J. DRUMMOND, wie bereits im Anfang dieser Abhandlung hervorgehoben wurde, neben der Entwicklung der Geschlechtsorgane in erster Linie die Torsion während der Entwicklung von *Paludina* und die verschiedenen, bestehenden Theorien der Gastropoden-Asymmetrie mit anerkennungswerter Genauigkeit behandelt. Wir werden im folgenden noch öfters Gelegenheit haben, auf genannte Arbeit einzugehen.

Mir selbst war die Möglichkeit des Nachweises der so äußerst frühen Anlage der Gonade bei *Paludina* nur dadurch gegeben, daß ich die Entwicklung der Geschlechtsorgane, von den ältesten Stadien rückwärts gehend, untersuchte und durch lückenlose Stadien von älteren Embryonen die Gonade bis zu den jüngsten hindurch verfolgte; ein Studium, welches zwar viel Zeit und Mühe erforderte, aber zugleich auch eine Täuschung ausschloß.

Betrachten wir die verschiedenen Organanlagen eines Embryos dieser Entwicklungsstufe bezüglich ihrer topographischen Verhältnisse, so finden wir, daß die Herzanlage am meisten nach hinten liegt, es folgt dann, nach vorn gehend, zunächst die rechte Niere, darauf die Gonade und endlich die linke Niere, welche somit die vorderste Lage einnimmt. Durch die nun folgende Verlagerung des Herzbeutels erfährt zwar diese Reihenfolge insofern eine geringe Änderung, als nun der Gonadenursprung vor den der rudimentären Niere zu liegen kommt, doch bleibt im übrigen die Lagebeziehung zwischen Niere einerseits und rudimentärer Niere und Gonade anderseits bestehen. Wir bekommen deshalb nie auf einem Schnitt z. B. Gonade und zugleich linke Niere trotz der engen Nachbarschaft dieser Organe, beide in ihrer größten Ausdehnung durchschnitten vor Augen, woraus die Notwendigkeit erwächst, mehrere Schnitte einer Serie abzubilden, wenn man nicht auf einem schon viel älteren Stadium die nur angeschnittene Gonade als die Anlage derselben betrachten will. Wir werden bei Betrachtung dieser Entwicklungsvorgänge sehen, daß gerade die Lagebeziehung zwischen Gonade und linker Niere von nicht geringer Wichtigkeit ist.

Um Irrtümer gerade hinsichtlich der Verhältnisse zwischen

¹ Vgl. auch J. M. DRUMMOND, l. c. Pl. VIII, Fig. 15.

Gonade und linker Niere auszuschließen und um durch eine körperliche Darstellung meine Befunde zu kontrollieren und völlig klar zu stellen, erschien es unumgänglich notwendig, einige Rekonstruktionen vorzunehmen. Die Abbildung eines solchen Modells haben wir in den Fig. 64—67, Taf. XXVII vor uns; es stellt das aus einer Querschnittserie rekonstruierte Hinterende eines Embryos dieses Alters (Textfig. 7) dar, und gibt im ganzen dasselbe Bild wieder, welches v. ERLANGER in Fig. 9, Taf. XXI¹, als Rekonstruktion gedacht, liefert. Ich sage im ganzen, denn von Einzelheiten ist hier abzu- sehen; so fehlt freilich die Gonade in der v. ERLANGERSchen Figur und »der schon erfolgte Durchbruch des rechten Zipfels der Mantelhöhle in die rechte Niere« ist in Wirklichkeit auf diesem Stadium noch nicht eingetreten.

Die erste Ansicht dieses Modells (Fig. 64) entspricht derjenigen, welche man bekommen würde, wenn man den betreffenden Embryo mittels eines durch die vorderste Stelle der Mantelhöhlenanlage geführten Querschnittes in zwei Teile zerlegen und auf die Schnittfläche des hinteren Teiles sehen würde (siehe auch die v. ERLANGERSche Figur). Das Modell ist hier der geeigneteren Beleuchtung wegen mit der ventralen Fläche nach oben orientiert worden. Es zeigt die bereits auf S. 435 beschriebenen Verhältnisse. Der Anus liegt in der Mantelhöhle vor der Vereinigung der beiden Hörner derselben und hier noch ziemlich median. Das rechte, mehr dorsal gelegene Horn der Mantelhöhle ist weit umfangreicher und tiefer als das linke, und beide enden solid.

Die andern Ansichten (Fig. 65—67) bestätigen ebenfalls das bereits oben an Schnitten Erläuterte, wie ja auch die beiden Querschnitte Fig. 17 u. 50, Taf. XXIII u. XXVI dieser zum Aufbau des Modells verwendeten Serie entnommen sind. Besonders deutlich sieht man hier die bedeutende Ausdehnung des rechten Pericardteiles in ihrem vollen Umfange im Gegensatz zu dem kleinen, anscheinend im Wachstum stehen gebliebenen linken Abschnitte des Pericards, namentlich wenn man darauf achtet, daß sich jener auch noch bedeutend im Gegensatz zu diesem nach vorn und hinten erstreckt. Weiterhin sei verwiesen auf die Lage und Größe von Herz-, rechter und linker Nieren-, sowie auf die Gonadenanlage, desgleichen auch auf das Herantreten der Hörner der Mantelhöhle zu jeder Niere samt ihrer soliden Verbindung mit diesen. In Fig. 67 sehen wir speziell die Anlage des »Urogenitalsystems« vor uns.

¹ R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.

Wir verlassen auf diesem Stadium die Nieren und die Gonade, und beschränken uns zunächst auf das Studium des weiteren Schicksals der Herzanlage sowie der Ausbildung des Herzens und der Gefäße, und lassen diesen Teil (TÖNNIGES) den nun folgenden II. Abschnitt dieser Abhandlung, die Ausbildung der Organe, einleiten, um dann den weiteren Bildungsgang der Nieren und Geschlechtsorgane (OTTO) darauffolgend getrennt zu behandeln.

II. Die Ausbildung der Organe.

1. Die Entwicklung des Herzens und seiner Gefäße.

a. Das Herz.

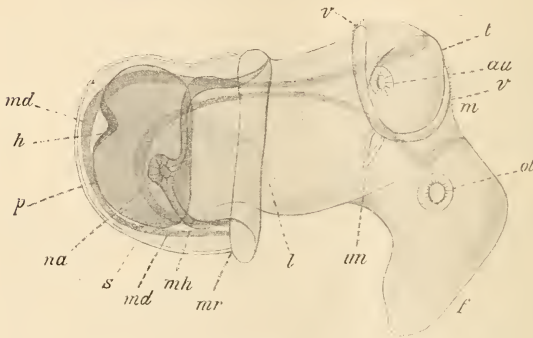
Das Pericard, welches wir als eine paarige Bildung des Ectoderms kennen gelernt haben, bildet das Septum (*sept*), welches die beiden Bläschen (*p* und *p'*) voneinander trennt, zurück, so daß es schließlich zur Anlage eines einheitlichen Pericards kommt (Fig. 14—17, Taf. XXIII). Es erfolgt ein starkes Wachstum speziell des rechten Abschnittes des Herzbeutels (Fig. 13 *p*, Taf. XXII). Bevor jedoch diese Prozesse und die Auflösung des Septums stattfanden, erlitten die beiden Pericardialbläschen an ihrer ventralen Wand jene Verdickungen des im übrigen plattenförmigen Epithels (Fig. 13 *n* und *n'*), die zur Anlage der beiden Nieren führten. Wir haben besonders hervorgehoben, daß die jüngsten Nierenanlagen als solide Wucherungen der Pericardialwand und nicht als Ausstülpungen auftraten, wie v. ERLANGER angenommen hatte.

Auf ähnliche Weise erfolgt die Anlage des Herzens. Wie aus dem Querschnitt der Fig. 17, Taf. XXIII ersichtlich ist, ist das Septum vollständig aufgelöst und der nun einheitliche Pericardialsack (*p* und *p'*) hat seine größte Ausdehnung erlangt. Die rechte Niere (*n*), welche zur bleibenden Niere wird, hat ein weiteres Stadium in ihrer Entwicklung erreicht, indem sie sich aus ihrer soliden Wucherung zu einer Ausstülpung, deren Wand aus hohen Zylinderzellen besteht, umgewandelt hat.

Die jüngste Anlage des Herzschlauches (*h*) ist auf diesem Stadium zu bemerken. Sie entsteht wie die Nieren als eine Verdickung der Herzbeutelwand rechts und etwas dorsal von der bleibenden Niere (Fig. 17, Taf. XXIII). Aus dieser kompakten Zellwucherung entwickelt sich im weiteren Verlauf das Herz. Wie die Niere durch Ausstülpung

aus der Pericardialwand ihre weitere Ausbildung nahm, so entsteht entgegengesetzt der Herzschlauch durch Einstülpung der ursprünglich soliden Wucherung (Fig. 41, Taf. XXV).

Während der folgenden Stadien bringt der Embryo seine Molluskencharaktere immer mehr zur Ausbildung. Die Größenzunahme des Fußes fällt besonders ins Auge. Der hintere Teil des Embryos wird durch die starke Entwicklung der Leber bruchsackartig nach außen



Textfig. 8.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus KORSCHOLT und HEIDER nach v. ERLANGER). *au*, Auge; *f*, Fuß; *h*, Herz; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *na*, Nierenausführungsgang; *ot*, Otocyste; *p*, Pericardium; *s*, Schale; *t*, Tentakel; *un*, Niere; *v*, Velum.

gedrängt, wodurch der After eine Verschiebung nach vorn erleidet. Die Schale hat mit der Vergrößerung der Fläche, welche sie bedeckt, gleichen Schritt gehalten und ist ebenfalls beträchtlich größer geworden.

Die Niere ist auf diesem Stadium bereits als kleine Ausbuchtung des Pericardiums deut-

lich zu erkennen, und der ectodermale Ausführungsgang nahezu mit ihr in Verbindung getreten.

Wir betrachten jetzt die weitere Ausbildung des Herzens. Die dorsale Wand des Pericardialsackes läßt eine deutliche, rinnenförmige Einfaltung sowohl am Totalpräparat, wie auf Schnitten erkennen. Dieses Stadium, auf dem die Herzanlage bereits in Form einer Einstülpung der Pericardialwand sichtbar ist, ist in seiner äußeren Form so charakteristisch, daß man es ohne Schwierigkeit auffinden kann.

Der Längsschnitt, welcher in Fig. 41, Taf. XXV zur Abbildung genommen ist, entstammt einer Schnittserie durch einen Embryo, der sich ungefähr im gleichen Altersstadium wie der der Textfig. 8 befindet. Auf dem Schnitt ist jedoch der Fuß nicht ganz in der Mitte getroffen, sondern etwas seitlich, so daß seine charakteristische Knickung, wie es die Textfigur deutlich zeigt, auf dem Schnitt nicht zum Ausdruck gekommen ist. Diese stets in die Augen fallende Knickung des Fußes wird dadurch hervorgerufen, daß der Fuß (*f*

stark wächst und an seiner nach vorn gerichteten Fläche die Kriechsohle auszubilden beginnt.

Im allgemeinen hat sich der ganze Körper des Embryos in die Länge gestreckt. Das Velarfeld (*v*) weist eine weitere Rückbildung auf, und die Tentakel (*t*) beginnen in Form kleiner Höcker sich von ihm abzusetzen. Die wichtigsten Veränderungen hat das Hinterende erlitten, indem sein Mantelrand (*mr*) weit nach vorn verschoben ist. Er liegt nahezu in der Mitte des Embryos. Die Schale hat sich demgemäß gleichfalls stark vergrößert und bedeckt das scharf von der vorderen Körperhälfte abgesetzte Hinterende.

Was die inneren Organe anbetrifft, so ist der größte Teil des Hinterendes durch das Pericard ausgefüllt (Fig. 41 *P*). Die anfangs paarige Mantelhöhle hat sich durch Vorwachsen des Mantelrandes vertieft und hat eine einheitliche Form angenommen. Ihre größte Ausdehnung besitzt sie an der rechten Seite des Embryos, wo der Enddarm und die Ausführungsgänge der Niere und der Genitalorgane ausmünden. In etwas älteren Stadien breitet sie sich auch über die dorsale und linke Seite aus. Die Rückenpartie des Embryos nimmt bedeutend schneller an Größe zu als seine übrigen Körperregionen, wodurch es zur bruchsackartigen Hervorwölbung des Hinterendes und damit zur Verlagerung des Afters nach der ventralen Seite kommt. Die dorsale Wand des Pericards besteht aus einer einfachen Zellschicht, der nur vereinzelt andre Zellen anliegen, während die ventrale Seite etwas stärker ist und oftmals mehrere Zellschichten übereinander gelagert erkennen läßt (Fig. 42, Taf. XXV). Die Niere ist auf diesem Stadium bereits als kleine Ausbuchtung des Pericardiums deutlich zu erkennen, und der ectodermale Ausführungsgang nahezu mit ihr in Verbindung getreten. Magen und Leber sind beträchtlich nach links verschoben. Die Wand des Magens besteht aus hohem Cylinderepithel, während die großen Leberzellen an ihren zahlreichen Einschlüssen von Deutolecith, Fett und Vacuolen sehr deutlich zu erkennen sind (Fig. 42, Taf. XXV).

Wenn man an Totalpräparaten die hintere dorsale Partie eines Embryos, wie wir ihn soeben kurz beschrieben haben, und der ungefähr im Aussehen der Textfig. 8 entspricht, betrachtet, und den durch die Schale hindurch erkennbaren Pericardialsack ins Auge faßt, so fällt sofort beim Heben und Senken des Tubus eine kleine Einstülpung (*h*) der rechtsgelegenen Wand desselben auf, welche als deutliche Längsrinne oder Falte über den Pericardialsack hinwegläuft.

Wir können also an Totalpräparaten die erste Anlage des Herzens in Form einer Rinne feststellen und an Schnittserien bestätigen. Dieses ist jedoch nur für die jüngeren Stadien zutreffend. Das Studium der weiteren Ausbildung des Herzens an der Hand der Totalpräparate genügt jedoch nicht, da durch das Wachstum des Darmes und seiner Anhangsdrüsen, speziell der Leber, die Pericardialverhältnisse nicht mehr so deutlich erkennbar sind als bei jüngeren Embryonen.

Wir sehen uns daher veranlaßt, eine Schnittserie durch ein etwas älteres Stadium als das der Textfig. 8 zu geben. Die Schnitte (Fig. 43—47, Taf. XXV) sind Längsschnitte durch den Herzschlauch, und zwar durch ein Stadium, welches die Trennung in Vorhof und Kammer bereits erkennen läßt. Es ist etwas schwierig, direkte Längsschnitte durch den Herzschlauch (*h*) zu erhalten, da er erstens infolge der Krümmung der Pericardialwand selbst etwas gebogen ist, und ferner, weil er nicht mehr dorsal liegt, sondern auf die linke Seite des Embryos verschoben ist. Aus diesen Gründen ist die Orientierung etwas erschwert. Die auf Fig. 43—47 abgebildeten Längsschnitte treffen ihn jedoch in seiner ganzen Länge, so daß auf ihnen die Differenzierung des Herzens und seine Sonderung in Vorhof (*vo*) und Kammer (*ka*) deutlich zu erkennen ist.

Die Serie beginnt mit Fig. 43, Taf. XXV, auf der das Herz ganz oberflächlich angeschnitten dargestellt ist. Die rinnenförmige Einstülpung der Pericardialwand ist wohl auch hier auf diesen Flachschnitten erkennbar, jedoch nicht so gut zu demonstrieren als auf Längsschnitten durch den ganzen Embryo, welche das Herz im Querschnitt zeigen (Fig. 41 u. 42). Die Wand des Pericards (*P*) ist sehr dünn geworden, so daß stellenweise das Plasma mancher Zellen weit ausgezogen erscheint. Sie geht auf beiden Seiten kontinuierlich in den Herzschlauch über, was ebenfalls für die Entstehung desselben aus dem Pericard spricht. Die Wand des Herzschlauches ist naturgemäß stärker als die des Herzbeutels. Am Herzen selbst, welches durch eine ungefähr in der Mitte desselben auftretende Ringfurche in zwei Abschnitte, Vorhof und Kammer, getrennt wird, ist die Wand der letzteren (Fig. 45 *ka*) bedeutend stärker ausgebildet als die des Vorhofes (*vo*). An manchen Stellen der Kammerwand ist es sogar möglich, eine verhältnismäßig kompakte epitheliale Anordnung der Zellen festzustellen. Die Kommunikation zwischen den beiden Herzabschnitten wird durch eine sehr kleine Öffnung vermittelt, so daß sie nur auf besonders günstig getroffenen Schnitten zu sehen ist. Der Herzschlauch

steht infolge seiner rinnenförmigen Bildung an seinen beiden Enden mit der primären Leibeshöhle in Verbindung.

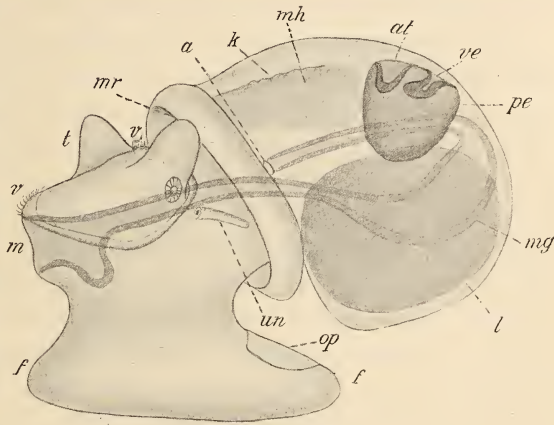
Die Hohlräume, welche in der Nähe des Herzschlauches zu finden sind, sind Spalträume des Mesenchyms und müssen ihrer späteren Funktion gemäß einmal als Aorta (Fig. 25 *ao*, Taf. XXIII) in die Kammer einmündend, und weiterhin als Anlage der Kiemenvene des Vorhofes (*kv*, Fig. 49, Taf. XXV) gedeutet werden. Sobald eine Verbindung der einzelnen Spalträume des mesenchymatischen Gewebes stattgefunden hat, ist das Gefäßsystem der Schnecke vorhanden. Es bildet also eine vom Centralorgan unabhängig entstehende Anlage. Durch die Kiemenvene (Fig. 49 *kv*) kommt das Blut im arteriellen Zustand aus der Kieme in den Vorhof (*vo*), von dort in die Kammer (*ka*), und diese treibt es dann in die Aorta (*ao*).

Der Embryo hat inzwischen eine Gestalt angenommen, welche der erwachsenen Schnecke bereits nahekommt (Textfig. 9).

Der Fuß (*f*) hat seine definitive Lage und Gestalt bereits ein- und angenommen. Seine ventrale Fläche

ist zur Kriechsohle abgeplattet. Der Deckel (*op*) liegt in Form einer kleinen chitinigen Platte am hinteren Ende auf der Dorsalseite des Fußes. Am Vorderende ist die noch sehr große Öffnung (*m*) des Mundes zu erkennen, während die Fühler (*t*) in Form kleiner Höcker bereits eine beträchtliche Größe erreicht haben. An der ventralen Seite des stark in die Länge gewachsenen Vorderdarmes ist die Radulaeinstülpung zur Form eines Säckchens ausgewachsen.

Sehr klar zeigt dieses Totalpräparat die Lagebeziehungen der im Eingeweidessack liegenden Organsysteme. Der Embryo wendet uns seine linke Hälfte zu, und da wir in dieser Lage das Pericardium und den Herzschlauch vollständig vor uns sehen, so wird daraus die



Textfig. 9.

Embryo von *Paludina vivipara* (aus KORSCHOLT und HEIDER, nach v. ERLANGER). *a*, After; *at*, Atrium; *f*, Fuß; *k*, Kieme; *l*, Leber; *m*, Mund; *mg*, Magen; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *op*, Operculum; *pe*, Pericardium; *t*, Tentakel (Fühler); *un*, Urniere; *v*, Ventrkel; *ve*, Ventrkel.

Lageverschiebung dieser Organe auf die linke Seite des Embryos ersichtlich. Fernerhin kann man bemerken, daß das Pericard bedeutend kleiner geworden ist, was wohl auf die Entwicklung des umfangreichen Lebersackes und im vorderen Teil auf die weitergehende Ausbildung der Mantelhöhle zurückzuführen ist.

Auf späteren Stadien wird die Verschiebung des Herzens noch beträchtlicher, so daß das Herz schließlich ganz ventral in der linken Hälfte des Eingeweidesackes liegt. Auf dem Stadium der Fig. 9 wird dieser Teil der Leibeshöhle noch vollständig vom Magen (*mg*) und Leber (*l*) ausgefüllt. Die Mantelhöhle (*mh*), an deren dorsaler Wand bereits die Kiemen in Form kleiner Höcker auftreten, ragt als tiefe Einstülpung weit in den Eingeweidesack hinein.

Die wichtigsten Vorgänge der Herzbildung sind auf diesem Stadium bereits vorüber, und bei den weiteren Differenzierungen handelt es sich mehr um histologische Prozesse innerhalb der Herzwand. Diese sowohl wie das Pericard erhalten durch fortwährende Zellvermehrungen ein festeres Gefüge, besonders die Kammer, deren Wand bedeutend dicker wird und schließlich aus einer mehrschichtigen Zellenlage besteht. Fibrilläre Muskelfasern im Innern des Herzschlauches vervollständigen die histologische Struktur desselben.

Die Angaben der älteren Autoren über die Entwicklung des Herzens und des Pericards bei Mollusken sind von MEISENHEIMER in seiner *Limax*- und späterhin in der *Dreissensia*-Entwicklung entsprechend berücksichtigt worden, so daß wir an dieser Stelle nicht weiter darauf einzugehen brauchen. Es bleibt uns nur noch ein Vergleich von Herz und Pericard bezüglich ihrer Entwicklung bei den Gastropoden *Limax* (MEISENHEIMER) und *Planorbis* (PÖTZSCH¹), sowie den Lamellibranchiaten *Dreissensia* und *Cyclas* (MEISENHEIMER) übrig, von denen über die Entwicklung des Blutgefäßsystems eingehende Untersuchungen vorliegen.

Eine speziellere Darstellung über die Herkunft und weitere Ausbildung der Herz-Pericardanlage hat, wie bereits hervorgehoben, MEISENHEIMER (48) für *Limax maximus* gegeben. Die Herz-Pericardanlage geht mit der Niere zusammen aus einer gemeinsamen Primitivanlage hervor, welche rechts vom Enddarm unter der Schalendrüse als unpaare, asymmetrische Wucherung aus dem Ectoderm entsteht. Wenn wir von der Entwicklung der Niere, welche sich

¹ O. PÖTZSCH, Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie. XX. Bd. Heft 3. 1904.

frühzeitig von der gemeinsamen Anlage trennt, absehen, so bildet sich aus dem Herz-Pericardzellhäufchen auffälligerweise zuerst der Herzschlauch und dann erst nachträglich durch Auftreten von Spalträumen in dessen Wandung das Pericard. Wie wir sahen, fanden diese Prozesse in umgekehrter Reihenfolge bei *Paludina* statt. Dort bildete sich erst das Pericard und dann das Herz.

MEISENHEIMER ist auf Grund dieser Resultate zu der Auffassung gekommen, daß die vorher beschriebene ectodermale Wucherung im Hinterende des *Limax*-Embryos eine »direkte« Organanlage sei. Ob diese Ansicht völlig zutreffend ist, wollen wir im allgemeinen Teil besprechen; jedenfalls darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß der in Frage stehende ectodermale Zellenhaufen eine ganze Anzahl von künftigen Organen enthält, und zwar von Organen, welche im allgemeinen als Derivate der sekundären Leibeshöhle aufgefaßt werden. Vielleicht könnte man daher in dem Zellenhäufchen den Rest eines Cöloms erblicken, besonders da die Verhältnisse bei *Paludina* diese Auffassung unterstützen.

Die ectodermale Entstehung dieser Wucherung würde wohl kaum der Auffassung von der cölomatischen Natur derselben im Wege stehen, da bei den Annulaten ganz ähnliche Bildungen, die zweifellos die sekundäre Leibeshöhle aus sich entstehen lassen, und welche ebenfalls ihren Ursprung am Hinterende des Embryos nehmen, nachgewiesen worden sind.

Nachdem sich die sog. »Primitivanlage« in zwei Teile gesondert hatte, von denen der eine der Niere den Ursprung gab, beziehen sich die weiteren Entwicklungsvorgänge auf den andern Teil des Zellhäufchens, aus dem Herz und Pericard entstehen. Eigentümlicherweise wird das Herzlumen durch Aushöhlung der soliden Anlage zuerst gebildet, und erst sekundär entsteht durch einen Abspaltungsprozeß von der Herzwand das Pericard. MEISENHEIMER hebt an einer Stelle seiner Arbeit hervor, daß die Pericardialbildung »sich auf Kosten eines Teiles des ursprünglichen Herzschlauches vollzieht, den wir also streng genommen gar nicht als solchen kurzweg bezeichnen dürften«.

Nachdem durch die Untersuchungen über Niere, Pericard und Herz von *Paludina* und *Limax* festgestellt worden war, daß bei der ersteren zuerst das Pericard und darauf das Herz gebildet wurde, während bei der letzteren diese Prozesse genau umgekehrt verliefen, d. h. erst das Herz und dann das Pericard entstand, so mußte es wünschenswert erscheinen, auch bei andern Gastropoden das

Schicksal dieser Organe zu verfolgen und zum Vergleich heranzuziehen. PÖTZSCH untersuchte daraufhin die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei dem basommatophoren Pulmonaten *Planorbis corneus*. Aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß bei dieser Form sowohl Urmesodermzellen, welche aus der hinteren Makromere *D* (HOLMES) entstehen und weiterhin Mesodermstreifen vorhanden sind, deren Herkunft jedoch von PÖTZSCH nicht ganz sicher festgestellt werden konnte. Zum größeren Teil bilden sie sich zweifellos aus den Urmesodermzellen, ein Teil von ihnen scheint jedoch eine abweichende Entstehung zu nehmen. Am unteren Ende der Mesodermstreifen liegt auf späteren Stadien die paarige Nieren-Pericard-Herzanlage, und an dieser Stelle wandern nach Ansicht des Verfassers, die er jedoch mit gewisser Reserve wiedergibt, Ectodermzellen in das Innere der Furchungshöhle, um mit den Zellen der Mesodermstreifen zu verschmelzen, so daß deren unteres Ende möglicherweise ectodermal sein würde. In den darauf folgenden Stadien lösen sich die Mesodermstreifen von vorn nach hinten auf und bilden das Mesenchym des Körpers. Nur im hinteren Teil zu beiden Seiten des Enddarms bleiben zwei Zellhäufchen zurück, welche nicht der allgemeinen Auflösung anheimfallen, von denen der linke die Nieren-Pericard-Herzanlage bildet, während der rechte nur einige Zeit erhalten bleibt, um sich dann im Mesenchym aufzulösen. Während also anfangs die Anlage paarig war, geht dieser Zustand, welcher stark an die gleichen Verhältnisse bei *Paludina* erinnert, sehr bald in den unpaaren über. Am zurückbleibenden Zellhäufchen geht beim Wachstum desselben eine Sonderung in zwei Teile vor sich, indem der eine zu einem Bläschen mit Höhlung wird und die Anlage der Niere vorstellt, während der andre Abschnitt das Pericard und dann das Herz aus sich hervorgehen läßt. Die beiden Organe bilden sich in dem dazu bestimmten Zellhäufchen ziemlich zu gleicher Zeit; mitunter entsteht auch das eine etwas frühzeitiger als das andre. Das Herz legt sich auf der betreffenden Zellenmasse in Form zweier Vertiefungen an, des künftigen Vorhofes und der Kammer. An der Stelle, wo die beiden Vertiefungen zusammenstoßen, heben sich die seitlichen Wände des Zellhäufchens in die Höhe, um den sich bildenden Herzschauch zu umwachsen. Sobald sich das Herz in Form dieser Rinne angelegt hat, bzw. in der Anlage begriffen ist, tritt in dem bislang soliden Zellenhaufen eine Höhlung auf, das Pericard. Durch Vergrößerung des Hohlraumes umwächst der Herzbeutel allmählich das Herz in Form eines dünnen Epithelsackes.

Wie wir im allgemeinen Teil sehen werden, bietet *Planorbis* betreffs seiner Pericard-Herzentwicklung vielfache Anklänge an die von *Paludina*.

Was die Pericard- und Herzbildung der beiden Lamellibranchiaten *Dreissensia polymorpha* und *Cyclas cornea* anbetrifft, so entstehen auch bei ihnen wie bei den oben erwähnten Gastropoden diese Organe zusammen mit der Niere und den Geschlechtszellen aus einer gemeinsamen Anlage, welche ihren Ursprung aus dem Ectoderm nimmt. Bei *Dreissensia* ist die Anlage unpaar und liegt anfangs in der Medianebene des Körpers, auf späteren Stadien nach ihrer Teilung jedoch symmetrisch und dorsal über dem Darne; bei *Cyclas* ist sie dagegen paarig und hat ihre Lage sogleich bei Beginn der Bildung zu beiden Seiten des Enddarmes. Ob die paarige oder die unpaare Anlage die ursprünglichere ist, werden wir im theoretischen Teil erörtern.

Sobald sich bei *Dreissensia* die paarige Anlage ausgebildet hat, entsteht durch Teilung der beiden Zellhäufchen je ein Nierenbläschen zu beiden Seiten des Darmes und eine diesen umfassende Zellenpartie. Aus der letzteren geht das Herz und weiterhin durch Abspaltung das Pericard hervor. Zweifellos bildet sich also bei *Dreissensia*, wie bei *Limax*, zuerst die Herzhöhlung, und dann erst das Pericard. Nach Festsetzung der Larve verlassen einige Zellen der hinteren, ventralen Pericardialwand den Zellverband und bilden eine unpaare, plattenartige Genitalanlage. Aus dieser unpaaren Anlage geht später durch Spaltung eine paarige hervor.

Bei *Cyclas* findet die Differenzierung von Pericard und Herz auf die Weise statt, daß umgekehrt erst das Pericard und dann das Herz gebildet wird; denn nachdem sich die Genitalzellen und die Niere von der gemeinsamen Anlage getrennt haben, treten in den beiden übrigbleibenden, den Darm seitlich umschließenden Zellenmassen jederseits zwei Hohlräume auf, welche von MEISENHEIMER (51) als die untere und obere Pericardialhöhle bezeichnet werden. Darauf verschmelzen die beiden oberen Bläschen, sowie die jeder Seite an einer vorderen und einer hinteren Stelle miteinander. Der zwischen ihnen in der Mitte stehenbleibende Strang wird zum Vorhof, die vereinigten vier Bläschen sind das Pericard und ihre innere, den Darm ringförmig umgebende Wand wird zur Herzwand. Schließlich erhalten die Anlagen der Vorhöfe Lumina, und diese brechen nach dem Herzen zu durch.

b. Circulationssystem.

Die Entstehung des Blutgefäßsystems beginnt bei *Paludina* sehr frühzeitig, indem sich im Vorderende des Embryos zwischen Oesophagus und Fuß ein großer mesenchymatöser Lückenraum oder Sinus bildet, welcher pulsierende Bewegungen ausführt und wohl mit einem Larvenherz verglichen werden kann. Weitere unregelmäßige Lückenträume, welche sich allmählich im Mesenchym verlieren, entstehen um Magen und Leber; sie sind jedoch nicht so deutlich erkennbar wie der im Vorderende liegende Sinus, welcher nicht nur auf allen Schnitten (spec. Querschnitten), sondern auch an Totalpräparaten und am lebenden Objekt, wo er durch seine Pulsationen auffällt, zu beobachten ist.

Wenn sich die ersten Anlagen dieses Circulationssystems, das seinem späteren Verhalten nach als Venensystem aufgefaßt werden muß, bemerkbar machen, ist das Herz noch nicht vorhanden, so daß die Entstehung beider eine völlig getrennte ist.

Die erste Anlage des ventralen Ursinus wird ungefähr bei jungen Embryonen sichtbar, welche sich auf dem Stadium der Textfig. 3 befinden. Die Schalendrüse hat ihre größte Ausdehnung erreicht. Der Mund (*m*) ist als Einstülpung gegen den Darm aufgetreten und der Fuß (*f*) macht sich an der Ventralseite in Form einer Hervorbuchtung bemerkbar. Herz und Pericard sind vorläufig noch nicht sichtbar, trotzdem finden wir schon den pulsierenden Sinus (*sz*) in Form einer Lakune zwischen Darm und der ventralen Ectodermpartie. Dieser Hohlraum ist ein Teil der primären Leibeshöhle oder der Furchungshöhle und hat mit dem Cölom, aus dem später Pericard, Herz, Nieren und Genitalorgane entstehen, nichts gemein. Auf älteren Stadien (Textfig. 5 u. 6) wird dieser pulsierende Sinus (*sz*) infolge Auswachsens des Hinterendes des Embryos mehr nach vorn verlagert, so jedoch, daß er trotzdem seine Lage über dem Fuß beibehält. Seine Verlagerung ist demnach nur eine scheinbare und steht mit dem Längenwachstum der Embryonen im engsten Zusammenhang.

Nachdem Pericard und Herz zur Ausbildung gekommen sind und die Scheidung des letzteren in Vorhof und Kammer eingetreten ist (Fig. 49, Taf. XXV), verbinden sich die bislang selbsttätig pulsierenden venösen Räume zu den Venenwurzeln, von denen aus das venöse Blut in die Kiemenarterie gelangt. Aus der Herzkammer entspringt die Aorta (Fig. 25 *ao*), welche sich sehr bald in die vordere Aorta (Aorta anterior), Kopf, Rumpf und Fuß versorgend, und

in die hintere Aorta (Aorta posterior) spaltet, die Darm, Leber, Magen und die Geschlechtsorgane mit arteriellem Blut versieht.

Den Übergang des pulsierenden Sinus im Vorderende des Embryos in den vorderen Ast der Aorta habe ich im Gegensatz zu v. ERLANGER nicht beobachten können, vermute jedoch, daß diese Auffassung nicht ganz von der Hand zu weisen ist. Das gleiche gilt für den direkt mit der Herzkammer in Verbindung stehenden Teil der Aorta; auch er bildet sich an der Stelle, an der bei Beginn der Entwicklung der die Leber und den Darm umschließende Sinus lag.

Die weitere Ausbildung des Venensystems macht sich erst bemerkbar, wenn die arteriellen Gefäße bereits angelegt sind. Es bildet sich durch Entstehung mesenchymatöser Lückenräume in der Umgebung der Verdauungs- und Geschlechtsorgane.

Nach der von v. ERLANGER vertretenen Auffassung entstehen die Gefäße aus Spalten, welche einerseits zwischen Darmwand und visceralem Blatt des Mesoderms, anderseits zwischen Ectoderm und dem ihm anliegenden parietalen oder somatischen Blatt entstehen. Auch wir nehmen mit v. ERLANGER an, daß das Gefäßsystem aus der primären Leibeshöhle hervorgeht, können jedoch auf Grund der Untersuchungsergebnisse über die Entstehung des Mesoderms keineswegs mit der Ansicht v. ERLANGERS übereinstimmen, daß ein Cölom zur Ausbildung kommt, welches auf gewissen Entwicklungsstufen die ganze primäre Leibeshöhle ausfüllt.

Der Verlauf der einzelnen Gefäße ist von LEYDIG beim erwachsenen Tier und von v. ERLANGER für die Entwicklung von *Paludina* so eingehend beschrieben worden, daß im wesentlichen diesen Angaben kaum neues hinzuzufügen ist. Die Spaltung der aus der Kammer entspringenden Aorta in eine nach vorn verlaufende Aorta anterior, welche sich in die Aorta cephalica und in die Arteria pedalis teilt, und der schwächeren, nach hinten zu den Eingeweiden und Geschlechtsorganen ziehenden Aorta posterior oder visceralis erfolgt dicht in der Nähe der Herzkammer, so daß die eigentliche Aortenwurzel nur ganz kurz ist.

In den Embryonen lassen sich diese Hauptarterienstämme bereits auf ziemlich jungen Stadien leicht nachweisen, da ihre Wandung eine festere Begrenzung aus mesenchymatischen Zellen besitzt. Im Gegensatz dazu ist die Abgrenzung der Venen durchaus keine deutliche, vielmehr stehen sie mit Lymphräumen aufs direkteste im Zusammenhang.

Von den bislang vorliegenden Beobachtungen über die Entstehung

des Blutgefäßsystems der Prosobranchier sind die von v. ERLANGER an *Paludina vivipara* gemachten die eingehendsten. Sie stimmen mit den von mir angegebenen bis auf die Herleitung des Gefäßsystems überein.

GANIN (27) hat ebenfalls bei Prosobranchiern die unabhängige Entstehung des Blutgefäßsystems und des Herzens betont. Weiterhin gibt FOL (26) für die Wasserpulmonaten an, daß die erste Anlage der Aorta in einer Verlängerung der Kammer bestände. Auch von SARASIN sind für die Entwicklung von *Helix Waltoni* Angaben über zwei Blutgefäße des Fußes gemacht worden, von denen die eine die Eingeweide, die andre die Podocyste versorgt. Nach MEISENHEIMER (48) entstehen bei *Limax maximus* die Blutgefäße direkt aus den Lymphräumen des Körpers. Die Aorta cephalica und die Arteriae pedales sind in den Embryonen zuerst erkennbar und am schärfsten ausgeprägt. Die erste Anlage des Gefäßsystems besteht wie bei *Paludina* in der Bildung eines geräumigen Sinus, welcher dorsalwärts den Fuß durchzieht und sich von der Podocyste bis nach vorn zur Kopfblase erstreckt, um sich dann in den unregelmäßigen Lückenräumen des Mesenchyms zu verlieren.

MEISENHEIMER hält diese Lückenräume bei *Limax maximus* gleichfalls für die erste Anlage des Venensystems. Eine Aorta visceralis, welche sich kurz vor der Einmündung der Kopfarterie von dieser abzweigt und in den Darmtractus hineinzieht, ist ebenfalls bei *Limax* vorhanden.

Während die Arterien durch ihre feste Begrenzung, welche sie durch das Zusammentreten von Mesenchymzellen erhalten, leicht zu verfolgen sind, ist dieses beim Venensystem nicht der Fall, so daß die in den Vorhof mündende Lungenvene noch geraume Zeit aus den umgebenden Lymphräumen besteht, ohne daß eine festere epitheliale Begrenzung vorhanden ist.

Aus den bislang vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Angaben über die Entstehung des Blutgefäßsystems der Gastropoden läßt sich eine allgemeine Übereinstimmung insoweit feststellen, als die ersten Circulationsbewegungen in mesenchymatösen Lückenräumen zu suchen sind, aus denen das künftige Venensystem entsteht, während sich unabhängig von ihnen und auf bedeutend späteren Stadien erst das Herz entwickelt.

2. Die Ausbildung der beiden Nieren und ihrer Ausführgänge.

a. Die rechte, später in Funktion tretende Niere und ihre definitive Gestaltung.

Die rechte Niere, die wir als eine Ausstülpung des Pericards kennen gelernt haben, wächst zu einem Säckchen aus, welches die Verbindung mit dem Pericard beibehält und von hier aus nach vorn und hinten sich fast gleichmäßig ausdehnt, so daß die Nierenspritze annähernd in die Mitte des Organs zu liegen kommt. Eine offene Verbindung mit dem rechten Horne der Mantelhöhle, das zu ihrem Ausführgang wird, ist auf diesem Stadium entgegen den Angaben v. ERLANGERS noch nicht eingetreten. In Fig. 18, Taf. XXIII sehen wir die Verbindung der Niere mit dem Pericard, während die Fig. 19, der nächstfolgende Schnitt die quergetroffene Niere als geschlossenes Säckchen und den angeschnittenen rechten Zipfel der Mantelhöhle zeigt. Die Figuren entstammen einer Querschnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo als derjenige der Textfig. 8, S. 442; das Herz, noch eine verdickte Leiste, beginnt die Einstülpung, die linke Niere und die Gonade sind in Fig. 58, Taf. XXVI abgebildet. Bezüglich der stattfindenden Torsion verweise ich auf die Textfig. 12, S. 456.

Dieses Wachstum der Niere gewinnt stets an Ausdehnung, die Nierenspritze behält dabei ihre Lage ungefähr in der Mitte des Nierensackes bei und der Durchbruch der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn findet nunmehr statt. Die enge Nachbarschaft der Verbindungen der Niere mit dem Pericard einerseits und dem betreffenden Mantelhöhlenzipfel andererseits erfährt keine Änderung, da die Ausdehnung des Nierensäckchens über das Mantelhöhlenhorn hinaus stattfindet. Auf dem Querschnitt der Fig. 20, Taf. XXIII sehen wir die eben besprochenen Verhältnisse vor uns, das Durchbrechen der Niere in den Zipfel der Mantelhöhle, und das Nahebeieinanderliegen dieser Verbindung und des Nephrostoms, was, wie wir des späteren sehen werden, auch bis zur definitiven Ausbildung der Niere gewahrt bleibt. Der Embryo entspricht dem der Textfig. 9, S. 445. Das Herz zerfällt bereits in Kammer und Vorhof; die linke Niere und die Gonade sind in Fig. 35, Taf. XXIV zu sehen, einem Querschnitt, der etwas weiter nach vorn durch den gleichen Embryo geführt ist, die Gonade ist hier allerdings nur angeschnitten. Die Textfig. 13, S. 456 zeigt die Verlagerung der Organe infolge der eingetretenen Torsion.

Die Niere dieses Stadiums im Sagittalschnitt zeigt die Fig. 21, der Schnitt geht durch das Nephrostom; die Mündung der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn finde ich, wenn ich in der Serie mehrere Schnitte nach rechts verfolge; es beginnt sich von der eigentlichen Mantelhöhle abzusetzen, was namentlich auf dem folgenden Stadium deutlicher hervortritt.

Die Fig. 22 u. 23 zeigen die Niere eines etwas älteren Embryos im Quer- und Sagittalschnitt; der Nierensack hat noch weiter an Umfang zugenommen, das beschleunigte Wachstum wird durch zahlreiche Teilungsfiguren angedeutet. Die Verbindung der Niere mit dem Pericard ist in beiden Figuren zu sehen, diejenige mit der Mantelhöhle in Fig. 22 nur angeschnitten, da auf gut orientierten Querschnitten diese beiden Mündungen naturgemäß nie völlig in einer Ebene liegen. Diese Figuren entsprechen denen, die v. ERLANGER in Fig. 13, Taf. XXI und in Fig. 2 u. 3, Taf. XXII gibt. Ich möchte an dieser Stelle auch für die bereits besprochenen Nierenstadien auf die Konstruktionsbilder Fig. 10—12, Taf. XXI v. ERLANGERS verweisen, die zum besseren Verständnis dieser Vorgänge mir sehr geeignet scheinen. Um das Alter des Embryos dieses Entwicklungsstadiums zu charakterisieren, bemerke ich, daß die Bildung der Kiemenblättchen uns in Form von gut wahrnehmbaren ectodermalen Höckerchen der dorsalen Wand der Mantelhöhle entgegentritt, und das SPENGLERSche Organ als ectodermaler Wulst links neben der Kieme angelegt wird. Der in toto gegebene Querschnitt derselben Serie, der Fig. 22 entnommen ist (Fig. 36, Taf. XXIV), zeigt neben dem auffallenden Wachstum der Leber, das Verhalten von linker Niere und Gonade, welche letztere auch hier nur angeschnitten ist. Ferner weise ich zum Vergleich auf die Fig. 61—63, Taf. XXVI hin, die von einem nur um ein wenig jüngeren Embryo als der dieses Altersstadiums gewonnen wurden. Über den Fortschritt der Drehung der Organe gibt die Textfig. 14 auf S. 456 Aufschluß.

Ein sehr wichtiges Stadium der Weiterentwicklung des Nierensackes tritt uns in Fig. 24, einem Querschnitt eines etwas älteren Embryos als der eben beschriebene, entgegen. Die Nierenwand beginnt sich in Falten zu legen, da der beschränkte zwischen Kiemenhöhle, Leibeswand und Pericard eingeengte Raum eine noch weitere Ausdehnung der Niere in ihrem ganzen Umfang nicht mehr zuläßt, und daher eine Flächenvergrößerung des Nierenepithels nur durch Faltenbildung erreicht werden kann, welches in gleichem Maße wie sich die Niere vergrößert, an Höhe abnimmt und kubisch wird. Am

Nephrostom gehen die Nierenzellen allmählich in das Plattenepithel des Pericards über. Die Zellkerne treten scharf hervor. Das mit der Niere in Kommunikation stehende rechte Horn der Mantelhöhle ist inzwischen beträchtlich ausgewachsen und bildet einen spezialisierten Teil der eigentlichen Mantelhöhle, so daß wir berechtigt sind, von diesem Stadium an, diesen Mantelhöhlenfortsatz seiner späteren Bestimmung nach als Ureter anzusprechen. Wir sehen ferner aus einem Vergleich der Fig. 16—24 auf Taf. XXIII und aus den Textfiguren der S. 456, daß die Niere eine beträchtliche Lageveränderung erfahren hat. Sie ist infolge der Torsion der hinteren Körperregion von rechts ventral allmählich nach links dorsal verlagert worden, es hat also eine Drehung um 180° von links nach rechts, im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers stattgefunden, von der nicht nur die Niere, sondern auch sämtliche übrigen Organe des Eingeweidesacks betroffen worden sind, Verhältnisse, die auf den umstehenden Textfiguren zur Geltung gebracht sind. Die Querschnitte sind stets durch das Nephrostom geführt und sollen neben der stattfindenden Vertikalverlagerung der Organe auch das zunehmende Wachstum der Embryonen im allgemeinen wie der Niere im besondern zeigen. Sie wurden deshalb sämtlich bei gleicher Vergrößerung (: 50) wiedergegeben.

Was die Torsionsverhältnisse selbst anbelangt, so kann ich mich den Untersuchungen J. M. DRUMMONDS nur anschließen, und weiche nur in einem Punkt ab, den ich später im theoretischen Abschnitt, S. 504, näher besprechen werde. Durch den unglücklichen Umstand, daß ich beim Sammeln meines Materials Monstrositäten nicht beachtete und als wertlos nicht konservierte, da es nicht in meiner Absicht lag, diese Prozesse der Torsion zu studieren, war ich nicht in der Lage, in dieser Hinsicht mir ein Urteil zu bilden.

Hiermit ist die definitive Lage der Niere erreicht, sie befindet sich von nun ab auf der linken Seite der Schnecke. Die weiteren Veränderungen, welche die Niere bis zur Erreichung ihrer völligen Ausbildung noch durchzumachen hat, betreffen nur noch ihre Wandungen.

Fig. 25 u. 26, Taf. XXIII zeigt uns den Nierensack eines gleichalterigen Embryos im Sagittalschnitt; Fig. 25 jenen, bei schwächerer Vergrößerung, in seiner größten Ausdehnung, annähernd in der Mitte durchgeschnitten, mit dem Nephrostom, Fig. 26 dagegen, wo der Schnitt durch das nach links und oben liegende Ende der Niere geführt ist, das Auftreten der ersten Falte, was sich hier dadurch kundgibt, daß

das vorher einheitliche Nierenlumen in zwei kreisförmige Lumina zerfallen ist, getrennt durch eine Zwischenschicht aus Mesenchymzellen, die durch die im Querschnitt der Fig. 24 sichtbare erste Falte gebildet wird.

Zwecks Orientierung weise ich auf die in toto abgebildeten Schnitte Fig. 25, Taf. XXIII und Fig. 37, Taf. XXIV, sowie Textfigur 15 hin. Die Fig. 24, 37 und Textfig. 15 entstammen einer Serie. Die rudimentäre linke Niere dieses Stadiums hat ebenfalls

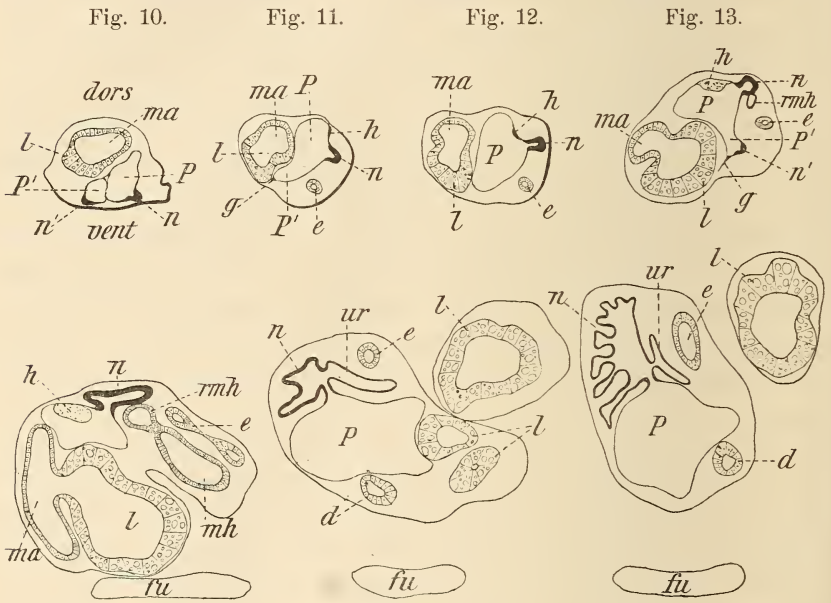


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Textfig. 10—16¹. Vergrößerung 50.

den Höhepunkt ihrer Ausdehnung erreicht, sie ist von kurzer Röhrenform und steht durch ihr Nephrostom in offener Verbindung mit dem zugehörigen wenig umfangreichen Pericardzipfel, während sie mit ihrem distalen Ende mit dem linken Mantelhöhlenhorn innig aber noch solid verbunden ist. Auch dieser Abschnitt der Mantelhöhle beginnt jetzt ein selbständigeres Gebilde zu werden. Diese Verhältnisse wie auch die Größe der Gonade zeigt die Modellfigur 68.

Die Zahl der Falten nimmt von nun ab beständig und schnell zu, entsprechend dem weiteren Wachstum des Nierensackes, während

¹ Sämtliche Bezeichnungen der Textfiguren entsprechen den allgemein durchgehenden Abkürzungen; die Beschreibung befindet sich stets im Text.

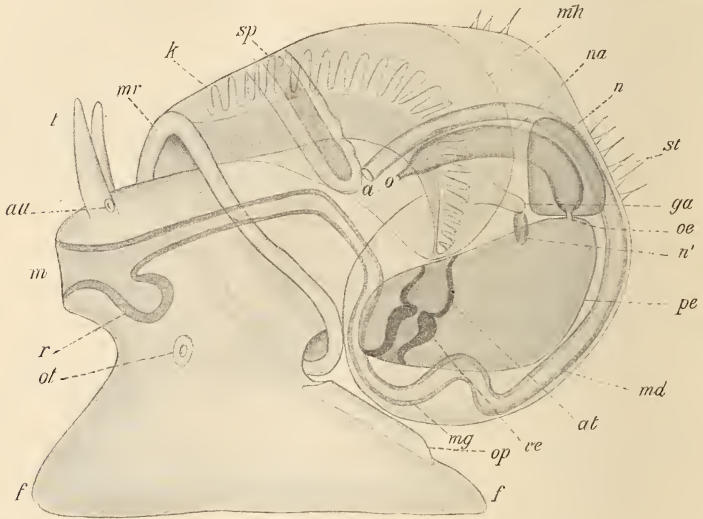
das kubische Nierenepithel sich in gleichem Maße verflacht. Die Querschnitte Fig. 27 und 29 führen das zahlreiche Auftreten von Falten der linken Wandung der Niere in klarer Form vor Augen, wie auch auf Sagittalschnitten entsprechender Stadien, Fig. 28, Taf. XXIII und Fig. 30 u. 31 auf Taf. XXIV der Erfolg der Faltenbildung zur Geltung kommt. Die Falten vertiefen sich, und in dieselben sind zu ihrer Stütze Mesenchymzellen eingewandert, Fig. 27 u. 29, ein Prozeß, der sich von vornherein bemerkbar macht, Fig. 24, wie wir auch ferner das Auftreten von Blutbahnen in den Falten konstatieren können, Fig. 24 u. 27, die auf diese Weise in die Niere einbezogen werden. Fig. 30 u. 31, Taf. XXIV sind Sagittalschnitte ein und derselben Serie; in Fig. 30 ist der Schnitt durch das Nephrostom und den faltenlosen Nierenteil, in Fig. 31 durch die ausgedehnte am meisten nach links liegende und reich gefaltete Nierenwand gelegt. Die Falten dringen weit in das Innere der Niere vor und lassen nur einen beschränkten Raum frei.

Textfig. 16, S. 456, beweist, verglichen mit Textfig. 15, daß keine weitere Verlagerung der Niere nach links stattgefunden hat; die erreichte Lage bleibt dauernd bestehen. Das Alter dieser Embryonen entspricht dem Stadium der Textfig. 17 (S. 458), dem ältesten, welches dieser Arbeit als Übersichtsbild beigegeben wurde. Das Verhalten von linker Niere und Gonade auf einem etwas älteren Entwicklungsstadium erblicken wir in den Modellfiguren 69, 70, und 71 und der Textfig. 19 auf S. 463; die ausgehöhlte Gonade mündet in das Nephrostom der linken Niere, die rudimentäre Nierenspritze ist somit nicht mehr vorhanden; die rudimentäre Niere, die wir als kurze Röhre kennen lernten, hat diese Form beibehalten, ihr Durchbruch in ihren Ausführungsgang, in das weit ausgewachsene und kanalartige linke Mantelhöhlenhorn ist auch hier noch nicht eingetreten.

Die Niere hat inzwischen gemäß des ihr zustehenden Raumes eine einem Tetraeder nahekommende Pyramidenform angenommen, sie liegt im Hintergrunde der Mantelhöhle. Die Basis der Pyramide liegt nach oben, unter der hinteren und oberen Decke, und auf der linken Seite des Körpers; sie ist von außen sichtbar, während ihre Spitze nach innen zu liegt. Von den andern Seiten grenzt die eine an die Kiemenhöhle, die zweite an das Pericard, die dritte wird vom Ureter umfaßt; die beiden ersteren Seiten sind auf Sagittal-, die beiden letzteren auf Transversalschnitten zu sehen. Die gewölbte Basis der Niere wird ihrer Lage und Form entsprechend in beiden

Schnittrichtungen getroffen, sie liegt hier wie dort nach der äußeren Körperwand zu.

In nebenstehender Textfig. 18 füge ich ein Schema der Niere bei, wie ich es mir nach Schnitten konstruiert und an Totalobjekten gesehen habe. Die Niere ist auf ihre Basis gestellt gedacht, man sieht von oben auf ihre Spitze. Nach links liegt die Kiemenhöhle (*Mh*), nach unten das Pericard (*P*) und nach rechts der Ureter *ur*, bzw. die Leber (*L*). Die Verbindungen der Niere mit Pericard und



Textfig. 17.

Ein nahezu reifer Embryo von *Paludina vivipara* (aus KORSCHULT und HEIDER, nach v. ERLANGER). *a*, After; *at*, Atrium; *au*, Auge; *f*, Fuß; *ga*, Geschlechtsausführungsgang; *k*, Kieme; *l*, Leber; *m*, Mund; *md*, Mitteldarm; *mg*, Magen; *mh*, Mantelhöhle; *mr*, Mantelrand; *n*, Niere; *na*, Nierenausführungsgang; *n'*, rudimentäre linke Niere; *o*, Öffnung des Ureters in die Mantelhöhle; *oe*, Öffnung der Niere in das Pericardium; *op*, Operculum; *ot*, Otolithenblase; *pe*, Pericardium; *r*, Radulatasche; *sp*, SPENGLSches Organ; *st*, Stacheln an der Schale; *t*, Tentakel (Fühler); *ve*, Ventrikel. — *n* liegt über *na*; die Gonade ist nicht zu sehen.

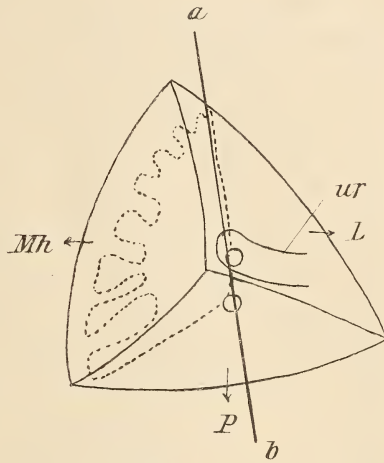
Ureter sind eingezeichnet, sie liegen nahe beieinander. Linie *ab* soll die Schnittrichtung der gegebenen Querschnittsbilder anzeigen, punktiert ist ein solcher Schnitt eingezeichnet worden, er geht durch das Nephrostom, aber streift nur die Mündung in den Ureter, da beide Verbindungen, wie schon früher hervorgehoben, nicht völlig in einer Ebene liegen. Die Form eines Dreiecks werden wir auf allen Abbildungen der Quer- wie Sagittalschnitte konstatieren können. In den Querschnittsbildern der Fig. 24, 27, 29 sind die Falten in ihrer Längsrichtung durchschnitten, während sie auf Sagittalschnitten,

Fig. 26, 28, Taf. XXIII und Fig. 31, Taf. XXIV quergetroffen erscheinen; die Schnittrichtung liegt in gleicher Ebene mit der Nierenbasis, die in ihrer größten Ausdehnung abgebildet wurde. Größere Falten werden sekundär wieder in zahlreiche kleinere Falten geteilt; hierdurch und durch das stete Zunehmen der Faltenbildung erhalten wir Bilder, Fig. 31, die der Niere das Aussehen einer tubulösen Drüse verleihen. Auf dem Sagittalschnitt der Fig. 30 erblicken wir nur noch den Querschnitt einer weit vorgedrungenen Falte, und da der Schnitt mehr in der Nähe der Spitze der Nierenpyramide durch das Nephrostom geführt ist, mehrere sich verflachende Ausläufer von Falten auf der rechten Seite des Bildes der hier noch angeschnittenen Nierenbasis.

An der Hand der gegebenen Bilder können wir konstatieren, daß die Faltenbildung der Nierenwandung vorwiegend und anfänglich nur von dieser Wandung der Nierenbasis ausgeht, während die übrigen Seiten fast gänzlich von ihr frei bleiben; wir erhalten so eine geräumige Urinkammer, die einerseits mit dem Pericard, andererseits mit dem Ureter verbunden ist. Ferner sehr bemerkenswert ist das Auftreten einer Tunica propria, die uns hier in den Fig. 30 u. 31 zum erstenmal entgegentritt, wie auch das Protoplasma der Nierenzellen noch feinkörniger geworden ist und bereits vacuolisiert erscheint. Das Vorhandensein zahlreicher Blutbahnen innerhalb des Nierenkörpers erwähne ich nebenbei.

Auch v. ERLANGER¹ beschrieb das Auftreten von Falten der Nierenwand, doch entspricht ein Bild, wie es v. ERLANGER in seiner Fig. 4 auf Taf. XXIII gibt und welches er aus Sagittalschnitten kombiniert hat, nicht dem wirklichen Sachverhalt und ist direkt eine Unmöglichkeit, wie aus meinen Untersuchungen klar hervorgeht.

Eine Bestätigung meiner entwicklungsgeschichtlichen Befunde



Textfig. 18.

¹ R. v. ERLANGER, l. c.

erblicke ich dagegen in den Angaben von PERRIER¹ über den Bau der ausgebildeten Prosobranchiernieren. Nach ihm ist das drüsige Epithel der Niere auf die seitlichen Wandungen oder Teile derselben beschränkt, und findet sich nie nach der Leber — oder was gleichbedeutend ist, nach dem Ureter, — oder dem Pericard zu. Seine Fig. 37 auf Taf. VIII zeigt die gleichen Verhältnisse der von mir gegebenen Textfig. 18.

Um das Ganze zu vervollständigen ist noch ein älteres Stadium der Nierenbildung gegeben, welches bereits das Organ in seiner Funktion darstellt. Die Präparate wurden von Embryonen gewonnen, die künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen sind, Fig. 32 u. 33 auf Taf. XXIV. Die Falten haben sich noch stärker vermehrt und untereinander verbunden; das stark verästelte Drüsenepithel hat sich noch weiter verflacht, und die vacuolenreichen Drüsenzellen sitzen der bereits erwähnten Tunica propria auf; zahlreiche Blutbahnen liegen zwischen den einzelnen Verästelungen. Etwas Neues bieten uns diese Stadien durch das Auftreten von Vacuolen mit Concrementen innerhalb der Drüsenzellen, ein Beweis, daß das Organ seine secretorische Tätigkeit nunmehr begonnen hat. Die Niere einer erwachsenen Schnecke zeichnet sich vor diesem Stadium nur durch eine noch weitergehende Verästelung der Nierenbälkchen und noch feinerer histologischer Differenzierung aus. Jene bilden schließlich eine kompakte secernierende Masse, die aus einem verwickelten System von Trabekeln besteht, die aus Bindegewebe, Gefäßen und Drüsenepithel gebildet, an der Wand befestigt sind, und wie ein Schwamm untereinander in Verbindung stehen. Die Lagebeziehungen der Niere und ihrer Verbindungen mit Pericard und Ureter sind dieselben geblieben wie in Fig. 29, Taf. XXIII; auch hat das Nephrostom seine Lage ungefähr in der Mitte des Organs beibehalten, die bereits auf sehr jungen Stadien der Nierenentwicklung beschrieben wurde. Die Fig. 32, Taf. XXIV zeigt den sehr kurzen Renopericardialgang mit seinen relativ hohen Zellen — auf dem nächsten Schnitte mit der Urinkammer in Verbindung tretend —, und wenige Schnitte weiter, Fig. 33, die Mündung der Urinkammer in den Ureter. Auch bei noch älteren Stadien, die dem ausgewachsenen Tiere gleichkommen, befindet sich die Einmündung der Niere in das weite

¹ R. PERRIER, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Scienc. nat. (Zoologie). 7^e Sér. T. VIII. 1889.

Pericard wie früher gleich in der Nähe der freien Nierenfläche, dicht an der Grenze, wo der Harnleiter beginnt. Die Drüsenzellen der Niere sind alle gleich und von typischer Ausprägung, ohne Wimpern, mit großen, scharf ausgeprägten Vacuolen und Concretionen darin. Nur in der Nierenkammer nach dem Nephrostom zu werden die Zellen mehr kubisch, verlieren die Fähigkeit der Secretion und sollen nach PERRIERS Angaben wimpern; sie greifen so auf den Trichterangang über, den sie ganz ausfüllen. Zum Vergleiche weise ich auf PERRIERS Fig. 41, 42 u. 45, Taf. IX hin. Ich konnte keine Wimpern hier nachweisen, obwohl das Präparat ganz besonders gut konserviert und gefärbt war und die feinsten histologischen Differenzierungen wiedergab; es mag vielleicht der Fall sein, daß die Wimpern erst recht spät und erst beim ausgewachsenen Tiere auftreten. Der kurze Renopericardialgang trägt auf seiner Innenseite Längsleisten, die durch Erhöhung des Epithels hervorgerufen sind; seine Zellen sind sowohl von denen der Niere wie von denen des Pericards abgesetzt. Eine Abhängigkeit der beiden Öffnungen der Niere in das Pericard und den Ureter, wie sie von WOLFF¹ angenommen wurde, scheint nicht zu bestehen, da auch ich wie PERRIER keine Verbindung der Muskulatur dieser beiden Mündungen nachweisen konnte.

Den Blutkreislauf der Niere beschreibt SIMROTH² nach PERRIERS Untersuchungen wie folgt. Wenige Gefäße entstehen aus dem Perirectalsinus mit gemeinsamen Stamm. Im Innern der Niere bildet sich eine eigne Wand mit ringförmig und schräg verlaufenden Muskelfasern; siehe PERRIERS Fig. 43 u. 44, Taf. IX.

Die spärlichen Gefäße gehen gleich in Lakunen über, mit zweierlei Bindegewebszellen. Die einen, in der Nachbarschaft der Gefäße, sind sehr klein, mit minimalem Kern und sternförmigen Ausläufern, von denen einer in der Wand der Lakune verläuft, während die andern sich in der Gefäßwand verlieren. Wo die Lakunen weiter werden, vergrößern sich auch die Sternzellen und ihre Kerne. Das Blut sammelt sich endlich in zwei Hauptlakunen an den beiden Nierenrändern. Sie vereinigen sich vorn und gehen in den zuführenden Kiemensinus über.

Der Ureter, in den sich die Niere mit einem, oder nach

¹ G. WOLFF, Einiges über die Niere einheimischer Prosobranchiaten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.

² H. SIMROTH, BRONNS Klassen und Ordnungen. III. Bd. Mollusken. Liefg. 62—65. 1902. Urogenitalapparat der Prosobranchier.

PERRIERS Angaben, zuweilen auch mit zwei Poren öffnet, erstreckt sich bis nach vorn, um auf einer Papille zwischen Rectum und Genitalpapille — beim Weibchen — auf der rechten Seite des Tieres zu münden.

b. Die linke, rudimentäre Niere.

Die rudimentäre linke Niere steht in engster Beziehung zum Genitalsystem, und wird daher auch mit diesem zusammen in einzelnen Punkten näher besprochen werden.

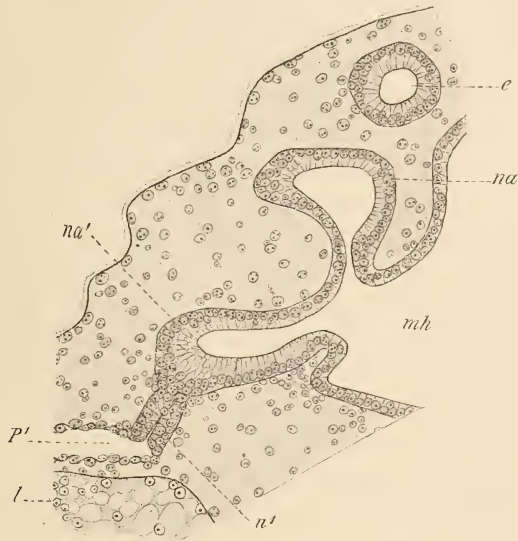
Sie macht in der Hauptsache denselben Entwicklungsprozeß durch wie die rechte, später funktionierende Niere bis zu einem gewissen Stadium, da sie von hier ab in den Dienst des Genitalsystems gestellt wird. Der Entwicklungsprozeß verläuft nur viel langsamer und rudimentärer, wie ja auch die im vorhergehenden Abschnitt beschriebene Anlage der linken Niere von Anfang an viel unbedeutender als diejenige der rechten ist; Fig. 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII. Jedenfalls aber wird sie nie zurückgebildet, wie v. ERLANGER annimmt; sie stellt auch nicht zeitweilig ihre Entwicklung ein, sondern ihr verzögerter Bildungsgang bewegt sich in sehr engen Grenzen.

Schon was die Anlage der linken Niere anbetrifft, befindet sich v. ERLANGER sehr im unklaren; nach seinen Ausführungen ist die Entwicklung der rudimentären Niere fast von Anfang an eine regressive. Die erste Anlage beschreibt v. ERLANGER für ein Altersstadium, welches dem in Textfig. 6, S. 431 abgebildeten Embryo entspricht. Dies trifft zu, wie ein Blick auf die von uns gegebenen Querschnitte Fig. 12 u. 13 auf Taf. XXII beweist, aber v. ERLANGER bildet hierfür auf Taf. XXII in Fig. 6 einen Querschnitt ab, der offenbar viel jünger ist und welcher unsrer Fig. 10, Taf. XXII entspricht, und auf welchem er eine Partie noch ungeordneter Zellelemente des noch nicht ausgebildeten linken Pericardteiles als rudimentäre Niere anspricht. Auf einem nur wenig älteren Stadium, in seiner Fig. 12 auf Taf. XX — »das Septum hat sich eben zurückgebildet« — ist sogar in dieser besprochenen Verdickung *N'* ein Lumen aufgetreten; sie wird von v. ERLANGER als etwas flach getroffene Ausstülpung angesehen. »Diese Ausstülpung, so fährt er fort, bildet sich jedoch bald zurück und ist in Fig. 8, Taf. XXI« — das Alter des Embryos liegt zwischen Textfig. 6 u. 7, S. 431 u. 435 und ist wiederum wenig älter als Fig. 12, Taf. XX — »nur noch als eine Verdickung, welche sich noch eine Zeit lang erhält, zu erkennen.« Ebenso bildet sich

nach v. ERLANGER der zugehörige linke Zipfel der Mantelhöhle auch nicht weiter. Seine Fig. 1, Taf. XXIII entspricht dem Alter unsrer Textfig. 7, S. 435, zeigt die linke Niere noch als eine Verdickung der Pericardialwand; in Fig. 11, Taf. XXI, welche von einem Embryo unsrer Textfig. 8 stammt, erblicken wir zum letzten Male *N'*, es sind dort »die letzten Reste der rudimentären linken Niere in Gestalt einer unbedeutenden Verdickung erhalten«.

Als solide Wucherung der linken Kammer angelegt, Fig. 13, Taf. XXII, Fig. 14—16, Taf. XXIII, Fig. 50, 51 u. 55, Taf. XXVI, bildet sie bald eine kleine Aussackung der Pericardialwand, Fig. 52, 56 u. 58, Taf. XXVI, die sich sodann wenig in die Länge streckt. Die Folge davon ist ein kleines, röhrenförmig ausgezogenes Säckchen mit engem Lumen, welches sich von seiner Verbindung mit dem Pericard bis zu derjenigen mit dem soliden Ende des linken Mantelhöhlenhornes erstreckt; siehe Fig. 34, 35, 36 u. 37, Taf. XXIV, Fig. 61, Taf. XXVI, Textfig. 17, S. 458, 19 u. 20, letztere S. 471, sowie die Modellfiguren 68, 69 u. 70.

Vergleichen wir dieses Stadium mit demjenigen der frühesten Entwicklung der rechten Niere in Fig. 18 u. 19, Taf. XXIII, so konstatieren wir in beiden Fällen das gleiche Resultat. Während nun das rechte Nierensäckchen beständig an Ausdehnung gewinnt und über seine beiden Verbindungen hinaus, mit Pericard und mit Mantelhöhle, beträchtlich auswächst, zu einem Beutel, der eine bedeutende Größe erreicht, bleibt das linke längliche Nierensäckchen, da ihm ja eine ganz andre Aufgabe als der rechten Niere zufällt, auf diesem Stadium stehen und stellt sich seiner kurzen Ausdehnung und seines engen Lumens wegen als ein Röhrechen dar, das bestrebt ist, lediglich



Textfig. 19.

Sagittalschnitt durch einen Embryo vom Alter der Textfig. 17, S. 458. Vergrößerung 200.

eine direkte Verbindung zwischen dem linken Pericard- und Mantelhöhlenzipfel möglichst zweckmäßig herzustellen.

Auch dieser spätere Ausführgang der linken Niere war von seinem ersten Auftreten an viel weniger umfangreich als der entsprechende Zipfel der Mantelhöhle auf der rechten Seite, Fig. 14 u. 15, Taf. XXIII und Modellfig. 64, 66 u. 67. Man kann hier noch weniger von einer Rückbildung sprechen, er verhält sich wie die linke Niere und bleibt in steter solider Verbindung mit dieser, indem er das ursprüngliche Verhältnis bewahrt, welches wir in der Modellfig. 64, 66, 67 kennen gelernt haben. Die besprochenen Verhältnisse zeigen die Fig. 52, 58 — in Fig. 58 *lmh* nur angeschnitten —, Fig. 34, 35, 36, 37, 61 auf Taf. XXIV u. XXVI, Textfig. 19 auf S. 463 und 20, S. 471, sowie die Modellfig. 68, 69, 70 u. 71. Die auch hier folgende Kommunikation tritt erst ganz bedeutend spät ein.

Die Beziehungen, welche zwischen der rechten und linken Niere hinsichtlich ihrer Größe und Lage in den verschiedenen Entwicklungsstadien bestehen, sind im vorausgehenden Abschnitt bereits dargelegt worden. Betrachten wir nochmals die Textfig. 11 u. 13, S. 456, so sehen wir, daß, abgesehen von der Weiterentwicklung und der Torsion des ganzen Eingeweidessackes sich nichts verändert hat, sämtliche Organe, rechte Niere, linke Niere, Herz und Gonade haben ihre Positionen beibehalten. Das gleiche gilt von dem rechten und linken Horne der Mantelhöhle, die sich auf Textfig. 19, S. 463 in derselben relativen Lage noch zueinander befinden, wie in der Modellfigur 64; auch der Enddarm mündet in nächster Nähe, siehe auch Fig. 34, Taf. XXIV. Die Lagebeziehungen von Ureter, Geschlechtspapille — beim Weibchen — und Rectum bleiben bekanntlich auch bei der ausgewachsenen Schnecke bestehen.

Auch die linke Niere erleidet eine Verlagerung um 180° von links nach rechts, so daß wir sie dann in Gestalt der inzwischen erreichten kurzen Röhrenform auf der rechten Seite des Tieres zu suchen haben. Ihr weiteres Schicksal und dasjenige ihres Ausführanges wird im folgenden Abschnitt der Bildung der Genitalorgane besprochen werden.

3. Die Bildung der Geschlechtsorgane.

Die Anlage der Gonade stellte ich, von den Angaben J. M. DRUMMONDS¹ abweichend, als eine bereits sehr frühe fest; vgl. oben S. 437

¹ J. M. DRUMMOND, The development of *Paludina vivipara*, siehe S. 101 u. Fig. 15, Pl. VIII. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.

u. 438, Fig. 50—60, Taf. XXVI. Sie erfolgte ebenfalls als solide Wucherung im linken Pericardteile, dorsal und dicht neben der linken Nierenanlage und dem Leberrande angelagert, eine Lage, die sie stets beibehält. Die anfangs aus wenigen Zellen bestehende Wucherung vergrößert sich durch schnelle Vermehrung ihrer Zellen zu einem ansehnlichen Zellstrang, der stets an Ausdehnung zunehmend, sich längs der Leber hinschiebt. Er bleibt auch in steter Verbindung mit der eng benachbarten linken Niere und erfährt wie sie dieselbe Verlagerung auf die rechte Seite des Tieres, siehe Querschnitt Fig. 35 und Frontalschnitt Fig. 34 auf Taf. XXIV. Auf diesem Stadium, auf dem wir die rudimentäre (linke) Niere als ein röhrenförmiges Säckchen kennen lernten, hat die Gonade schon eine ansehnliche Größe erreicht und ihre bereits differenzierten Zellen heben sich durch teilweise hellere Färbung von umgebenden Mesenchymzellen deutlicher ab; Fig. 59, Taf. XXVI. An ihrem ständig dem Wachstum und der Windung der Leberspitze von vornherein folgenden Ende bildet sich später eine kolbenförmige Verdickung, und bald darauf findet durch Auseinanderweichen ihrer Zellen ein von hier nach vorn fortschreitendes Aushöhlen der ganzen Gonade statt; siehe Modellfig. 68, 69, 70, 71 und Textfig. 20, S. 471 sowie Fig. 38, Taf. XXIV. Die Fig. 34, 35, Taf. XXIV und Fig. 59, 60, Taf. XXVI sind sämtlich von Embryonen gewonnen, welche dem in der Textfig. 9, S. 445 abgebildeten entsprechen, die Fig. 34 und 60 entstammen ein und derselben Serie. In dem Sagittalschnitt der Fig. 59 haben wir die Gonade fast in ihrer ganzen Ausdehnung vor Augen. Das Bild wurde aus zwei aufeinander folgenden Schnitten kombiniert, der eine Schnitt enthielt den größten Teil der Gonade, der zweite die Gonadenwurzel, d. h. den mit dem Pericard verbundenen Teil der Gonade. Da die Gonade schräg nach oben steigt und sich bereits an der beginnenden ersten Windung der Leber beteiligt und sich somit aus der Ebene des Schnittes herausbiegt, hätte ich noch zwei weitere Schnitte zu Hilfe nehmen müssen, um sie in ihrer gesamten Länge zu zeigen; es käme noch etwa $\frac{1}{3}$ der Länge dazu; dieser distale Endteil folgt bogenförmig dem Leberrande. Der Frontalschnitt Fig. 60 zeigt dagegen nur die Gonadenwurzel, zugleich aber auch die angeschnittene, der Gonade dicht anliegende rudimentäre Niere, welche uns auf Fig. 34, Taf. XXIV in vollem Umfange zugleich mit dem zugehörigen Mantelhöhlenhorn entgegentritt. Dasselbe zeigt das Übersichtsbild Fig. 35, Taf. XXIV; ein Querschnitt desselben Stadiums, doch ist hier die (linke) rudimentäre Niere schon etwas mehr in die Länge gewachsen,

womit ein Engerwerden des Nierenlumens verbunden ist, was wir auch bei einem Vergleiche von Fig. 58, Taf. XXVI, der rudimentären Niere eines jüngeren Stadiums, und der Fig. 34, Taf. XXIV bemerken. Die Gonade ist auf Fig. 35 nur angeschnitten.

Dieses Stadium spricht DRUMMOND, wie bereits erwähnt wurde (S. 438), als die Anlage der Gonade an; ihre Fig. 15, Taf. VIII entspricht der von mir in Fig. 35, Taf. XXIV gegebenen, nur ist auf jener Figur die Torsion bereits weiter vorgeschritten, wenn anders ich annehmen muß, daß der betreffende Embryo nicht auf den Fuß orientiert wurde. Die von v. ERLANGER auf Taf. XXI, Fig. 12 gegebene Figur eines Embryos dieses Alters zeigt, was die Torsion anbelangt, dieselbe Orientierung wie meine Fig. 35; man muß allerdings davon absehen, daß die auf den v. ERLANGERSCHEN Bildern rechts liegende Seite der linken des Tieres entspricht und umgekehrt. Vgl. auch die Textfig. 10—16 auf S. 456.

M. DRUMMOND sagt über die Gonadenanlage: »Dorsal ist das Pericard eingeengt zu einem Punkt neben der Leber, und hier ist eine Wucherung (Proliferation) von Zellen im Entstehen begriffen, welches die Anlage der Gonade ist.« Ihre Detailbilder 2, 3 und 4 sollen diese Verhältnisse, schon etwas weiter entwickelt, zeigen. Sie entsprechen im ganzen meinen Fig. 61, 62 u. 63, Taf. XXVI, doch zeigt dort die rudimentäre Niere noch ein bedeutend weiteres Lumen als diejenige der Fig. 61. Dieser Querschnitt wurde durch die Mitte der ursprünglich linken Niere gelegt, er zeigt die innige aber noch solide Verschmelzung derselben mit dem zugehörigen Mantelhöhlenhorn und ihre offene Verbindung mit dem linken Pericardabschnitt. Einige Schnitte weiter nach vorn liegt die Gonade dieses Embryos, welche uns die Fig. 62 u. 63 zeigen, zwei aufeinanderfolgende Schnitte dieser Serie, die von einem Stadium gewonnen wurden, welches zwischen der Textfig. 9, S. 445 und der Textfig. 17, S. 458 liegt, und von dem Totalschnitte in Fig. 36, Taf. XXIV und in Textfig. 14, S. 456 vorliegen.

Fig. 62, Taf. XXVI: Die rudimentäre Niere ist noch angeschnitten namentlich in ihrem proximalen Anfangsteil, der direkt an die Gonadenwurzel anstößt, ohne eine scharfe Abgrenzung von dieser aufzuweisen, eine Beziehung, die uns bereits aus dem Studium der frühen und frühesten Gonadenentwicklung bekannt ist. Um dieses Verhalten, welches nicht unwichtig ist, nochmals ins Gedächtnis zurückzurufen, verweise ich auf die Fig. 55, 52, 50, 51, 56, 57, 58 und 60 auf Taf. XXVI, die mehr oder weniger das Gesagte zur

Geltung bringen. Dieses Verhalten von rudimentärer Niere und Gonade zeigt am instruktivsten die Modellfigur 67, die Rekonstruktion des Hinterendes eines Embryos der Textfig. 6 auf S. 431, mit jüngster Herz- und Gonadenanlage; die beiden Querschnittsbilder Fig. 50, Taf. XXVI und Fig. 17, Taf. XXIII entstammen der zum Modell verwandten Serie. Eingehend beschrieben wurden diese Verhältnisse auf S. 439—440.

Das am meisten in die Augen fallende der Fig. 62 ist der unscheinbare Pericardzipfel; um eine Erklärung hierfür zu liefern, muß ich weiter ausholen. Der linke Pericardteil steht schon von seiner frühesten Anlage an dem rechten beträchtlich an Umfang nach, was während der jungen Stadien erhalten bleibt und wir auch jetzt noch bei den älteren Embryonen bestätigt sehen; besonders klar tritt dieser Unterschied auf solchen Präparaten hervor, in denen Reste des früheren Septums ausnahmsweise noch spät erhalten geblieben sind. Zeigt schon die Fig. 17, Taf. XXIII oder noch besser das Modell dieses Embryos, Modellfig. 64—67, wie so sehr beträchtlich der linke Abschnitt des Pericards im Vergleich zum rechten reduziert erscheint, — namentlich wenn man beachtet, daß sich letzterer im Gegensatz zu jenem auch noch beträchtlich nach vorn und hinten erstreckt —, so macht dieser gewaltige Unterschied zwischen beiden Pericardabschnitten bei Embryonen ungefähr dieses viel späteren Stadiums, z. B. bei Betrachtung der Fig. 35, Taf. XXIV, einen überraschenden Eindruck. Was aber diese auffallende Differenz ausmacht und den linken Pericardteil noch kleiner erscheinen läßt, ist nicht eine tatsächliche Reduktion desselben, sondern vielmehr das besonders nach vorn ausgedehnte Wachstum des rechten Pericardabschnittes, während der linke ungefähr auf seiner ursprünglichen Größe stehen bleibt und nur ganz unwesentlich an einem Wachstum teilnimmt, was durch seine beengte Lage zwischen Leber und Mantelhöhle bedingt ist. Ich kann an der Hand meiner Bilder für das beschriebene Verhalten des linken Pericardteiles dem Leser einen Beweis liefern. Sämtliche Figuren, welche für die Gonadenentwicklung in Betracht kommen, sind, um das fortschreitende Wachstum der Gonade einwandfrei zeigen zu können, fast sämtlich in gleicher Vergrößerung ausgeführt: ZEISS, homog. Immers. $2,0 \times 1,30$ und Oc. II, Fig. 59 u. 61—63 dasselbe Objekt. mit Oc. I. Desgleichen können alle in Frage stehenden Modellfiguren zu diesem Beweise herangezogen werden; sie sind ausnahmslos in einer Vergrößerung ZEISS E und Oc. II angefertigt worden.

Dies Gesagte wird zwar für Fig. 61 ohne weiteres überzeugend sein, wie aber steht es mit dem schmalen Pericardzipfelchen der Fig. 62? Auch dieses ist unschwer zu beantworten. Wir nehmen wieder Modellfigur 65 und 66 zu Hilfe, ebenso Modellfigur 68, welches das Gonaden-Nierenverhältnis eines nur wenig älteren Embryos als der der Fig. 61—63 zeigt. Bei Beantwortung dieser Frage ist besonders bemerkenswert, daß der linke Pericardabschnitt nicht die bedeutende Ausdehnung und Tiefe nach vorn zu erfährt als der rechte, sondern er wird bald schmaler, seine seitlichen Wände konvergieren mehr und mehr und bilden eine rinnenförmige Mulde. Dies kann natürlich verschieden stark auftreten, da individuelle Variationen in gewissen Grenzen vorkommen, so daß dieser Pericardteil bald einem scheinbar durch die Gonade ausgezogenen Zipfel gleichkommt, bald eine mehr breite, abgestumpfte Form wie früher zeigt. Dieses auf die Fig. 61—63 angewandt, erklärt ohne weiteres das Verhalten des Pericardteiles dieser Bilder.

In Fig. 61 geht der Schnitt durch den mehr nach hinten liegenden Abschnitt des Pericards, es ist hier in seiner größten Ausdehnung getroffen und entspricht, was seine Größe anbelangt, dem linken Pericardabschnitte der oben angeführten Figuren. Wir gehen in der Serie nach vorn zu; zwischen Fig. 61 und 62 liegen fünf Schnitte, auf diesen verkleinert sich der Umfang des betreffenden Pericardteiles mehr und mehr und erreicht schließlich in Fig. 62 das Bild dieses schmalen Zipfels, dessen Seitenwände einander so nahe gebracht sind und auf dessen nach vorn zu liegenden Boden man von oben sieht. In Fig. 63, dem direkt folgenden Schnitte dieser Serie, sieht man auch die Seitenwände nicht mehr, sondern der Schnitt geht durch die Ebene dieses Bodens des Zipfels, welcher hier natürlich solid erscheint und schließlich auf dem nächstfolgenden, nicht abgebildeten Schnitte völlig geschwunden ist, so daß wir von jetzt ab nur noch den nach vorn weit ausgedehnten rechten Pericardabschnitt, der auch schon auf den abgebildeten Schnitten sich nach oben anschließt (*P*), vor uns haben.

Was speziell die Gonade dieser Fig. 61—63 anbetrifft, ist nur wenig zu sagen. In Fig. 61 ist sie gerade in ihrer periphersten, am weitesten nach hinten liegenden Partie ihrer Wurzel angeschnitten, in Fig. 62 treffen wir ihren im Pericard entspringenden Anfangsteil, der in innigster Verbindung mit dem noch angeschnittenen proximalen Nierenabschnitt steht. Fig. 63 endlich zeigt nochmals die Wurzel der Gonade, die die vorderste Lage einnimmt; ihr distales

Ende ist ihrer gewundenen Gestalt wegen nicht getroffen, es reicht bis in die Spitze des Eingeweidesackes und ist noch solid. Die Gonade ist genau in ihrem Verlauf auf die rudimentäre Niere gerichtet, und bildet mit ihr zusammenhängend einen Bogen, welcher um die Körperwand der hier befindlichen ersten Windung des Eingeweidesackes herum verläuft, und dessen mittlerer Teil — Übergang von Niere und Gonade — nach vorn gerichtet ist. Doch ist bei dieser Verbindung von Gonade und Niere vorläufig noch jener periphere Teil der Niere beteiligt, den wir auf jüngeren Stadien kennen gelernt haben. Das Nephrostom kommuniziert mit dem Pericard und ist um fünf $6\ \mu$ dicke Schnitte von der Gonadenwurzel entfernt, welche zwischen Fig. 61 und 62 liegen.

Modellfig. 68 zeigt Größe und Lage der Gonade sowie ihre Beziehung zu Pericard und rudimentärer Niere. Wir blicken von hinten auf die vordere Wand, den Boden, des linken Pericardabschnittes, die Gonadenwurzel liegt am weitesten nach vorn, zwischen ihr und dem Nephrostom der rudimentären Niere liegen hier nur noch drei Schnitte nach hinten zu. Das blind endende (siehe auch Modellfig. 70) ursprünglich linke Mantelhöhlenhorn ist durchschnitten und man blickt daher in sein Lumen hinein; es beginnt sich schon mehr von der eigentlichen Mantelhöhle abzusetzen.

Von diesem Stadium ab beginnt für die Entwicklung des Urogenitalsystems ein höchst bedeutungsvoller Prozeß, welcher mit der Mündung der Gonade in das Nephrostom der rudimentären Niere vollendet ist. Dieser Vorgang spielt sich in Embryonen ab, welche ungefähr dem in der Textfig. 17, S. 458 als Übersichtsbild gegebenen entsprechen. Eingeleitet wird der Prozeß durch ein energisches Wachstum des ursprünglich linken Hornes der Mantelhöhle — siehe auch Textfig. 19, S. 463 —, das sich mehr und mehr zu einem selbständigen röhrenartigen Kanal von weniger weitem Lumen gestaltet. Auch die rudimentäre Niere nimmt in hohem Maße an diesen Wachstumsvorgängen teil, sie streckt sich in die Länge, ihr distales Ende verbindet sich noch inniger mit dem Ende ihres späteren Ausführungskanals und ihr proximaler Teil mit der rudimentären Nierenspritze dringt durch das Längenwachstum des Organs weiter vor entlang der vorderen Wand des rudimentären linken Pericardzipfels, der Mitte der eng benachbarten hier liegenden Gonadenwurzel entgegen, um schließlich die direkte Fortsetzung von dieser zu bilden, indem der beschriebene von linker Niere und Gonade gebildete Bogen dadurch eine Abflachung erfahren hat. Außerdem wurde der in Frage

stehende linke Pericardzipfel, aus dessen periphersten Partien Gonade und linke Niere hervorgingen und deren nahes Zusammenliegen schon durch die große Enge dieser Region bedingt ist, durch die weiteren Wachstumsvorgänge und die Größenzunahme der Organe im Innern des Schneckenkörpers, insbesondere durch die bedeutende der Leber ständig mehr und mehr eingeengt und rudimentär, was die Erreichung dieses bemerkenswerten Zustandes wesentlich erleichtert; siehe die Fig. 35—37, Taf. XXIV.

Die rudimentäre Niere macht auf diese Weise, wenn ich diese mechanische Vorstellung walten lassen darf, gewissermaßen eine kleine Drehung durch, wobei ihre Mitte als fixierter Punkt, um welchen die Drehung stattfindet, anzusehen wäre, während ihr distales Ende durch die solide Verbindung mit dem zugehörigen, wachsenden Mantelhöhlenhorn etwas nach hinten geschoben wird und der proximale dem Pericard anstoßende Teil der Niere über diesen hinweg auswächst und dabei die geringe Wanderung nach vorn zu in der Richtung auf die Gonade hin ausführt (siehe Textfig. 19, S. 463). Der zurückgelegte Weg ist nur ein sehr kurzer, da die Entfernung des Nephrostoms von der Mitte der Gonadenwurzel nur etwa 15—20 μ betrug, und die Längenzunahme der rudimentären Niere während dieses Prozesses ist aus einem Vergleich der Fig. 36, 37, Taf. XXIV, Fig. 61, Taf. XXVI, Textfig. 20, S. 471 und den Modellfiguren 68, 69 und 70 zu ersehen. Es findet nunmehr eine völlige Verschmelzung dieser beiden Teile der Gonade und Niere statt, und diese bildet als schlankes Rohr die direkte Fortsetzung der Gonade, die unterdessen auch weitere Veränderungen erfährt, die wir nun betrachten wollen.

Das distale Ende der Gonade, welches bereits auf jungen Stadien (Fig. 17, Taf. XXIII, Fig. 58 u. 59, Taf. XXVI) schon an der ersten Ausbuchtung des Eingeweidesackes zugleich mit der Leber teilnahm und jeder Windung der Leberspitze folgte, erfährt zunächst durch rege Teilungsvorgänge und Auseinanderweichen der Zellen eine mehr oder weniger starke kolbige Auftreibung, die wir in der Modellfig. 68 in toto, und auf Fig. 38, Taf. XXIV im Schnitt vor uns sehen. Dieses Lumen in dem Gonadenkolben tritt zu einer Zeit auf, wo die rudimentäre Niere noch durch ihr Nephrostom mit dem Pericard in offener Verbindung steht, die definitive Verschmelzung zwischen linker Niere und Gonade also noch nicht erreicht ist. Der Embryo, welchem die Fig. 38, Taf. XXIV entnommen ist, ist etwas älter als der der Textfig. 17, S. 458 und entspricht demjenigen der

Textfig. 16, S. 456 und 20. Die kolbige Auftreibung der Gonade ist besonders umfangreich und ihr Durchmesser übertrifft bei weitem den der übrigen Geschlechtsdrüse, wenn wir es mit der Keimdrüse eines männlichen Tieres zu tun haben, während die weibliche Keimdrüse nur wenig an ihrer kolbigen Spitze im Vergleich zum übrigen Gonadenabschnitt verdickt erscheint.

In gleichem Maße wie nun das Auswachsen der rudimentären Niere und der Annäherungs- und Verschmelzungsprozeß ihres proximalen Anfangsteiles mit demjenigen der Gonade fortschreitet, gewinnt



Textfig. 20.

Zwecks Orientierung siehe Fig. 37, Taf. XXIV, dem Querschnitt eines jüngeren Embryos als des hier in Frage stehenden. Buchstabenerklärung S. 510. Vergrößerung 356.

die Höhlung der Gonade an Ausdehnung, schreitet von dem distalen Ende derselben nach abwärts der Gonadenwurzel zu, bis schließlich nach völliger Verschmelzung das Lumen der nun in ganzer Ausdehnung hohlen Gonade mit dem der rudimentären Niere durch die rudimentäre Nierenspritze in Verbindung tritt. Diese Verhältnisse zeigt die hier beigegebene Textfig. 20, ein Schnitt, welcher der zum Aufbau des Modells 69, 70, 71 verwendeten Querschnittserie entstammt.

Die Lagebeziehung der Gonade zur Leber ist dieselbe geblieben, sie folgt ständig der Leber bis in ihre Spitze und hält sich stets auf der inneren Schalenwindung. Die Gonade wie auch ihr Lumen ist

nicht in ganzer Ausdehnung getroffen, da sie sich vermöge ihrer gewundenen Form aus der Ebene des Schnittes herausbiegt. Die offene Verbindung der Gonade mit der rudimentären Niere durch ihr früheres Nephrostom ist gut zu sehen, die beträchtlich ausgewachsene Niere liegt in ihrer ganzen Ausdehnung vor Augen, ein Durchbruch in ihren Ausführungsgang, in dessen Wandung jetzt Wimpern aufzutreten beginnen, ist noch nicht erfolgt; der rudimentäre Pericardteil ist in seiner Decke durchschnitten, vom weiten rechten Pericardabschnitt sehen wir nach rechts einen Teil vor uns. Auf den nächsten Schnitten, die nicht abgebildet wurden, tritt uns dieser rudimentäre Pericardzipfel ähnlich der Fig. 62, Taf. XXVI entgegen, doch liegt die rudimentäre Niere mit ihrem früheren Nephrostom jetzt außerhalb des Pericardzipfels und ihm nur angelehnt, aber sonst doch noch verbunden, Verhältnisse, die wir an der Hand der Modellfiguren 69, 70, 71, die ja eine Rekonstruktion dieser Schnitte sind, leichter erkennen werden. Die Gonade selbst ist mehr spezialisierter geworden und durch eine schärfer hervortretende Begrenzung von der Umgebung gesondert, wie wir schon auf Fig. 38, Taf. XXIV konstatieren können.

Betrachten wir uns jetzt die beschriebenen Verhältnisse körperlich an den Modellfig. 69, 70, 71. Die Körper- und Schalenwand, — siehe zur Orientierung Fig. 37, Taf. XXIV, Textfig. 20, S. 471 und Modellfig. 68 —, welche auf Schnitten durch diese Gegend der ersten Windung des Eingeweidesackes jenen charakteristischen Einschnitt bildet, wurde hier der Einfachheit halber, und um eine stützende Achse zu bekommen, ohne den trennenden Hohlraum dargestellt und tritt uns daher als eine solide Spange entgegen; ihre am meisten nach innen liegende Partie kann als Columella angesehen werden. Die Lebergrenze — siehe Modell 68 und Textfig. 20 — wurde hier der leichteren Übersicht halber nicht dargestellt.

Modellfigur 69: Wir blicken von vorn gegen die Decke des linken Pericardabschnittes p' , der rechte weit ausgedehnte Pericardteil p , welcher eigentlich allein nur noch den Herzbeutel des ausgewachsenen Tieres ausmacht, würde sich hier anschließen. Die rudimentäre Niere bildet in einem Bogen um die Körperwand kw der inneren Schalenwindung herum die direkte Fortsetzung der Gonade g ; diese steigt der Spindelseite der Schale $schp$ folgend, nach oben in die zweite Windung des Eingeweidesackes hinüber und endet mit einer kolbenförmigen Auftreibung gk . Durch die Kompression der Keimdrüse an dieser Stelle beim Übertritt in die zweite Windung ist beim

geschlechtsreifen, männlichen Tiere die Einteilung in einen vorderen und hinteren Hodenabschnitt bedingt. In das Lumen des quergetroffenen ursprünglich linken Nierenausführganges *na*¹ sehen wir von oben hinein.

Modellfigur 70 und 71: Dasselbe Modell von der entgegengesetzten Seite betrachtet. Die Gonade weist die besprochenen Verhältnisse auf, desgleichen die ursprünglich linke Niere; von ihrem Ausführgang sehen wir jetzt das blinde Ende. Wichtig ist der Blick in den rudimentären Pericardabschnitt, dessen Seitenwände im Gegensatz zu denen der Modellfig. 68 allseitig glatt und geschlossen sind und keine Verbindung zur rudimentären Niere durch ein Nephrostom aufzuweisen vermögen. Die Figuren bestätigen das in dieser Hinsicht bereits Gesagte. Der eigentliche Herzbeutel, welcher dem ursprünglich rechten Abschnitt des Pericards entspricht, beginnt bei *p*.

Meine Ergebnisse betreffs Einmündung der Gonade in die linke Niere stehen im Widerspruch zu den Angaben J. M. DRUMMONDS, mit deren Resultaten ich, abgesehen von der von dieser Autorin zu spät angenommenen Anlage der Gonade, im übrigen in Einklang stehe. Nach DRUMMOND erfolgt die Verbindung der Gonade mit der rudimentären Niere durch einen kurzen, verdickten Streifen des Pericardialepithels, welcher sich zwischen beiden Organen befindet und sehr bald nicht mehr von der Gonade zu unterscheiden ist. Er soll sich späterhin aushöhlen und die Kommunikation der ebenfalls ausgehöhlten Gonade mit der ursprünglich linken Niere dicht an der Renopericardialöffnung herstellen. Auf diese »cölomische Verbindung« legt DRUMMOND großen Wert, wie ihre theoretischen Auseinandersetzungen bekunden. Autorin spricht sich aber über das Fortbestehen oder Verschwinden der Renopericardialöffnung sehr unbestimmt aus. In den untersuchten und abgebildeten Embryonen ist diese Öffnung vorhanden und »das enge Zusammenliegen der Renopericardial- und Renogonadialöffnung« auf dem in ihrer Fig. 6 gegebenen Rekonstruktionsbilde klar und deutlich zum Ausdruck gebracht. Doch sagt DRUMMOND: »häufiger scheint die Renopericardialöffnung geschlossen zu sein, aber es ist schwer anzugeben, welches der Normalzustand ist, denn die Öffnung ist klein und kann sich leicht während der Konservierung künstlich schließen«. Ebenso scheint Autorin sich über die Verhältnisse dieser Pericardialverbindung doch nicht völlig klar geworden zu sein, denn sie sagt hierüber an anderer Stelle (S. 104): »Die Gonade ist längere Zeit solid und mit der Niere verbunden durch eine Verdickung der Pericardialwand an der linken

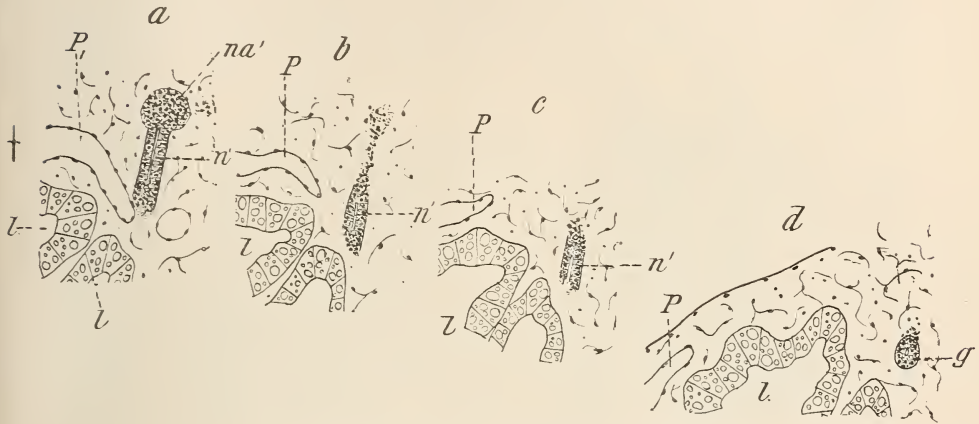
Seite. In einem späteren Stadium wird die Gonade hohl und ihr Lumen tritt mit dem der ursprünglich linken Niere in Verbindung, wahrscheinlich durch die Pericardialverdickung, welche ebenfalls ausgehöhlt sein muß.«

Ich habe mich durch ein eingehendes Studium gerade dieser für die Geschlechtsorganbildung wichtigsten Stadien, denen ich die größte Bedeutung beimesse, an der Hand zahlreicher Schnittserien und vor allem durch Anfertigen verschiedener Wachsmodelle davon überzeugt, daß die Renopericardialverbindung nicht bestehen bleibt, sondern daß die Gonade selbst und direkt durch jene, also in den proximalen Anfangsteil der Niere ohne jede Vermittlung einmündet. Dieses Ergebnis wurde gerade durch das Studium noch älterer Embryonen betreffs der weiteren Ausbildung der Geschlechtsorgane bis zu ihrer definitiven Gestaltung völlig sichergestellt und jeden Zweifels enthoben. Ich war in der Lage, späterhin sowohl noch die Grenze dieses unscheinbaren ursprünglich linken Pericardzipfels, als auch durch die Lagerung der linken Niere im Verhältnis zu dem Rudiment dieses Pericardteiles und der mit ihr verschmolzenen Gonade festzustellen, daß in der Tat die rudimentäre linke Niere in ihrem vollen Umfange, von ihrem proximalsten Ende an, in den Geschlechtsapparat eingeschaltet ist und als Teil des Geschlechtskanals funktioniert; sie ist noch bei relativ alten Tieren durch ihre besondere, namentlich bei Hämatoxylinanwendung, dunkler hervortretende Färbung ohne weiteres zu umgrenzen.

In der hier nebenstehenden Textfig. 21 *a—d* füge ich vier aufeinanderfolgende Sagittalschnitte bei. Dieselben entstammen einem älteren Embryo derselben Serie, der die Nierenbilder Fig. 30 u. 31, Taf. XXIV entnommen sind, und zeigen klar die besprochene Isolierung der rudimentären Niere vom Pericard und die weite Trennung zwischen Pericard und der Einmündungsstelle der Gonade in jene durch das frühere Nephrostom. Der Durchbruch der rudimentären Niere in ihren Ausführungsgang ist auch hier noch nicht erfolgt.

Die von J. M. DRUMMOND abgebildeten Stadien, in denen die noch vorhandene Renopericardialöffnung erhalten ist, entsprechen eben noch jüngeren Entwicklungsstufen, auf denen die vollständige Verschmelzung und die Einmündung der Gonade in die Niere noch nicht eingetreten ist. Und der von dieser Autorin beschriebene, jene Organe verbindende Zellstrang des Pericardepithels gehört teilweise der Gonade, von der er, wie DRUMMOND selbst angibt, nicht zu unterscheiden ist, teilweise der linken Niere an, und ist, wie aus meinen

diesbezüglichen Abbildungen klar hervorgeht, von vornherein vorhanden, da beide Organe von ihrer ersten Anlage an fast ohne Grenze ineinander übergehen und auch diese innige Aneinanderlagerung durch die folgenden Wachstumsvorgänge keine Beeinträchtigung erfahren hat. Die Abbildung DRUMMONDS, Fig. 5, entspricht im ganzen meiner Modellfig. 68; die Renopericardialverbindung ist noch vorhanden, eine Mündung der Gonade in die Niere aber noch nicht eingetreten. Diese Fig. 5 entstammt demselben Embryo, welchem der von ihr in toto abgebildete Querschnitt der Fig. 17 entnommen



Textfig. 21 a—d. Vergrößerung 150.

ist. Dieser zeigt dieselben Verhältnisse wie meine Fig. 37, Taf. XXIV (die nur wenig älter als die Modellfig. 68 ist), abgesehen davon, daß jener Schnitt nur wenig mehr nach vorn durch den Embryo dieses Altersstadiums gelegt wurde und die Gonadenwurzel und die angeschnittene Decke des linken Pericardzipfels zeigt, Verhältnisse, die wir auf der Fig. 63 auf Taf. XXVI vor uns sehen. Am wenigsten können ihre Fig. 7 u. 8, zwei aufeinanderfolgende Schnitte derjenigen Serie, aus welcher die Rekonstruktion Fig. 6 gewonnen wurde, eine Stütze für die von DRUMMOND angenommene Art der Einmündung der Gonade in die Niere liefern. Sie zeigen beide die rudimentäre Niere in Verbindung mit dem Ausführungsgang und mit dem Pericard durch das Nephrostom, enthalten aber nicht die geringste Beweiskraft dafür, daß die Gonade, die, wie Fig. 9 auch zeigt, in ihrem kolbenförmigen Ende bereits ausgehöhlt ist, mit ihrem Lumen, das schon in ihrer ganzen Ausdehnung aufgetreten sein soll, in die linke Niere einmündet, in der Art wie es die Zeichnung der Fig. 6 zum Ausdruck bringt.

Wie aus meinen vorhergehenden Ausführungen sich zeigt, ist die Gonade auf diesem Stadium, wo die Renopericardialöffnung noch vorhanden ist, zwar schon in ihrem distalen Ende, aber noch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung hohl, sie kann hier noch nicht in die rudimentäre Niere einmünden, und diese hier noch nicht »das proximale Ende der Gonade« bilden.

Im übrigen ist eine Erklärung für das »häufige Verschlusssein« der Renopericardialöffnung in der von J. M. DRUMMOND angegebenen Art eine doch recht gezwungene. Meiner Ansicht nach kann bei den uns zu Gebote stehenden modernen Untersuchungsmethoden eine solche, doch immerhin noch wahrnehmbare Öffnung, wenn sie wirklich vorhanden ist, nicht unserm Blick entzogen werden.

Die v. ERLANGERSchen¹ Ergebnisse über Ursprung und Entwicklung der Genitalanlage sind verfehlt, wie auch bereits J. M. DRUMMOND in richtiger Weise betont hat. Dieser Autor sieht die im Schnitt verschiedene getroffene linke rudimentäre Niere als die Anlage der Genitaldrüse und ihr enges, quergetroffenes Lumen als »Genitalbläschen« an, welches sich vom Pericard losgelöst haben und dem von der Mantelhöhle aus neugebildeten Geschlechtsausführgang entgegenwachsen soll. Die erste Anlage der Gonade nimmt v. ERLANGER auf einem Stadium an, welches der Textfig. 9, S. 445 entspricht; er beschreibt sie als eine Ausstülpung der Herzbeutelwand in der ursprünglich linken Hälfte des Pericards, »und zwar ungefähr da, wo sich die rudimentäre linke Niere zurückgebildet hat. Ebenso entsteht auch die Anlage des Ausführganges an der Stelle, wo der rudimentäre Ausführgang der linken Niere sich befand, und scheint einfach aus diesem hervorzugehen«. Weiterhin sagt v. ERLANGER: »Sehr bald schnürt sich die Anlage der Geschlechtsdrüse von der Herzbeutelwand ab und bildet dann ein rundes Bläschen, dessen Lumen sehr eng ist; gleichzeitig rückt sie dem Geschlechtsgang immer näher. Sie streckt sich dann allmählich in die Länge, während der Geschlechtsgang mittlerweile etwa bis zur dreifachen Länge ausgewachsen ist.«

Bilder, die v. ERLANGER in Fig. 8, 9 u. 10 auf Taf. XXXIII gibt, und welche diese Verhältnisse zeigen sollen, erhält man bei schlecht orientierter Schnittführung; je nachdem nun die verschieden alte, linke Niere längs, quer oder schräg getroffen wird, erscheint sie

¹ R. v. ERLANGER, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Teil II. Morphol. Jahrb. XVII, 3. 1891.

als Ausstülpung, oder als rundes Bläschen, oder in die Länge gestreckt, und je nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wurde, liegt sie dem Ausführ gange entfernter oder näher. Ich habe selbst solche Schnitte unter meinen Präparaten gefunden und füge in untenstehenden Textfig. 22 u. 23 zwei solcher Schnitte bei, welche genau dieselben Verhältnisse zeigen, als die v. ERLANGER hierüber gegebenen Figuren.

Wie aber v. ERLANGER von einer Rückbildung und einem Verschwinden der linken Niere und ihres Ausführ ganges sprechen konnte, ist allerdings schwer zu verstehen, da sich doch auf jedem Stadium beide Nieren, die rechte sowohl wie die linke, nebst ihren späteren



Textfig. 22.



Textfig. 23.

g entspricht hier *n¹*. Fig. 22 entspricht der v. ERLANGERSCHEN Fig. 8, die Fig. 23 der Fig. 9 und meine Textfig. 19, S. 463 der Fig. 10 auf der Taf. XXXIII.

Ausführgängen, von ihrer ersten Anlage an nachweisen lassen, und die Nieren mit ihren Ausführ gängen stets in Verbindung geblieben sind, was in dem Abschnitt über die linke rudimentäre Niere S. 464 bereits des näheren besprochen wurde.

Dagegen hat v. ERLANGER die weitere Entwicklung der Geschlechtswege bis auf wenige und geringe Einzelpunkte richtig erkannt, und haben dieselben durch meine Untersuchungen ihre Bestätigung gefunden. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß v. ERLANGER auf Grund seiner Untersuchungen der spätesten Stadien der Geschlechtsorganentwicklung bestimmt wurde, die Lage der Keimdrüse in die Region der linken rudimentären Niere zu verlegen, und diese selbst als solche anzusehen, da er die wirkliche Gonade übersah.

Die durchgehende Verbindung der rudimentären Niere mit ihrem Ausführ gänge erfolgt ganz bedeutend spät und zugleich beginnt sich

die Keimdrüse in Ovarium und Hoden zu differenzieren, während die Gestaltung der Geschlechtsausführlwege jenen Prozessen vorausleilt.

A. Die Ausbildung des weiblichen und männlichen Geschlechtsapparates.

Die im Vordergrund stehenden Veränderungen betreffen die Ausführwege der Geschlechtsprodukte, die wir nun betrachten wollen, und zwar zunächst die des weiblichen Apparates.

Der aus dem linken Zipfel der Mantelhöhle hervorgegangene Ausführgang der rudimentären Niere funktioniert späterhin wie sie selbst als Ausführweg der Geschlechtsprodukte, wir bezeichnen ihn jetzt schlechtweg als Geschlechtsgang (*gg*). Er wächst bedeutend in die Länge und erfährt durch diese Verlängerung und Dehnung etliche Knickungen, die beibehalten werden und seine Einteilung in die verschiedenen Abschnitte des ausgewachsenen Geschlechtsapparates erkennen lassen. Anfänge derselben findet man schon bei Embryonen, bei denen die Renopericardialverbindung noch vorhanden ist, wie auch auf dem in Fig. 6 von J. M. DRUMMOND gegebenen Rekonstruktionsbild zu sehen ist. Die Eiweißdrüse, welche sehr spät zur Entwicklung gelangt, bildet sich aus dem blinden Ende des rudimentären Nierenausführganges, welches an der Einmündung der Niere gelegen ist. In den hier auftretenden Ausstülpungen haben wir, wie auch v. ERLANGER beschreibt, die künftigen Drüsenschläuche der Eiweißdrüse vor uns. Auch diese Verhältnisse habe ich durch Anfertigen verschiedener Rekonstruktionsbilder und Herstellung von Wachsmodellen sichergestellt. Zu der Rekonstruktion der Modellfigur 72 diente ein freilebendes junges Tier, welches bereits vor einem halben Jahre künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen wurde. Wir blicken auf die Innenfläche eines Teiles der Körperwand, die auf der Spindelseite des Tieres gelegen ist. Der in seiner ganzen Länge geschlängelte Geschlechtsgang verhält sich in seinen Knickungen bereits wie derjenige des geschlechtsreifen Weibchens. Die Eiweißdrüse (*ew*) wird angelegt, die ersten schlauchförmigen Ausstülpungen treten auf. Während v. ERLANGER für dieses Stadium das Keimdrüsenepithel noch als vollkommen undifferenziert beschreibt, weist das junge Ovar dieses Tieres schon eine deutliche Differenzierung auf; neben zahlreichen Follikelzellen sieht man bereits in großer Anzahl die umfangreichen Kerne der Oogonien scharf hervortreten, viele Kernteilungsfiguren und eine gut abgesetzte Tunica propria ergänzen das Bild.

Das Ovar sehen wir in Modellfigur 72 bei *ov*, es reicht bis *Pz*, welches ein Stück des in Frage kommenden rudimentären Pericardzipfels darstellen soll, und mündet hier in die ursprünglich linke Niere (*N*¹), die ihrerseits bei *x* in ihren Ausführgang mündet, welcher an dieser Stelle eine Ausweitung zeigt, die ich übrigens bei noch drei weiteren hieraufhin rekonstruierten Tieren dieses Alters vorfand, und dessen blindes, früher kurzes Ende sich in die Länge gedehnt hat und unter Bildung von Ausstülpungen die Eiweißdrüse aus sich hervorgehen läßt. Der übrige Teil des Geschlechtsganges läßt die drei charakteristischen Knickungen erkennen; er zerfällt in 1) Oviduct (*od*) — in einen auf- und absteigenden Schenkel —, 2) das Receptaculum seminis (*Rs*) und 3) den Uterus mit der Vagina. Die Grenze zwischen 2 und 3 ist schwach durch die beginnende dritte Einknickung angegeben; vom Uterus wurde nur der kurze Anfangsteil (*u*) dargestellt. Die Biegung an dieser Stelle wird schließlich so stark, daß das Receptaculum seminis nur als das umgeschlagene proximale Ende des Uterus angesehen wird.

Die Anatomie der Geschlechtsorgane ist von LEYDIG¹ und BAUDELLOT² eingehend beschrieben worden. Abbildungen hierüber finden wir, außer in den angeführten Arbeiten, in BRUNNS Klassen und Ordnungen, *Malacozoa* 3. Taf. LXXXVIII, wie auch v. ERLANGER seiner Abhandlung die Bilder BAUDELLOTS im Holzschnitt beigelegt, und sich bei der Beschreibung der Geschlechtsorgane an die Ausführungen jenes Forschers gehalten hat. Ich habe mich von der Richtigkeit der Beobachtungen dieser Autoren überzeugt und kann nichts Wesentliches hinzufügen.

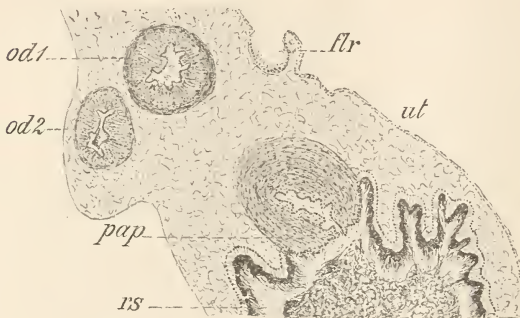
Die Beschreibung des weiblichen Genitalsystems in M. v. BRUNNS Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*³ sprach mich besonders an und gebe ich dieselbe im Wortlaut wieder, da sie, wie die Abbildungen einiger von mir gegebenen Schnitte zeigen, direkt auch das Ergebnis meiner Untersuchungen in Worte kleiden und aufs beste bestätigen. v. BRUNN schreibt: »Die weiblichen Geschlechtsorgane beginnen mit einer zapfenförmigen, muskulösen Vagina, welche sich zu dem langen, schlauchförmigen, an der Decke der Atemhöhle verlaufenden Uterus erweitert, dessen letzter, nach unten umgeschlagener Teil die sog. Samentasche (Receptaculum seminis) ist. In diese mündet der

¹ FR. LEYDIG, Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.

² M. BAUDELLOT, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes. Ann. Scienc. nat. Zool. 4. Sér. XIX. 1863.

³ Arch. f. mikr. Anat. 1884. Bd. XXIII.

Oviduct auf einer kleinen, stark muskulösen Papille. Er stellt einen engen, von drüsigem Wimperepithel ausgekleideten, mit ziemlich dichten Wülsten und Ringleisten versehenen Kanal dar, welcher nach längerem Verlaufe in den äußeren, erweiterten Teil einer voluminösen Eiweißdrüse eintritt und von da aus sich direkt in das ebenfalls röhrenförmige, dünne Ovarium fortsetzt. Die in diesem auffallend gering entwickelten Organe entstandenen, reich mit Dotter ausgesteteten Eikeime treten also zunächst in die an der betreffenden Stelle etwas modifizierte Eiweißdrüse ein und gelangen darauf in den Oviduct. Auf diesem Wege erhalten sie nun ihre definitive Ausstattung; sie werden teils schon in der Eiweißdrüse, teils wohl auch erst im Oviduct mit einer reichen Eiweißhülle versehen, welche schon im vordersten Teile des letzteren von einer dichten, struktur-



Textfig. 24. Vergrößerung 28.

losen Haut umschlossen wird. — In dieser Verfassung tritt das Ei nun erst durch die enge Mündung des Oviducts in das Receptaculum seminis und damit in den Uterus ein. Durch die sehr starke Ringmuskulatur der Papille wird die Eihaut, sobald die Hauptmasse

des Eies ausgetreten ist, eng zusammengeschnürt, und ihr letztes Ende zieht sich zu einem langen, fest zusammengedrehten, dünnen Faden aus«; die Eihaut wird nach Ansicht des Verfassers von dem wimpernden Drüsenepithel des Oviducts geliefert. Meine Textfig. 24 zeigt die Mündung des stark muskulösen Endabschnittes des Oviducts *od1* auf der oben beschriebenen Papille (*pap*). Der zweite Teil des Oviducts *od2* ist weniger muskulös, aber drüsenzellenreicher; der Oviduct trägt in seiner ganzen Ausdehnung Wimpern. Auf der rechten Seite der Figur erblicken wir auch ein Stück Uteruswand (*ut*) mit der auf der Spindelseite verlaufenden Flimmerrinne (*flr*); im Receptaculum seminis (*rs*) finden wir große Mengen von Spermatozoen, seine Wand zeigt einen dichten Belag derselben.

Die Einmündung des Oviducts in das erweiterte Lumen der Eiweißdrüse haben wir in Textfig. 26 vor uns, von diesem Sammelbecken aus setzen sich nach allen Richtungen des Raumes sich

verästelte Abzweigungen fort, die die Kanäle und Follikel der Eiweißdrüse bilden. Das Wimperepithel des Oviducts setzt sich auf Lumen und Follikel der Eiweißdrüse fort. Bemerkenswerte Verhältnisse führen uns die Textfig. 25 und die Fig. 39 und 40 auf Taf. XXIV vor Augen. Das Ovar reicht dicht bis an die Eiweißdrüse heran, seine Verbindung mit dem relativ weiten Oviduct wird



Textfig. 25 u. 26. Vergrößerung 28.

durch einen kurzen und sehr engen Kanal gebildet, welcher in eine an der Übergangsstelle des Oviducts in die Eiweißdrüse gelegene Erweiterung desselben einmündet, Fig. 40, Taf. XXIV und Textfig. 25 bei *n*¹. Dieser kurze Anfangsteil des Eileiters ist im Gegensatz zum eigentlichen Oviduct und zur Eiweißdrüse ohne Wimpern, und in ihm haben wir die einstige rudimentäre linke Niere vor uns, wie uns ein Blick auf die Modellfig. 72 belehren wird; die Einmündungsstelle liegt ungefähr bei *w*.

An dieser Stelle füge ich meine Beobachtungen über das Eindringen der Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtsapparat bei, welche sich mit denen v. BRUNNS völlig decken. Dieser sagt: »Unter diesen tatsächlichen Verhältnissen muß nun der Zutritt der Samenkörper zum Ei vor dem Austritt desselben in das Receptaculum seminis geschehen, in diesem selbst ist es nicht mehr möglich. In der Tat findet man haarförmige Spermatozoen (nie wurmförmige) sowohl im Oviduct als in der Eiweißdrüse vor, und besonders zahlreich in den größeren Erweiterungen desjenigen Teiles der Eiweißdrüse, durch welche die Eier ihren Weg nehmen. Hier liegen sie zuweilen in zahlreichen dichten Bündeln sehr regelmäßig aneinandergesetzt; man findet sie auf Schnitten selbst in sehr entfernten Follikeln der

Eiweißdrüse (siehe meine Fig. 39 u. 40, Taf. XXVI und Textfig. 25 u. 26, S. 481). Nur die haarförmigen Spermien können ihren Weg durch die enge Mündung des Oviductes fortsetzen und wandern, unterstützt durch die lebhafte Flimmerung dieses Organs, in großen Mengen bis in die Eiweißdrüse hinein. Dort an der Übergangsstelle des Ovariums in den Oviduct treffen sie mit den Eiern zusammen und werden mit diesen von Eiweiß umhüllt. — Der Samen wird in großen dichten Mengen in den Uterus eingeführt, und zwar in eine auf der Spindelseite desselben verlaufende, stark flimmernde Rinne.«

Die oben angeführten Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV und die Textfiguren 24, 25 u. 26 bestätigen das Gesagte. Auch ich konnte wurmförmige Spermatozoen nie im Oviduct oder der Eiweißdrüse nachweisen, während sie mit den haarförmigen zusammen im Receptaculum seminis in ungeheuren Massen meist zusammengeknäuelte zu finden sind. Der Grund für das Nichtweitervordringen der wurmförmigen Spermatozoen ist jedenfalls nicht nur in der Anatomie des Oviductes zu suchen, sondern die Ursache liegt auch vielleicht in den Spermatozoen selbst, vielleicht in einer verminderten Lebensenergie und frühem Erlahmen derselben. Die Flimmerbewegung des Oviductes, die zur Beförderung der Eier dienend dem Vordringen der Spermatozoen entgegenläuft, setzt wohl den bedeutend größeren wurmförmigen Spermatozoen mit ihrer wenig energischen Bewegung einen erheblichen Widerstand entgegen, während sie für die haarförmigen Spermien wegen ihrer Kleinheit kein Hindernis bilden kann. Diese sind besonders zahlreich auch an den Wandungen des Receptaculum seminis vertreten, Textfig. 24, S. 480, man sieht sie hier mit ihren Köpfen im Epithel der Wand — ganz dasselbe Bild bietet auch die Eiweißdrüse und Teile des Oviductes, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV, Textfig. 24, 25 u. 26 — gleich eingedrungenen Pfeilen, sie bilden so einen dichten Wandbelag in Reihen geordnet; die Schwänze teilweise miteinander verklebt, ragen ähnlich Fahnen in das Lumen hinein. Sie dringen nicht nur bis an die Mündungsstelle jenes kurzen und engen Anfangsteiles des Eileiters vor, an dessen erweiterter Partie sie angehäuft liegen, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV u. Textfig. 25, S. 481, sondern ich fand sie vereinzelt sogar öfters in jenem wimperlosen Verbindungskanal bis dicht vor das Ovarium vorgedrungen, Fig. 39 u. 40, Taf. XXIV. — Zuweilen kann man innerhalb Kokons neben dem Embryo auch zahlreiche haarförmige Spermatozoen vorfinden, die seinerzeit mit Ei und Eiweiß zugleich umschlossen wurden. Wird der Embryo älter und macht Schling- und Schluckbewegungen, so gelangen sie

zuweilen mit dem umgebenden Eiweiß in den Verdauungskanal des Embryos; so fand ich unter meinen Sagittalschnitten auch ein Präparat eines dem Alter der Fig. 25, Taf. XXIII entsprechenden Embryos, dessen Oesophagus zahlreiche haarförmige Spermatozoen enthält.

Über die Bedeutung der doppelten Form der Samenkörper möchte ich einiges Wenige an dieser Stelle hinzufügen. M. v. BRUNN sagt hierüber: »Die wurmförmigen Spermien spielen keine Rolle bei der Befruchtung; sie sind als unter der Einwirkung einer gewissen weiblichen Tendenz im Hoden entstandene Gebilde aufzufassen.« Ich schließe mich auf Grund obiger Beobachtungen dieser Ansicht an. Im Gegensatz hierzu hat sich neuerdings MEVES¹ über diesen Punkt, wie folgt, geäußert: die oligopyrenen = wurmförmigen Spermien gelangen auch »vielleicht nur zu bestimmten Zeiten und unter besonderen Umständen« zur Befruchtung. Wahrscheinlich »beträgt die Potenz der oligopyrenen Spermien in bezug auf die Vererbung nur einen Bruchteil der Vererbungspotenz der eupyrenen (= haarförmigen)«. Durch eine Befruchtung mit ihnen würden also Organismen mit überwiegend mütterlichen Eigenschaften entstehen; sie sollen in erster Linie das Ei zur Teilung anregen. —

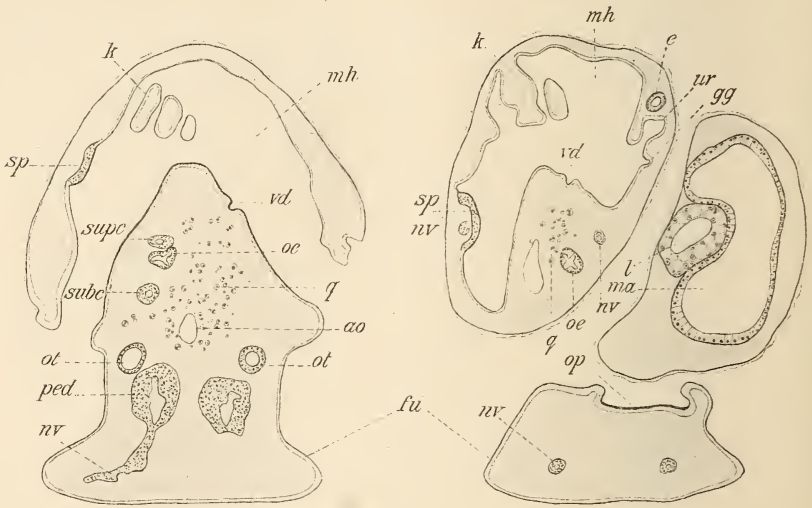
Diese Einwirkung einer weiblichen Tendenz im Hoden findet man nach v. BRUNNS Angaben auch bei Batrachiern, Amphipoden, Isopoden und Phalangiden. Bei letzteren hatte ich Gelegenheit, mich selbst über die Richtigkeit dieses Vorkommens zu überzeugen, indem vom Keimepithel des Hodens auch ganz typische Eier gebildet wurden². Die Stellung der Prosobranchier mitten unter einer durchweg hermaphroditischen Verwandtschaft überrascht nicht, wenn gerade bei ihnen sich ein Anklang an die zwitterige Natur in den Geschlechtsorganen vorfindet. Weiterhin die histologischen Verhältnisse des Hodens und der Zwitterdrüse, die Bildung beiderlei Geschlechtsstoffe usw. Von den Prosobranchiern selbst sind hermaphroditisch: *Valvata*, *Marsenina*, *Oncidiopsis*, *Odostomia*, *Entoconcha*(?), wie gelegentlich auch *Patella* und *Acmaea*-Arten unter den Diotocardiern (siehe A. LANG, Vergl. Anat. Mollusca, 1900, S. 363).

Die Vorderkiemen waren zweifellos Zwitter, sie sind es noch vielfach, wenn man es auch der Protandrie wegen meist übersehen hat.

¹ FR. MEVES, Haarförmige (eupyrene) und wurmförmige (oligopyrene) Spermien von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. T. VIII.

² Siehe H. BOESENBERG, Zoolog. Jahrb. Abt. für Morph. Bd. XXI, 3. Taf. XXXIII, Fig. 28. 1905.

Die Ausbildung des männlichen Geschlechtsapparates eilt derjenigen des weiblichen Apparates etwas voraus, wenigstens ist man viel früher — schon bei einem Embryo des ungefähr der Textfig. 17, S. 458, entsprechenden Alters — in der Lage, mit Sicherheit das Männchen zu erkennen. Wie schon auf S. 471 erwähnt wurde, zeigt der Gonadenkolben mit seinem Lumen einen bedeutend verbreiterteren Umfang als die Keimdrüse des werdenden Weibchens. Das Hauptcharakteristikum aber für die Erkennung des männlichen Organismus ist die weitere Ausbildung des Geschlechtskanals, welcher insofern eine Komplikation aufweist, als außer dem primären, aus dem Nierenausführungsgang hervorgegangenen Leitungsweg, noch ein



Textfig. 27.

Textfig. 28.

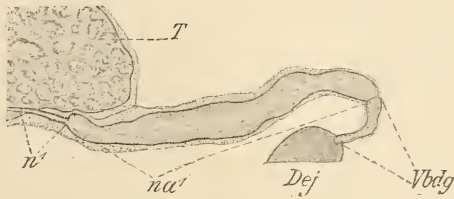
Querschnitte durch einen Embryo des ungefähr der Textfig. 17, S. 458 entsprechenden Alters (Niere wie Fig. 27, Taf. XXIII). Vergrößerung 50.

sekundärer, weit längerer Abschnitt hinzukommt, der zum Penis hinführt. Die Anlage dieses Teiles des Vas deferens tritt uns auf Textfig. 27 und 28 (obenstehend) als eine Rinne am Boden der Mantelhöhle entgegen. Sie erstreckt sich nach vorn bis in die Gegend der Otolithen, siehe Textfig. 27, schnürt sich zu einem unter der Rückenhaut verlaufenden Rohr ab und wächst von hier, auf der rechten Seite befindlich, selbständig bis in die Spitze des rechten Tentakels weiter vor, während es im Hintergrunde der Mantelhöhle im Bogen herum verlaufend, bis an die Mündung des primären Geschlechtsganges reicht und die Verbindung mit diesem anstrebt.

Diese ist erst dann völlig erreicht, wenn bereits der im Kopfteil des Tieres liegende Abschnitt des Vas deferens bis in die Spitze des rechten Tentakels vorgedrungen ist und hier den Penis entstehen läßt. Diese auf der Kuppe des rechten Fühlers gelegene Mündung des Vas deferens setzt sich in eine seitliche proximalwärts verlaufende und tiefe, aber nicht nach außen geschlossene Rille der Tentakelhaut fort, in welcher wir die Anlage der Penistasche zu erblicken haben.

»Bei andern Prosobranchiern bleibt diese Samenrinne zeitlebens als solche erhalten und setzt sich von der in der Mantelhöhle gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung bis an die Spitze des Penis fort. Wir sehen also hier in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des sekundären Ureters der Pulmonaten bleibende Zustände als aufeinanderfolgende der Ontogenie auftreten.« (KORSCHOLT-HEIDER, 3. Heft, 1893, S. 1085).

Dieser unter der Rückenhaul des Tieres verlaufende Abschnitt des Vas deferens ist schon auf jüngeren Stadien charakterisiert durch umgebende, namentlich rings verlaufende Muskelfasern, die vermöge ihrer dunklen Färbung ein leichtes Auffinden ermöglichen. Er wird zu dem stark muskulösen und umfangreichen Ductus ejaculatorius. Die einzelnen, den gesamten Geschlechtsausführgang des Männchens zusammensetzenden Teile sind bei reifen Tieren noch deutlich zu erkennen. Ein Blick auf die Abbildung BAUDELOTS und auf die von mir in Textfig. 29 gegebene gibt über diese Verhältnisse Aufschluß. In der Textfig. 29 wurde nur ein Teil des Hodens und des Vas deferens dargestellt. Der vom Hoden (*T*) beginnende englumige und kurze Abschnitt wird durch die rudimentäre linke Niere (*n¹*) gebildet, er ist ohne Wimpern — wie auch



Textfig. 29. Geringe Vergrößerung.

im weiblichen Genitalsystem — im Gegensatz zu dem dann folgenden früheren Nierenausführgang (*na¹*); auch ist das blinde Ende des Geschlechtsganges bei der Einmündung der rudimentären Niere in ihn zu sehen, aus dem, wie wir sahen, beim weiblichen Tiere die Eiweißdrüse hervorgeht. Auf den früheren Nierenausführungsgang folgt sodann ein bogenförmiger kurzer und weniger umfangreicher Abschnitt von engerem Lumen (*Vbdg*), welcher das Verbindungsstück im hinteren Abschnitt der Mantelhöhle zu dem unter der Rückenhaul

nach vorn verlaufenden stark muskulösen Ductus ejaculatorius (*Dej*) darstellt. In dem Präparat der Textfig. 29 haben wir einen Längsschnitt mittels Rasiermessers durch diese Region des Hodens vor uns, während der Geschlechtsgang in toto erhalten ist. Dieser enthält zahlreiche Quer- und Längswülste, seine Zellen sind drüsenartig ausgebildet und tragen Wimpern, Verhältnisse, die auch an geeigneten Sagittal- und Querschnittserien festgestellt wurden.

B. Homologisierung der Ausführwege beider Geschlechtsarten und der genetische Gewebecharakter der einzelnen Teile.

Ein dem männlichen sekundären Leitungsapparat entsprechender Teil ist beim Weibchen nicht vorhanden. Im übrigen zeigen männlicher und weiblicher Genitalapparat eine vollständige Homologie ihrer Hauptabschnitte.

Was den genetischen Gewebecharakter der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates anbetrifft, so muß hervorgehoben werden, daß der gesamte Leitungsapparat dem Ectoderm seine Entstehung direkt verdankt, mit Ausnahme des kurzen Anfangsteiles, der das Vas deferens bzw. den Oviduct mit der Keimdrüse verbindet, und welcher durch die rudimentäre linke Niere gebildet wird und somit wie die Keimdrüse aus der gemeinsamen Primitivanlage der »sonst mesodermalen Organe«, die wir auf S. 429 kennen lernten, hervorgeht.

Da v. ERLANGER, wie oben ausgeführt wurde, die rudimentäre linke Niere als Gonade ansah und den wirklichen Ursprung der Keimdrüse völlig verfehlte, so mußte er betreffs der Mündung der Geschlechtsdrüse in ihren Ausführungsgang folgern, »daß bei beiden Geschlechtern ein wenn auch kurzes Stück der Leitungswege der Geschlechtsprodukte aus der Keimdrüsenanlage selbst hervorgeht«. Dieses kurze, die linke rudimentäre Niere darstellende Stück des Genitalkanals läßt sich noch bei geschlechtsreifen Tieren beiderlei Geschlechts ohne Schwierigkeit nachweisen.

II. Theoretische Betrachtungen.

1. Die Pericard- und Herzverhältnisse bei den Gastropoden.

Wir haben in den früheren Abschnitten gesehen, daß nach der Ansicht v. ERLANGERS die sekundäre Leibeshöhle bei *Paludina* durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstehen sollte. Diese Ausbuchtung der ventralen Darmwand bildete sich bereits auf einer sehr frühen

Entwicklungsstufe. Kurz nach vollendeter Gastrulation geht der Embryo durch Bildung des Velums in das trochophora-ähnliche Larvenstadium über, auf dem sich die erwähnte Entstehung des Cöloms vollziehen sollte. Der vom Urdarm sich abschnürende Cölomsack lag nach der Ansicht des Verfassers als eine nach vorn in zwei Zipfel auslaufende Blase zwischen Darm und Ectoderm und verdrängte durch nach allen Seiten hin stattfindendes Wachstum die gesamte Furchungshöhle. Die der äußeren Wand anliegende Cölomschicht würde in diesem Falle das parietale, die der Darmwand anliegende das viscerele Blatt des Mesoderms sein. Dieser Zustand sollte jedoch nicht lange erhalten bleiben, sondern das Cölom sollte sich auflösen, indem sich seine Zellen in Form eines Maschenwerkes in der Furchungshöhle verteilten, so daß es demnach nur zur vorübergehenden Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen sein würde. Von diesen in der Furchungshöhle regellos zerstreuten Mesodermzellen treten nun nach v. ERLANGER, sobald am Embryo Mund und Schlund durch Einstülpung des Ectoderms dicht unterhalb des Velums im Entstehen begriffen sind, zwei unregelmäßige Zellhaufen im Hinterende des Embryos auf, in denen sehr bald ein Lumen auftritt. Diese beiden Mesodermanhäufungen wurden vom Verfasser als die Anlagen des »Pericardiums« gedeutet. Ob diese Deutung gerechtfertigt war, werden wir später erörtern. Jedenfalls war die Annahme v. ERLANGERS, daß man es auf Grund früherer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen und besonders der vergleichend-anatomischen Ergebnisse der Gastropoden in diesen beiden Mesodermsäckchen, die bald darauf durch Auflösung des Septums zu einem einheitlichen wurden, mit dem reduzierten Cölom zu tun habe, völlig verständlich. Etwas anders war natürlich die Auffassung, daß man mit dieser Anlage bereits das »Pericard« vor sich habe.

Verfasser fügt dann noch am Schluß seiner Besprechung über das Cölom von *Paludina* folgendes hinzu:

»Es ist mir bei *Paludina* nicht geglückt, den unmittelbaren Übergang des Cöloms in das Pericard nachzuweisen, weil ja die ganze sekundäre Leibeshöhle sehr früh von den Spindelzellen des Mesoderms vollkommen unregelmäßig durchsetzt wird, jedoch bildet sich die Anlage des Herzbeutels zwischen den zwei Mesodermschichten, von denen die eine die Innenfläche des Ectoderms, die andre die äußere Fläche des Darmes bekleidet. Es fragt sich daher, ob der Herzbeutel der ganzen sekundären Leibeshöhle, welche dann bedeutend reduziert wäre, oder nur einem Teile derselben

entspricht, so daß dann der Rest des Cöloms mit der primären Leibeshöhle oder Furchungshöhle zusammenfallen würde. Ich neige nun zu der zweiten Ansicht und glaube, daß das Cölom nur teilweise als solches im Herzbeutel persistiert, während der weitaus größere Teil desselben durch die ihn durchwachsenden Spindelzellen undeutlich gemacht wird und daher sich mit der primären Leibeshöhle deckt.«

Zu dieser Auffassung konnte v. ERLANGER nur auf Grund seiner Vermutung gelangen, daß das Cölom, als Urdarmdivertikel entstehend, die Furchungshöhle, wenn auch nur für kurze Zeit, völlig verdrängen würde. Unsrer Untersuchung ergab jedoch das bereits früher festgestellte Resultat, welches dieser Auffassung v. ERLANGERS völlig den Boden entzieht. Die Bildung der mittleren Schicht findet bei *Paludina vivipara* weder durch Auftreten von Urmesodermzellen noch durch Bildung eines von der Urdarmwand sich ausstülpenden Cölomsackes statt, sondern erfolgt kurz nach Ausbildung der Gastrula durch Auswanderung von Ectodermzellen an einer beschränkten Stelle der ventralen Wand des Embryos, welche der Verschlußstelle des Blastoporus entspricht. Die auf diese Weise sich bildende einheitliche, ventrale Mesodermmasse, die den »Mesodermstreifen« der Autoren entspricht, löst sich kurze Zeit nach ihrer Bildung von vorn nach hinten vollständig auf, ohne daß es auch nur vorübergehend zur Bildung einer sekundären Leibeshöhle gekommen wäre (im vollständigen Gegensatz zu v. ERLANGERS Auffassung).

Nachdem der Embryo sein Trochophorastadium durchlaufen und die typischen Molluskencharaktere wie Fuß- und Schalendrüse zur Entwicklung gebracht hat, beginnt die Anlage der Organe des sog. mittleren Blattes. Der Embryo hat durch ein, wenn auch geringes Wachstum der hinteren Körperpartie, eine beinahe wurmförmige Gestalt angenommen, wenn auch an der Ventralseite der ziemlich stark entwickelte Fuß vorspringt. Am Vorderende liegt der Mund, und am Hinterende genau in der Mittellinie, also noch vollständig symmetrisch, der After. Der Darm zieht als geradegestrecktes Rohr durch die primäre Leibeshöhle, deren Inneres von Mesenchymzellen durchsetzt ist. Auf diesem Stadium lassen sich im Hinterende des Embryos zwei Zellenanhäufungen in der Leibeshöhle unterscheiden. Sie liegen der Ectodermwand dicht an und entstehen, wie wir nachgewiesen haben, aus dieser durch Zellauswanderung. Es wiederholt

sich also bei der Anlage dieser beiden Zellhäufchen derselbe Prozeß der Zellauswanderung aus dem Ectoderm wie bei der Anlage des übrigen Mesoderms. Es ist auch in diesem Falle die der Verschlußstelle des Blastoporus entsprechende ventrale Ectodermis, die eine Organanlage liefert, welche in der weiteren Embryonalentwicklung von großer Bedeutung werden wird. Aus ihr entsteht das Pericard, das Herz, die Niere und das Genitalorgan. Nach dieser Art der Entstehung ist es begreiflich, wenn man von einer ectodermalen Entstehung gesprochen hat, um so mehr als auch das übrige Zellenmaterial der mittleren Schicht, das sog. Mesenchym, aus dem Ectoderm und an der gleichen Stelle, wo sich jetzt die übrigen Organe, welche aus demselben entstehen, anlegen, so daß nach einer solchen Auffassung die gesamte Zellschicht, welche zwischen das äußere und innere Blatt zu liegen kommt, dem Ectoderm entstammte, wie dies vor Jahren bereits von P. SARASIN (71) für *Bythinia* vertreten wurde.

Nach v. ERLANGERS Darstellung soll sich das ganze Epithel des Urdarmdivertikels kurz nach dessen Bildung auflösen, so daß nur noch ein Mesenchym vorhanden wäre, aus dem dann zwei Zellhaufen, die sog. Pericardialbläschen entstehen sollen. Folglich würden die Bläschen nicht aus dem Rest des Cölomsackes hervorgehen, sondern es würde ein mesenchymatöses Stadium dazwischen liegen. Wie wenig diese Auffassung zutrifft, geht aus unsrer ganzen Untersuchung klar hervor.

In den beiden beschriebenen Zellhaufen tritt sekundär eine Höhlung auf, welche sich beim Wachstum der beiden Bläschen stark vergrößert. Wie in der Anlage bereits der rechts vom Enddarm gelegene Zellhaufen der größere war, so übertrifft auch sein Lumen das des linken Säckchens. Dagegen scheint die Wandung des letzteren in den meisten Fällen dicker, und die Aneinanderlagerung der Zellen eine dichtere zu sein. Schließlich kommt es durch dieses Größenwachstum zu einer Berührung der Bläschenwände unterhalb des Darmes, wodurch der Eindruck eines ventralen Mesenteriums hervorgerufen wird. Die Wände der beiden Bläschen werden beim Wachstum derselben stark verdünnt, so daß ihr Epithel plattenförmig wird. Trotzdem bleibt ihre Abgrenzung gegen die primäre Leibeshöhle des Embryos eine vollkommene. Die beiden sich berührenden Wände der Bläschen verschmelzen weiterhin miteinander, so daß ein ventrales Septum zur Ausbildung kommt. Der rechte Cölomsack zeigt die Tendenz den Darm zu umwachsen, und ein Querschnitt durch dieses Stadium erinnert, wenn der Vergleich gezogen werden darf,

lebhaft an einen Querschnitt durch einen Anneliden, wenn wir von dem Fehlen des Bauchmarkes und der Gefäße absehen. Die beiden Bläschen lassen noch ein weiteres interessantes Verhalten erkennen, indem in jedem an der ventralen Wand eine Verdickung des Epithels bemerkbar ist. Diese beiden Verdickungen sind die Anlagen der Nieren, von denen jedoch nur die rechte zur definitiven Ausbildung kommt, während die linke als Niere rückgebildet und bei der Ausbildung des Geschlechtsausführganges mit verwendet wird. Zwei Einbuchtungen der Mantelhöhle wachsen diesen Nierenanlagen entgegen, eine definitive rechte, welche sich weiter vertieft und schließlich mit der Niere in Verbindung tritt, und eine kleinere linke, die den Endabschnitt des Genitaliausführganges liefert, welche als Manteleinbuchtung erhalten bleibt.

Die Anlage zweier Nieren, welche bekanntlich bei ursprünglichen Prosobranchiern, bei den Diotocardiern *Haliotis*, *Patella*, *Fissurella* usw. zur definitiven Ausbildung kommt, weist uns darauf hin, daß wir in der Organogenese von *Paludina* im Vergleich zu den Verhältnissen der Pulmonaten recht ursprüngliche Verhältnisse vor uns haben. Damit stimmt die Anlage des Cöloms in Gestalt zweier Säckchen überein. *Paludina* scheint daher, wenn wir annehmen, daß sie als Süßwasserform in ihrer Entwicklung eine rückgebildete Form darstellt, in anderer Beziehung einen ursprünglichen Modus der Entwicklung bewahrt zu haben. Die Veranlassung dazu könnte in der intrauterinen Entwicklung, mit dem Verlust des Nahrungsdotters verbunden, gesucht werden.

Die beiden Cölomsäcke mit ihren Nierenanlagen gehen jetzt ihrer definitiven Bestimmung entgegen, indem sich aus ihnen die bleibende Niere, Pericard mit Herz und das Geschlechtsorgan differenzieren.

Die Entstehung der Genitalorgane erfolgt bei *Paludina* bedeutend frühzeitiger als bei andern daraufhin untersuchten Gastropoden. Velum und Urniere sind noch vorhanden. Letztere steht sogar auf der Höhe ihrer Ausbildung, wenn die dorsale Wand des Cöloms eine kleine Verdickung erkennen läßt. Diese Wucherung ist die Anlage der Keimdrüse.

Durch diese bereits von v. ERLANGER infolge einer Verwechslung mit der linken Nierenanlage angegebene, aber erst im Vorstehenden wirklich begründete Beobachtung, daß die Keimdrüse aus dem Pericardium entsteht, wird bestätigt, daß tatsächlich das Pericardium der Gastropoden als sekundäre Leibeshöhle aufzufassen

ist. Daß damit die Geschlechtsdrüse dasselbe Verhältnis zeigt wie die Geschlechtsorgane der Anneliden zum Peritoneum des Cöloms, braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden.

Bestätigen nach dieser Richtung hin die embryologischen Resultate die vergleichend-anatomischen, so konnte anderseits die Entstehung des Cöloms aus einer ectodermalen Wucherungszone nicht günstig für die cölomatische Natur dieser Zellenhäufchen sprechen. In den letzten Jahren sind in dieser Beziehung die Pericard- und Herzbildung verschiedener Gastropoden und auch Lamellibranchiaten (MEISENHEIMER, PÖTZSCH) daraufhin eingehender untersucht worden, und wir wollen sehen, ob die aufgefundenen neuen Tatsachen tatsächlich der Auffassung im Wege stehen, in dem Herzbeutel und der Gonadenhöhle der Mollusken eine reduzierte Leibeshöhle, welche dem echten Cölom der Anneliden entspricht, zu sehen.

Bei den fünf Mollusken, von denen wir eingehender die Entwicklung von Pericard und Herz kennen, nämlich bei *Paludina*, *Limax*, *Planorbis*, *Dreissensia* und *Cyclas*, entstehen diese Organe zusammen mit der Niere und den Geschlechtszellen aus einer einheitlichen Anlage, welche in Form einer Wucherung aus dem äußeren Keimblatt entsteht. Es handelt sich nun vorerst um die Frage, als was wir genetisch diese Wucherung aufzufassen haben. Ist sie trotz ihrer ectodermalen Entstehung mit einem echten Cölom zu vergleichen, oder ist sie als eine Primitivanlage von Organen aufzufassen, welche ihre direkte Entstehung aus dem Ectoderm nehmen würden, wie es z. B. bei der Bildung des Nervensystems usw. der Fall ist.

Wir müssen auf Grund des ganzen späteren Verhaltens dieser Wucherung und weiterhin mit Rücksicht auf die vergleichend-anatomischen Tatsachen an der Auffassung festhalten, daß diese Zellenhäufchen trotz ihrer ectodermalen Entstehung das Cölom der Mollusken repräsentieren. Bei *Paludina* und *Cyclas* ist die Anlage paarig, während sie bei *Limax* und *Dreissensia* unpaar ist. Fragen wir, welches der ursprünglichere Modus ist, so hat uns eine neuere Untersuchung an *Planorbis* (PÖRZSCH) darüber eine Aufklärung gegeben¹. Obwohl es sich hier um einen Pulmonaten, d. h. also um eine abgeleitete Form handelt, so ist die erste Anlage der Zellenhäufchen eine paarige, jedoch wird der eine Zellkomplex sehr bald rückgebildet, so daß aus der paarigen Anlage eine unpaare wird. Die Verhältnisse von *Paludina* dürfen wir ihrer ganzen Stellung nach als

¹ Es sei in dieser Beziehung ganz besonders auch auf die von Pörzsch gegebenen Ausführungen verwiesen.

ursprünglicher ansehen. Gehen wir aus diesem Grunde von *Paludina* aus, so müssen wir uns die Frage vorlegen, ob bei ihr tatsächlich Pericard, Herz usw. direkt aus dem Ectoderm entstehen. Wir müssen also fragen, ob wir die Berechtigung haben, die von v. ERLANGER eingeführte Bezeichnung »Pericardialbläschen« für die beiden, ventral unter dem Darm entstehenden Zellsäckchen zu gebrauchen. Wie ihre weitere Differenzierung zeigt, geht aus ihnen aber durchaus nicht nur der Herzbeutel hervor, wie man der Bezeichnung nach erwarten sollte, sondern es bilden sich aus dieser Anlage außerdem noch die Nieren, die Genitalorgane und das Herz. Wir dürfen aus diesem Grunde eigentlich die beiden Säckchen, aus denen noch derartig wichtige Organsysteme hervorgehen, nicht als Pericardium bezeichnen¹. Zweifellos sind diese beiden Gebilde Cölomsäcke, wie bereits von TÖNNIGES in seiner früheren diesbezüglichen Mitteilung hervorgehoben wurde. Schon auf Grund ihrer soeben erwähnten Funktionen müssen wir die beiden Zellsäckchen als sekundäre Leibeshöhle bezeichnen.

Daß die Mesodermelemente, in denen das Cölom entsteht, durch solide Wucherung aus dem Ectoderm gebildet werden, ist durchaus kein Grund gegen diese Annahme (siehe die betreffenden Ausführungen von ZIEGLER, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage). ZIEGLER gibt als wichtigstes Merkmal der sekundären Leibeshöhle an, daß sie von einem Epithel begrenzt sei und durch offene Kanäle nach außen münde, und weiterhin, daß sie stets eine excretorische Funktion besitze. Beides trifft für die sog. Pericardialbläschen von *Paludina* zu. Sie sind von einem Epithel begrenzt, welches durch die Anlage von zwei Nieren eine excretorische Funktion erhält. Die nach außen führenden Kanäle sind die beiden Nierenausführungsgänge. Von einer Anlage des Herzens ist vorläufig nichts zu bemerken, sondern wir haben, wie gesagt, zwei Cölomsäckchen vor uns. Erst nach Verschmelzung der beiden Bläschen, und nachdem in ihnen nach Auflösung des Septums ein einheitlicher Hohlraum entstanden ist, macht sich auf der Dorsalseite des Cölomsackes eine Rinne bzw. Einfaltung der Wand bemerkbar, aus der das Herz hervorgeht. Den unter dieser Rinne liegenden Sack können wir vorläufig

¹ Wenn wir trotzdem diese Bezeichnung bislang beibehalten haben, so geschah es einesteils aus dem Grunde, die Übersichtlichkeit der Arbeit und ihren Zusammenhang mit dem ersten Teil nicht zu stören, andernteils den Vergleich mit andern Arbeiten, in denen die v. ERLANGERSCHEN Bezeichnungen Verwendung gefunden haben, zu erleichtern.

nicht als Pericardium ansehen, da erstens die in der Nähe des Herzschlauches liegenden Epithelien diesen umwachsen müssen, bevor man von einem Pericard sprechen kann, und zweitens sich aus dem Cölomsack die bleibende Niere und die Geschlechtszellen ab-schnüren müssen. Folgerichtig entstehen also nacheinander zuerst die Niere, dann das Herz, und schließlich durch Umhüllung desselben das Pericard.

Wie verhalten sich nun betreffs dieser Verhältnisse die übrigen Gastropoden und Lamellibranchiaten zu *Paludina*? Bislang nahm dieser Prosobranchier gegenüber den andern Formen eine Ausnahmestellung ein, indem bei ihr zuerst das Pericard und dann erst die Niere gebildet werden sollte, während bei allen andern, daraufhin untersuchten Formen zuerst die Niere zur Anlage kam. Nach meinen Ausführungen ist dieses auch für *Paludina* der Fall, so daß sie aus ihrer Ausnahmestellung heraustritt und sich den andern Formen anschließt. Bei *Planorbis* und *Limax* erscheint ebenfalls die Niere zuerst, gleichfalls bei den beiden Lamellibranchiaten *Dreissensia* und *Cyclas*, wenn auch bei letzterer Form ein außergewöhnlich frühes Auftreten der Genitalzellen festgestellt wurde (MEISENHEIMER), so entsteht auf alle Fälle die Niere vor der Herz-Pericardbildung.

Wir müssen noch kurz die Cölomanlage bezüglich ihrer Lage ins Auge fassen. Bei *Paludina* sind die Anlagen paarig und liegen unterhalb des Darmes. Ursprünglich solide Zellhäufchen, höhnen sie sich bald aus und ihr Lumen vergrößert sich so stark, daß die Bläschen die Tendenz zeigen, den Darm zu umwachsen. Ein Querschnitt durch dieses Stadium erinnert lebhaft an einen Querschnitt durch einen Anneliden, wenn man von dem Fehlen des Bauchmarkes und der Gefäße absieht. So spricht diese ganze Anlage sehr für die Auffassung als sekundäre Leibeshöhle.

Bei *Planorbis* ist die Anlage anfangs, wie wir gesehen haben, auch noch paarig, wird dann aber unpaar, indem sich der rechte Zellhaufen auflöst. Es ist also noch der Versuch gemacht, eine paarige Anlage zu bilden.

Bei dem von dem Urtypus der hier in Betracht gezogenen Gastropoden am weitesten abstehenden Pulmonaten *Limax* ist die Anlage asymmetrisch. Dennoch müssen wir sie gewiß auf paarige Cölomsäcke zurückführen. Bei *Limax* ist der das Cölom repräsentierende Zellhaufen ohne größeres Lumen, obwohl eine kleine Höhlung auch hier nachzuweisen ist (MEISENHEIMER, *Limax*, II, Fig. 93—96, Taf. XXXV). Jedoch ist dieser Mangel für die Auffassung als Rest der sekundären

Leibeshöhle von keiner größeren Bedeutung, da auch andre Organanlagen dieses Pulmonaten, wie z. B. die Niere, Lumina von nur geringer Größe aufweisen. Sämtliche diesbezügliche Organe haben durch ihre gedrängte Lagerung zwischen Schalendrüse, Eiweißsack und Lungenhöhle zu wenig Raum, als daß sich in ihnen größere Hohlräume bilden könnten. Höchstwahrscheinlich infolge dieses Raum mangels kann bei der Bildung der Niere aus der primitiven Cöloanlage keine Ausstülpung wie bei *Paludina* usw., sondern nur eine kompakte Wucherung der Zellen in der Richtung zwischen Schalendrüse und Eiweißsack stattfinden. Die Zellen dieser Wucherung, der künftigen Niere, haben von vornherein das Bestreben, sich epithelial anzuordnen und bilden dann auch sehr bald ein Bläschen, wenn auch mit sehr geringem Lumen. Nachdem auf diese Weise die Sonderung der Niere, welche sich im Prinzip nicht von der bei *Paludina* unterscheidet, stattgefunden hat, sind in dem cöloatischen Zellenrest oder Herz-Pericardanlage nach MEISENHEIMER noch diese beiden Organe und höchst wahrscheinlich auch noch die Geschlechtsorgane enthalten.

Cöloanlage	<i>Paludina</i> Paarig. Symmetrisch	<i>Planorbis</i> Angedeutete paarige, symmetrische Anlage	<i>Limax</i> Unpaar. Asymmetrisch	<i>Dreissensia</i> Unpaar. Symmetrisch	<i>Cyclas</i> Paarig. Symmetrisch
Zeitliche Sonderung der Organe.	1) Niere. 2) Herz und Pericard. 3) Genitalzellen.	1) Niere. 2) Herz und Pericard. 3) Genitalzellen?	1) Niere. 2) Herz und Pericard. 3) Genitalzellen?	1) Niere. 2) Herz und Pericard. 3) Genitalzellen.	1) Ausnahmsweise frühzeitige Sonderung der Genitalzellen. 2) Niere. 3) Herz und Pericard.

MEISENHEIMER (48) hat in seiner Arbeit über »Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken« ein Schema über die zeitliche Sonderung dieser Organe für einige Mollusken aufgestellt, welches durch PÖTZSCH in seiner Abhandlung »Über die Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*« noch um diese Form erweitert worden ist. Nach unsern Untersuchungen über *Paludina* hat sich dieses Schema einheitlicher gestaltet, so daß wir es oben angefügt haben.

2. Die Nieren- und Gonadenverhältnisse bei Gastropoden.

Über die Homologie der Nephridien schreibt SIMROTH in BRONNS Klassen und Ordnungen, III, *Mollusca*, 1902, folgendes: Die

Tatsache, daß die linke Niere bei den meisten Rhipidoglossen kleiner ist als die rechte, und dazu des Renopericardialganges entbehrte, brachte HALLER zu der Ansicht, das ein Nephridium der höheren Vorderkiemer entspräche der rechten Niere der Diotocardier. Er sucht durch Konstruktionen die Verschiebung des Nierenporus und die Verlagerung des ganzen Organs plausibel zu machen. Doch teilt man seine Anschauung nicht mehr. R. PERRIER hat gefolgert, die eine Niere der Monotocardier sei durch die Verschmelzung der beiden ursprünglichen Organe zustande gekommen; dabei entspräche das Epithel in den Säckchen und Nischen der Nephridialdrüse der linken Niere. Am meisten Anklang hat indes die dritte Theorie gefunden, die von v. ERLANGER ontogenetisch gestützt wird. Danach ist einfach die bleibende Niere die linke, die rechte ist verloren gegangen. Man muß eben zur Vergleichung der fertigen Verhältnisse mehr von *Pleurotomaria* ausgehen als von *Haliotis* etwa. Die rechte Niere soll zum Geschlechtsgang geworden sein. Es bleibt indes nicht ausgeschlossen, daß ein Rest der rechten Niere sich bei einer Anzahl von Arten in der Analdrüse erhalten hat. Freilich würde der Hinblick auf die Cephalopoden störend sein, denn man will doch den Tintenbeutel mit der Analdrüse homologisieren, bei doppelten Nieren!

Diese Theorie, daß die tätige Niere der Monotocardier also der linken der Diotocardier entspricht, hat durch die Untersuchungen J. M. DRUMMONDS und durch die meinigen neue Stützen gefunden, indem dieselben ergaben, daß bei *Paludina vivipara* eine völlige Drehung der Organe von links nach rechts um 180° im Laufe der Entwicklung stattfindet, und daß also die ausgewachsene, die secretorische Funktion ausführende linke Niere auf der rechten Seite des Embryos angelegt wird, aber während ihres Bildungsganges auf die definitive linke Seite hinüberwandert. Und weiterhin auch besonders, daß die rechte, ursprünglich linke, Niere gar nicht verloren gegangen ist, sondern in rudimentärer Form weiter besteht und ihre Aufgabe, die Geschlechtsprodukte zu leiten, nach wie vor erfüllt. Da sie von der eigentlichen Nierenfunktion entbunden ist, und diese lediglich der definitiven linken Niere zuerteilt wurde, und somit nur noch ihre Bestimmung als Geschlechtskanal auszuführen hat, durchläuft sie nicht den ganzen Bildungsgang wie die später funktionierende linke Niere, sondern bleibt auf einem frühen, ihrer jetzigen alleinigen Aufgabe am meisten zweckentsprechenden, röhrenförmigen Entwicklungsstadium stehen. Sie bewahrt also die als ursprünglichste Art

der Nephridien anzusehende Form, die als einfache Schläuche aufzufassen sind, die vom Pericard nach außen laufend, mehr oder weniger erweitert sind (Ausgangspunkt, Prohipidoglossum). Zur Erreichung dieses Stadiums führen solche Arten über, wo die rechte Niere auch außerdem noch Nierenfunktion vollzieht, wie z. B. bei *Haliotis* und andern, und wir finden stets, wie auch wieder die neuesten Arbeiten auf vergleichend-anatomischem Gebiete in dieser Hinsicht zeigen, daß die definitive rechte Niere sich durch die ganze Reihe der Prosobranchier hindurch als Genitalkanal erhalten hat. Auch LANG schreibt bereits in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, *Mollusca*, S. 374: »Seither haben die Befunde, speziell die embryologischen, zugunsten jener Auffassung entschieden, die in dem einzigen Nephridium der Monotocardier das linke der Diotocardier erblickt, . . . eine wohlbegründete Annahme, für die sich auch direkte Beweise ergeben, insofern bei *Paludina* tatsächlich die ursprüngliche (vor der Torsion) linke Niere zum Teil sich als Geschlechtsweg erhält;« und weiterhin: »daß die neueren Angaben sich darin einigen, daß bei allen Diotocardiern, ausgenommen die Neritaceen, die Geschlechtsprodukte durch die Niere, und zwar ausschließlich die rechte, entleert werden.«

Wir wollen jetzt zusammenfassend uns einen Überblick über diese Verhältnisse verschaffen. Nach v. ERLANGER werden die Genitalprodukte bei *Trochus*, *Turbo*, *Haliotis*, *Fissurella*, *Emarginula*, *Puncturella*, *Patella* und *Tectura* durch die rechte Niere entleert. »Die einzige Niere der Prosobranchier entspricht der definitiven linken (vor der Torsion rechten); die rechte ist vollständig verschwunden oder bildet Teile der Geschlechtsgänge.« Diese Ansicht vertritt auch PELSENEER. Die einzige Niere der *Pectinibranchia* und *Euthyneura* entspricht der linken der *Aspidobranchia*. Die Ansicht von HALLER, daß die Niere der höheren Gastropoden der rechten der binephridialen Formen, ebenso die von PERRIER, daß sie den verschmolzenen beiden Nieren von *Patella* homolog sei, werden zurückgewiesen. Nur bei den *Aspidobranchia* mit sekundär flacher, abgeplatteter Schale ist die linke Niere rudimentär und ohne Pericardialöffnung, bei den spiraligen (*Trochus*, *Scisurella*), die den Pectinibranchiern offenbar näher stehen, ist sie wohl ausgebildet und in Verbindung mit dem Pericard.

Von den Zeugobranchiern (Rhipidoglossen) wurden bei *Haliotis* von PERRIER, HALLER, TOTZAUER und FLEURE, bei *Parmophorus* von TOBLER, bei *Fissurella* und *Emarginula* von PELSENEER und PERRIER und bei *Pleurotomaria* von WOODWARD festgestellt, daß die Gonade in die rechte Niere mündet. *Haliotis* hat rechts und links vom

Pericard zwei Nieren mit getrennten Mündungen. Der Gonadengang mündet in die excretorische rechte Niere (»le véritable organe urinaire« PERRIERS), während die rudimentäre linke zu einem lymphatischen Organ geworden ist (FLEURE); sie steht durch einen Renopericardialgang mit dem Pericard in Verbindung. Der Ausführungskanal der rechten Niere dient zugleich als Leitungsweg für die in sie entleerten Geschlechtsprodukte. Die rechte Niere steht ebenso wie die linke durch einen Trichtergang mit dem Pericard in Verbindung; er mündet durch Vermittlung des Geschlechtsganges in die Niere (TOTZAUER). Die Gonade besitzt einen eignen Geschlechtsgang, der in etwas schräger Lage über die Nierenhöhle gegen den Ausführungskanal der rechten Niere zieht, zuerst mit dem Renopericardialgang der rechten Niere kommuniziert und mit diesem in den Ausführungskanal an dessen Ursprungsstelle aus dem Sammelbecken der Niere mündet. Außerdem besteht noch eine zweite Verbindung zwischen dem Geschlechtsgang und der rechten Niere; sie befindet sich vor der erwähnten Kommunikation des Geschlechtsganges mit dem rechten Renopericardialgang (TOTZAUER). Die Nierenöffnung der Monotocardier entspricht der linken der Diotocardier. Die rechte Nierenöffnung wird zur Genitalöffnung. Die rechte und linke Nierenöffnung der Diotocardier haben zueinander dieselbe Lage wie die Genital- und Excretionsöffnung der Monotocardier, nur die Lage dieser Öffnungen zum Rectum wechselt. Sie wandern auf die rechte Seite des Tieres. Damit und mit der Degeneration der linken Niere geht das Verschwinden der rechten Niere Hand in Hand (FLEURE).

Ähnlich beschreibt TOBLER diese Verhältnisse bei *Parmophorus intermedius*; der Nierentrichter der großen allein funktionsfähigen rechten Niere — die linke Niere ist ein kleines Säckchen mit Öffnung, ohne Verbindung mit dem Pericard — mündet im hinteren rechten Zipfel des Pericards. Der Renopericardialgang öffnet sich in den Geschlechtsgang; dieser steht noch an einer Stelle mit der Niere in offener Verbindung, und es finden sich die Geschlechtsprodukte auch in der Niere. Nahe der äußeren Öffnung nimmt der Nierenausführgang den Geschlechtsgang auf, beide sind zum größten Teil von Nierenepithel ausgekleidet. Der ganze Geschlechtsgang entsteht wohl durch Umbildung eines Teiles der Niere.

Die eben beschriebenen Beziehungen zwischen Pericard, rechter Niere und Gonade sind bei *Haliotis* die gleichen, wie sie von IHERING und PELSENER für die Fissurelliden und Trochiden nachge-

wiesen sind. Bei *Pleurotomaria* fand WOODWARD die rechte Niere ohne Verbindung mit dem Pericard; sie öffnet sich durch einen drüsigen Gang nach außen. In sie mündet dicht an der Stelle des Ausführanges die Gonade. Bei *Trochus* (Azygobranchier) besitzt nach PELSENEER ebenfalls die rechte Niere keinen Pericardialgang, die Geschlechtsdrüse mündet in sie durch eine permanente Öffnung auf der Spitze einer in die Nierenhöhle hineinragenden Papille, während bei *Emarginula* sich die Geschlechtsdrüse in den Pericardialgang der rechten Niere öffnet. Nach PELSENEER existieren bei allen Rhipidoglossen (mit Ausnahme der *Neritacea*) zwei getrennte Nieren, von denen die rechte allein das Excretionsorgan ist. Die Geschlechtsdrüse hat nach außen keine eigne Mündung, sondern geht in den rechten Renopericardialgang oder in die rechte Niere.

Ähnlich lauten die Untersuchungen PERRIERS über Trochiden. Die Mündung des Ureters weit nach vorn wurde von HALLER irrtümlich für diejenige der Geschlechtsorgane gehalten. Ebenso bestätigt ROBERT, daß durch die rechte Niere bei *Trochus* die Eier in die Mantelhöhle entleert werden.

Die Untersuchungen über Docoglossen wurden an *Patella*, *Lottia* und *Acmaea* angestellt. PERRIER findet bei den Patelliden zwei Nieren rechts vom Pericard, nur die rechte mit diesem in Verbindung; wo zwei vorkommen, ist die linke immer rudimentärer als die rechte. Hieraus zieht er den trügerischen Schluß, »daß die letztere gewiß derjenigen bei den einnieriigen Prosobranchiern entspricht«. Nach HALLER mündet bei *Lottia* in die rechte Niere von rechts vorn mit persistierender Öffnung die unmittelbar daran liegende Gonade. Der Nierensack ist durch den Renopericardialgang mit dem Pericard und durch eine sich in der rechten Nierenpapille in der Mantelhöhle öffnenden Kanal nach außen verbunden, der eine Art Ureter darstellt und zugleich die Geschlechtsprodukte nach außen befördert.

Bei *Acmaea fragilis* ist nach WILLCOX nur das linke, rechts liegende Nephridium erhalten geblieben. Die Nephridialpapille liegt rechts von der Enddarmpapille. Die Zwitterdrüse ragt mit einer Papille in das Nephridium hinein, die Geschlechtsprodukte gelangen durch das Nephridium und deren Papille nach außen. Was HALLER als Cölom beschreibt, ist teilweise die Niere. Nach HALLER sollen nämlich bei den Docoglossen die Geschlechtsprodukte durch Platzen der Gonadenwand in das Cölom, und von diesem durch die beständige Kommunikation in die rechte Niere gelangen. Die Verbindung zwischen Cölom und rechtem Nephridium wird insofern dann

aufgehoben, als ein Teil des Cöloms zum Anführwege der Gonade sich umformt und so die Geschlechtsdrüse vom übrigen Cölomraum sich völlig trennt.

Die Fissurelliden und Docoglossen sind nach THIELE jedenfalls von Formen herzuleiten, bei denen bereits ein starkes Übergewicht der rechten Niere vorhanden war, und daraus ist bei den ersteren eine fast völlige Rückbildung der linken Niere entstanden, während die rechte eine ungeheure Ausdehnung erhielt. Bei Docoglossen ist, wenigstens ursprünglich, die linke Niere noch weniger rudimentär, während die rechte gleichfalls sehr ausgedehnt ist. Während hier also die linke Niere zur Rückbildung hinneigt, tritt bei den monobranchen Rhipidoglossen, denen sich die höheren Gastropoden anschließen, der entgegengesetzte Fall ein: die linke Niere vergrößert sich und die rechte bildet sich zurück. Schon bei Trochiden rückt mit dem Rudimentärwerden der rechten Kieme der Enddarm nach rechts und gibt der linken Niere einen größeren Raum, als ihr bei *Haliotis* zustand, daher ist sie ganz bedeutend vergrößert, während die rechte eingeschränkt wird; nach PERRIER nimmt auch die Blutmenge, welche die rechte Niere durchströmt, bei Trochiden bedeutend ab. Sehr wichtig ist nun, daß bei *Trochus cinerarius* an der linken Niere bereits eine deutliche Nephridialdrüse entwickelt ist, die derjenigen von *Littorina* und *Natica* recht ähnlich ist, so daß kaum an der Homologie mit dieser gezweifelt werden kann. Dadurch fällt ohne weiteres jene Hypothese PERRIERS, daß die rechte Niere der Zygobranchier der Niere, die linke der »Nephridialdrüse« einiger Taenioglossen entspreche. Daß bei *Haliotis* und Trochiden durch Papillen, dagegen bei den höheren Formen durch ein ziemlich verschieden entwickeltes Netzwerk von Falten eine Vergrößerung der secernierenden Oberfläche bewirkt wird, kann nicht als Grund gegen die Homologie gelten, denn wir sehen ganz dasselbe beim Kropfe, in welchem bei Zygobranchiern papillenförmige, bei Neritiden z. B. faltenförmige Vorsprünge zu finden sind. Die zunehmende Annäherung an die übrigen Eingeweide soll nach THIELE das Hauptmoment sein, das die Weiterentwicklung der linken Niere bedingt hat. Entspricht nun die linke Niere der Trochiden der einzigen der höheren Gastropoden, so muß vor allem das Schicksal der rechten Niere erforscht werden.

THIELE untersuchte daraufhin die Neritiden, da er von der Ansicht ausging, daß diese vermutlich von trochidenähnlichen Rhipidoglossen abstammen und daher vielleicht am ehesten Aufschluß über

den Verbleib der rechten Niere geben könnten. Im ganzen hat sich diese Annahme als richtig herausgestellt, doch sind anderseits gerade bei Neritiden recht abweichende Verhältnisse aufgetreten, die bei andern Mollusken nicht wiederkehren. Es wurden daher von THIELE zu diesem Zwecke die Geschlechtsorgane von *Nerita*, *Navicella* und *Scutellina* untersucht. Er findet in Verbindung mit dem Eileiter einen Sack, dessen Lage und Beschaffenheit ihn bestimmt, denselben für ein Homologon der rechten Niere zu halten. Er fungiert als Receptaculum seminis, liegt an ganz derselben Stelle wie die rechte Niere der ältesten Gastropoden und zeigt wie diese zahlreiche größere und kleinere Fortsätze von unregelmäßiger Form, und ein stark pigmentiertes Epithel, so daß nur die geringe Größe und die veränderte Funktion die einzigen Unterschiede sind. Ein Homologon des Receptaculum seminis fehlt dagegen dem männlichen Geschlecht völlig. »Daher spricht alles dafür, daß die rechte Niere der Trochiden bei den höheren Gastropoden zu einem Anhang des weiblichen Geschlechtsapparates, dem Receptaculum seminis, wird, also nicht sich zu einem Teile der Ausführwege umbildet, wie gelegentlich angenommen worden ist, dem männlichen Geschlecht dagegen völlig verloren geht. Ich behaupte nicht, daß alle Receptacula seminis bei höheren Gastropoden der rechten Niere von Trochiden homolog sind, weil jene wahrscheinlich untereinander nicht immer homolog sind, doch bedarf diese Frage noch sehr der Klärung und des vergleichenden Studiums einer möglichst großen und zusammenhängenden Formenreihe.«

Diese mehr oder weniger nahen Beziehungen, welche überall zwischen rechter Niere und dem Genitalsystem bestehen, und die bis zur völligen Reduction der Niere führen und soweit gehen können, daß die rechte Niere, wie wir eben sahen, schließlich uns nur noch als Nebenorgan des weiblichen Genitalapparates entgegentreten, während sie dem männlichen Geschlecht sogar völlig fehlen soll, finden wir, wenn auch nicht in diesem Maße ausgesprochen, bei *Paludina vivipara*, wo die rechte Niere zwar auch völlig ihrer einstigen secretorischen Funktion verlustig geworden ist, jetzt noch in rudimentärer Form, aber in vollem Umfange einen Teil des Geschlechtsausführweges in beiden Geschlechtern darstellt. Daß hier die Keimdrüse direkt in den Anfangsteil der Niere durch die frühere Renopericardialöffnung mündet und so die Niere den allerersten Abschnitt des Geschlechtsausführsystems bildet, ist wohl namentlich der großen Enge dieser Region zuzuschreiben, wodurch das besonders Nahe-

beieinanderliegen von Gonade und rechter Niere bedingt ist. Immerhin dürfte auch *Paludina* nicht vereinzelt dastehen und die berechnete Forderung THIELES, eines eingehenden vergleichenden Studiums weiterer Formen in dieser Hinsicht, unterstützt durch gleichzeitige entwicklungsgeschichtliche Bearbeitung, macht sich sehr fühlbar.

Die Erklärung, welche J. M. DRUMMOND für die Verbindung von Gonade und rechter Niere bei *Paludina* gibt, und die im vorhergehenden schon genügend besprochen worden ist, kann ich nicht billigen, da eine »cöломische Verbindung« in der von HALLER bei *Docoglossen* beschriebenen Art nach neuesten Untersuchungen in Wirklichkeit nicht existiert hat und auch ich den Nachweis liefern konnte, daß dieser verdickte Streifen des Pericardialepithels, welcher ein Hinweis auf eine ursprüngliche cöломische Verbindung zwischen Gonade und Pericardialöffnung der rechten Niere bilden soll, gar nicht dem Pericard, sondern teils der Niere, teils der Gonade zugehört (ähnlich wie WILLCOX bei *Acmaea fragilis* den von HALLER beschriebenen Cöломteil als den eines Teiles der Niere anspricht). DRUMMOND denkt sich diese frühere Verbindung als eine Furche auf dem Boden des Cöloms, deren entlang bei den primitiven Formen die Genitalprodukte zur Renopericardialöffnung fließen. Durch Aneinanderlegen der Ränder soll sich die Furche zu einem Rohr geschlossen haben, welches an dem einen Ende in die Gonade, und an dem andern in das Pericard und die Niere unmittelbar durch die Renopericardialöffnung führte. Die Ontogenie wurde abgekürzt und diese Verbindung solid angelegt mit folgender Aushöhlung. Aus demselben Grunde soll das Offenbleiben der Renopericardialöffnung kein wesentliches Hindernis für solche Auffassung bilden, »die Öffnung dieser Pericardialfurche in die Niere muß ohne Zweifel wenigstens einen Teil der Renopericardialöffnung darstellen«.

Die hypothetische Stammform der Mollusken bezeichnet THIELE als Urmollusk, die wir nur in Beziehung auf die Nieren und Genitalorgane betrachten wollen. Die paarigen Urogenitalorgane lagen seitlich vom Darmtractus, zuvorderst die getrennt geschlechtlichen Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge in die Vorderenden der Nieren führten, dahinter die Pericardien, die gleichfalls mit den Vorderenden der Nieren in Zusammenhang standen; die letzteren waren Säcke mit gefalteter Wand und hinterer Mündung in der Nähe des Afters. Aus dieser Tierform gingen einerseits die Chitonen, andererseits die Urconchifere, die Ausgangsform aller übrigen Mollusken, das »Pro-oder Prähipidoglossum« anderer Zoologen in folgender Weise hervor:

die beiden Keimdrüsen verschmolzen in der Regel bei den Chitonen über dem Darm und erhielten besondere Ausführgänge. Diese führen direkt nach außen, und es fehlt überhaupt jeder Zusammenhang der Genitalorgane mit dem Pericardium und den Nieren. Die beiden Pericardien und Herzkammern sind stets miteinander vereinigt, die Nieren haben sich verlängert und eine nach vorn gerichtete Schleife gebildet, ihre Mündungen sind etwas nach vorn verlagert. Dagegen lagen die Urogenitalapparate bei der Urconchifere in den Seitenteilen des Körpers, lateral vom Darmtractus, die Keimdrüsen neben der Leber, ihre Ausführgänge führten in die Nieren. Jedes Pericardium stand gleichfalls durch einen Gang mit dem Vorderende der betreffenden Niere in Verbindung. Die Nieren waren sackförmig mit gefalteter Wandung und mit einer hinteren Mündung in der Nähe des Afters zwischen den Kiemen.

Die Ausgangsform der Gastropoden entspricht betreffs Ausmündung der Nieren diesem ursprünglichen Verhalten der Urconchifere, ist aber in folgenden Punkten verändert: Das Pericard ist unpaarig geworden, seine beiden Ausführgänge sind noch erhalten, doch geht der ursprünglich linksseitige, später rechte, der höheren Gastropoden verloren. Die beiden Nieren sind verschieden ausgebildet, offenbar infolge ihrer Lage, indem nur die nach der Drehung rechtsseitige imstande ist, Läppchen zwischen die Eingeweide auszusenden, während die linke eine Vergrößerung ihrer Oberfläche aus Mangel an Raum nur durch zottenförmige Einstülpungen zu erreichen vermag. Während diese Asymmetrie einerseits bei Fissurelliden zu der riesigen Erweiterung der rechten und zur Verkleinerung der linken Niere führt, wird anderseits bei den übrigen Gastropoden durch eine Verschiebung des Enddarms nach rechts die rechte ungünstig beeinflusst und bildet sich allmählich zurück, während die linke sich vergrößert und schließlich allein übrig bleibt.

Die ursprünglich rechte Keimdrüse hat sich völlig rückgebildet, während die einzig erhaltene in die ursprünglich linke Niere ausmündet. Demnach entspricht also die Keimdrüse der Gastropoden nur der linken Hälfte derjenigen der Chitonen. Diese eben geschilderten Stufen der Phylogenie sehen wir in großen Zügen in der Entwicklungsgeschichte bei *Paludina* uns entgegentreten.

Auch THIELE leitet den Molluskenstamm von den Würmern ab, das Bindeglied bilden die Solenogastren. Über ihre systematische Stellung sagt THIELE: »die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächste verwandte Gruppe von Würmern, welche

durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen, unter denen die Chitoniden besonders durch die Erhaltung der Lateralstränge ihnen am nächsten stehen.«

Bei den Mollusken verlieren die Gonaden mehr oder weniger vollständig den Zusammenhang mit den ursprünglichen Ausführungsgängen, doch werden diese nicht rückgebildet, sondern in Nieren umgewandelt. Demnach sind die Nieren der Mollusken nicht denen der Anneliden homolog, sondern durch Funktionswechsel und Umwandlung der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden, während bei Anneliden umgekehrt die ursprünglichen Excretionskanäle sekundär zu Ausführungsgängen der Keimstoffe werden können. Bei Gastropoden ist der Zusammenhang der einen erhaltenen Keimdrüse mit der nach der Drehung rechten Niere noch erhalten geblieben; diese kann sich einerseits gewaltig vergrößern (bei Fissurelliden) und daher sowie durch ihre Beziehung zur Keimdrüse einer Leibeshöhle ähnlich sein, anderseits (bei den höheren Prosobranchiern) sich bis zum schließlichen Verschwinden rückbilden und durch den Ausführungsgang der Gonade mit seinen Drüsenbildungen ersetzt werden. Somit wird also dieser rechte Ausführweg erst sekundär wieder in den Dienst des Geschlechtsorgans gestellt.

Über die anfängliche Form der Nierenöffnung schreibt SIMROTH in BRONNS Klassen und Ordnungen: »Während die höheren Prosobranchier eine einfache Spalte als Porus haben, finden wir bei Diotocardiern eine muskulöse, d. h. vermutlich erigierbare und verlängerbare Papille, bei *Valvata* und *Paludina* aber einen bis weit nach vorn reichenden Harnleiter. Diese Ausnahmen und Abänderungen bleiben rätselhaft, solange wir nicht eine ganz neue Annahme machen über die Herleitung unserer Tiere: sie verschiebt den Ursprung der Gastropoden nicht nur in die Gezeitenzone, sondern aufs Land. Jene Nierenpapillen und Harnleiter werden damit Organe, um den Harn nicht aus der Kiemenhöhle, sondern aus der Lungenhöhle hinaus zu befördern. Sie können verschwinden, wenn das Wasser die Ausspülung übernimmt.«

Was die asymmetrische topographisch rechts, morphologisch links liegende Geschlechtsdrüse der Gastropoden anbetrifft, so handelt es sich nach PELSENER und HALLER nicht um eine Asymmetrie, sondern um eine Verschmelzung der beiden Abschnitte. Wenn auch ontogenetisch die paare Anlage der Drüse nicht festgestellt ist, so kann es sich doch um eine sehr alte Verschmelzung handeln.

SIMROTH und THIELE dagegen finden für die Gastropoden sehr wahrscheinlich, daß die einzige Gonade durch Reduktion der einen entstanden ist. Beide erblicken in dieser Asymmetrie die Veranlassung zur Ausbildung der Spiralschale. Wenn diese Anlage nicht, so schreibt SIMROTH, so viel wir wissen, erst spät postembryonal erfolgte, könnte man geradezu ihre Einseitigkeit als das Ursächliche auffassen und behaupten: die Ausstülpung der Genitalien nimmt der betreffenden Körperseite so viel Material weg, daß sie in ihrem Wachstum gegen die andre zurückbleibt, woher dann die Ungleichheit der Mantelhälften und die daraus folgende Aufrollung. Hiernach wären die Schnecken Weichtiere, welche durch einseitige Verkümmern der Genitalien asymmetrisch geworden sind und sich aufgerollt haben. Ein alter Gedanke, aber mit neuer Begründung, die der embryologischen Bestätigung sehr bedürftig erscheint. Ebenso will THIELE allein durch die Asymmetrie der Keimdrüse, d. h. durch Rückbildung der rechten, die Entstehung der Spiralschale erklären. Die ältesten Gastropoden, welche am nächsten jener Stammform aller Mollusken mit Ausnahme der Chitonen, der Urconchifere stehen, haben ihre rechte Keimdrüse verloren, während sich die Schale auftürmte, und die hierdurch veranlaßte Asymmetrie führte zunächst zur Ausbildung der Spiralschale und dann durch deren Übergewicht nach der linken Seite zu ihrer Umdrehung gegen den Fuß, weiterhin zur Rückbildung der nunmehr rechten Kieme und der rechten Niere, sowie zu weiterer Asymmetrie der Leber, der Muskulatur usw.

J. M. DRUMMOND wendet sich gegen diese Annahme, nach ihren Ausführungen liefert die Entwicklung von *Paludina* keinen Beweis zugunsten dieser Theorie, da Gonade und Windung erst gebildet werden, wenn die Torsion bereits große Fortschritte gemacht hat.

Da ich die Anlage der Gonade bei *Paludina* als eine ganz bedeutend frühe beschrieben habe, zu einer Zeit, wo sich die beginnende Hervorbuchtung des Eingeweidesackes durch die zuerst hervortretende Asymmetrie der Leber bemerkbar macht, so kann ich in der Ontogenie dieses Prosobranchiers keinen Grund finden, die SIMROTH und THIELEsche Theorie ganz zurückzuweisen. Übrigens können auch die in der individuellen Entwicklung sich abspielenden Vorgänge im einzelnen gar nicht dieselben sein, wie sie für die Phylogenie angenommen werden, weil in beiden Fällen der Ausgangspunkt ein ganz anderer ist, dort die Larve bzw. der Embryo, hier die Stammform mit einem wohlentwickelten Kriechfuß. Ferner auch ist weder die Entwicklungsgeschichte der in Betracht kommenden ursprünglichen Gastropoden-

formen, noch die erste Entstehung der Asymmetrie der Gastropodenlarve in keiner Weise genügend geklärt.

Betreffs der Entwicklung der Geschlechtsorgane habe ich nur wenig zu sagen. Die Arbeiten, welche außer den neueren bereits näher besprochenen hierüber vorliegen, beziehen sich meist auf Pulmonaten. Es sind die alten Arbeiten von PAASCH, EISIG, GANIN, RABL, v. IHERING, FOL, JOYEUX-LAFFUIE, ROUZAUD, BROCK, PLATNER, SEMPER, SIMROTH und KLOTZ. Eine übersichtliche Zusammenstellung all dieser Angaben wurde von SCHIEMENZ und v. ERLANGER gegeben, auf welche ich verweise. Interessant ist, daß schon EISIG, ROUZAUD, BROCK und KLOTZ den Ort und die Art der Anlage der Eiweißdrüse richtig erkannt haben; BROCK z. B. schreibt: »an der Verbindung des Ausführungsganges des Keimorgans mit dem Leitungsweg liegt eine angeschwollene Spitze des Leitungsweges, welche sich später in die Eiweißdrüse umwandelt«, oder KLOTZ: »am proximalen Ende des Ausführungsganges zeigt sich ein Gang mit seitlichen Ausstülpungen: die Anlage der Eiweißdrüse, sie ist für *Limnaeus* das zuletzt erscheinende Glied des Genitalapparates. Die Vermehrung der Follikel und die Vergrößerung der Epithelzellen derselben bedingt eine Vergrößerung der Eiweißdrüse. Auch im fertigen Zustand ist ein Hauptkanal mit Seitenästen zu sehen, woran sich die Drüsenfollikel befinden. Die Follikel besitzen große Epithelzellen mit großen Kernen. Dazwischen befindet sich kleinzelliges Bindegewebe in wenigen Schichten, welches die Follikel zusammenhält und das ganze Organ ebenfalls umgibt. Diesem Bindegewebe ist reichliches Pigment beige-sellt.« Es stimmt diese Darstellung mit den Verhältnissen bei *Paludina*. Erwähnen möchte ich auch die Arbeit MEISENHEIMERS über *Dreissensia polymorpha*, welche eine fundamentale Übereinstimmung von Lamellibranchiaten und Prosobranchiern in der direkten Ableitung der Genitaldrüse aus der Pericardialwand in Form eines sich loslösenden Zellenhaufens aufweist.

Marburg, im September 1905.

Literaturverzeichnis.

1. A. AMAUDRUT, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. zool. (8) VII. 1898.
2. M. BAUDELLOT, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. zool. 4 Sér. Vol. XIX. 1863.
3. F. BLOCHMANN, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
4. L. BOUTAN, La Cause principale de l'Asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. exp. Sér. 3. Vol. VII.
5. E. L. BOUVIER, Système nerveux, Morphologie et Classification des Gastéropodes Prosobranches. Ann. des Sc. nat. Zool. (7) III. 1887.
6. O. BÜTSCHLI, Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Morphol. Jahrb. Bd. XII.
7. ———, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
8. J. BROCK, Entwicklung der Geschlechtsapparate der stylommatophoren Pulmonaten usw. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
9. BRONNS Klassen und Ordnungen. Malacozoa. Bd. II. 1862—1866.
10. ———, Bd. III. Mollusken. 1902.
11. M. v. BRUNN, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
12. CAVALIÉ et BEYLOT, Nature de la glande album. de l'Escargot (*Helix*). Compt. Rend. Soc. Biolog. Paris. Tome LIV. 1902.
13. E. G. CONKLIN, The Cleavage of the Ovum in *Crepidula fornicata*. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
14. L. CUÉNOT, Remplacement des amibocytes et organe phagocytaire chez la *Paludina vivipara*. Compt. Rend. de l'Acad. d. Sc. XXIII. 1896.
15. ———, Sur la glande de l'oreillette (*Paludina vivipara*) etc. Ibid. CX. 1890.
16. W. H. DALL, Recent advances in our knowledge of the Limpets (*Patella*). Bull. Phil. Soc. Washington. Vol. VII.
17. J. M. DRUMMOND, Development of *Paludina vivipara*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.
18. H. EISIG, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
19. R. v. ERLANGER, On the paired Nephridia of Prosobranchs, the Homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs and the Relations of the Nephridia to the Gonad and Genital Duct. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIII. 1892.
20. ———, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. I. u. II. Teil. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 3. Heft. 1891.
21. ———, Zur Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Ibid. Bd. XXII, 1. 1894.
22. P. FISCHER et E. L. BOUVIER, Sur l'organisation des Gastéropodes prosobr. sénèstres. Compt. Rend. d. Acad. d. Sc. Tome CX. 1890.
23. H. J. FLEURE, Notes on the Relations of the kidney in *Haliotis*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.

24. H. FOL, Études sur le développement des Ptéropodes. Archives de Zool. exp. Vol. IV. 1875.
25. — Études sur le développement des Hétéropodes. Ibid. Vol. V. 1876.
26. — Développement des Gastéropodes pulmonés. Ibid. Vol. VIII. 1879—1880.
27. M. GANIN, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Referat im Jahresbericht über Anat. u. Physiol. Bd. II. 1872.
28. C. GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig 1855.
29. K. GROBBEN, Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. XII.
30. J. GUIART, Gastéropodes Opisthobranches. Mém. de la Soc. Zool. de France. XIV.
31. B. HALLER, Betrachtungen über die Ontogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. Zool. Anz. XXIII. 1900.
32. — Studien über Docoglosse usw. Leipzig 1894.
33. — Die Morphologie der Prosobranchier (VETTOR-PISANI). III u. IV. Morph. Jahrb. Bd. XVIII u. XIX. 1892.
34. — Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchiaten. Ibid. Bd. XII. 1886.
35. — Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralbl. XXI. 1901.
36. H. v. IHERING, Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877.
37. J. JOYEUX-LAFFUIE, Organisation et développement de l'Oncidie (Oncidium celtic.). Arch. Zool. expér. Tome X. 1882.
38. J. KLOTZ, Beitrag zur Entwicklung und Anatomie des Geschlechtsapparates bei *Lymnaeus*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXIII. 1888.
39. J. KOLLMANN, Über Verbindung zwischen Coelom und Nephridien. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum. 1882.
40. KOFOID, On the early development of *Limax*. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXVII.
41. KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Heft III. 1893.
42. L. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale.
43. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Mollusca. 1900.
44. E. RAY-LANKESTER, On the development of the Pond Snail. Quart. Journ. Micr. Sc. 1874.
45. — On the invaginate Planula or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Ibid. N. S. XV. 1875.
46. — On the coincidence of the Blastopore and Anus in *Paludina vivipara*. Ibid. Vol. XVI. 1876.
47. FR. LEYDIG, Über *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. II. 1850.
48. J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

49. J. MEISENHEIMER, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1899.
50. — Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha*. Ibid. Bd. LXIX. 1900.
51. — Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei *Cyclas* im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Ibid. Bd. LXIX. 1901.
52. MEVES, Haarförmige (eupyrene) und wurmförmige (oligopyrene) Spermien von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI.
53. PAASCH, Über das Geschlechtssystem und die harnleitenden Organe einiger Zwitterschnecken. Arch. f. Naturgesch. 1843. I.
54. P. PELSENER, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Archives de biologie. XI. 1891.
55. — Les reines, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anzeiger. Bd. XIX. 1896.
56. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. Cour. Acad. Sc. Belg. Tome LVII. 1899.
57. — Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. Cour. et Mém. des Savants étr. de l'Acad. R. de Belg. Tome LIII.
58. R. PERRIER, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sc. nat. Zool. VII Sér. Tome VIII. 1889.
59. PLATNER, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.
60. L. PLATE, Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anzeiger. 1888.
61. PLAYFAIR MAC MURRICH, A contribution to the embryology of the prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. III. 1886.
62. O. POETZSCH, Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis cornuus*. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anatomie. Bd. XX. Heft 3. 1904.
63. C. RABL, Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. IX. 1875.
64. — Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.
65. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitzber. d. k. Akad. der Wiss. Wien. 86. Jahrg. 1883.
66. — Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.
67. ROBERT, Sur la Ponte des Troques. Compt. Rend. Acad. Sc. Vol. LXXXII. 1901.
68. H. ROUZAUD, Recherches sur le développement des organes génitaux des quelques gastéropodes hermaphrodites. Thèse prés. à la faculté sc. Paris etc. Montpellier 1885.
69. W. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
70. — Études sur le développement du Vermet. Archives de biologie. Vol. VI. 1885.
71. P. SARASIN, Die Entwicklungsgeschichte der *Bythinia tentaculata*. Inaug.-Dissertation. Wiesbaden 1882.
72. SCHAPIRO, Hermaphroditismus (sekundär). Zool. Jahresb. 1902. Moll. LII.
73. v. SIEBOLD, Fortpflanzungsorgane von *Paludina vivipara*. MÜLLERS Archiv. 1836.

74. C. SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857.
75. C. SEMPER, Über BROCK'S Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems. Arb. Zoolog. Institut. Würzburg. Bd. VIII. 1887.
76. P. SCHIEMENZ, Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von EISIG, ROUZAUD, JOURDAIN, BROCK, KLOTZ usw. über die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1888.
77. F. SCHMIDT, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylomatophoren. Zool. Jahrb. Bd. VII. Abt. f. Anat. u. Ontog. 1894.
78. H. SIMROTH, Über Genitalentwicklung der Pulmonaten usw. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
79. J. W. SPENGLER, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
80. JOH. THIELE, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXV. 1891.
81. — Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
82. — Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. f. Naturgeschichte. Beiheft. 1901.
83. — Über die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.
84. — Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
85. — Zur Cölomfrage. Zoolog. Anz. Bd. XXV. 1901.
86. TOBLER, Zur Anatomie von *Parmophorus intermedius* Reeve. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVI. 1901.
87. C. TÖNNIGES, Über die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXI, 4. 1896.
88. — Zur Organbildung von *Paludina vivipara*, mit besonderer Berücksichtigung des Pericards, des Herzens und der Niere. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförderung der gesamten Naturw. Marburg. Nr. 1. 1898. (Referat, Zool. Centralbl. VI.)
89. TOTZAUER, Nieren- und Gonadenverhältnisse bei *Haliotis*. Zool. Anzeiger. Bd. XXV. 1902.
90. H. WEGMANN, Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. zool. exp. 1. sér. Tome II. 1884.
91. — Notes sur l'Organisation de la *Patella vulgata*. Recueil. zool. Suisse. Vol. IV. 1887.
92. WILLCOX, Some disputed Points in the Anatomy of the Limpets. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.
93. WOODWARD, The Anatomy of *Pleurotomaria beyrichii*. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIV. 1901.
94. G. WOLFF, Einiges über die Niere einheimischer Prosobranchiaten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.
95. WL. WOLFSON, Die embryonale Entwicklung des *Lymnaeus stagnalis*. Bullet. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. 26. Jahrg. 1880.
96. H. ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
97. — Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandlungen d. deutsch. zool. Gesellschaft. 8. Jahresvers. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein durchgehende Bezeichnungen:

<i>an</i> , After;	<i>od</i> , Oviduct;
<i>ao</i> , Aorta;	<i>oe</i> , Oesophagus;
<i>cg</i> , Cerebralganglion;	<i>op</i> , Operculum;
<i>d</i> , Darm;	<i>ov</i> , Ovar;
<i>de</i> , Deckel;	<i>p</i> , Pericard;
<i>dors</i> , dorsal;	<i>p'</i> , linker rudimentärer Abschnitt;
<i>e</i> , Enddarm;	<i>px</i> , rudimentärer Pericardzipfel;
<i>ew</i> , Eioviductdrüse;	<i>pe</i> , Ausmündung der Niere in den Herzbeutel;
<i>f</i> , Fühler;	<i>pe'</i> , Nephrostom der rudimentären linken Niere;
<i>fu</i> , Fuß;	<i>ped</i> , Pedalganglion;
<i>g</i> , Geschlechtsdrüse;	<i>q</i> , Nuchalzellen;
<i>gg</i> , Geschlechtsgang;	<i>rd</i> , Radulasack;
<i>gf</i> , Blutgefäß;	<i>rs</i> , Receptaculum seminis;
<i>gk</i> , kolbiges Ende der Gonade;	<i>sch</i> , Schale;
<i>h</i> , Herz;	<i>schd</i> , Schalendrüse;
<i>k</i> , Kieme;	<i>schf</i> , Schalenfalz;
<i>ka</i> , Herzkammer;	<i>schp</i> , Spindelseite der Schale;
<i>kar</i> , Kiemenarterie;	<i>sept</i> , Septum
<i>kv</i> , Kiemenvene;	<i>sp</i> , SPENGLSches Organ;
<i>kw</i> , Körperwand;	<i>supc</i> , Supraösophageal-Connectiv;
<i>l</i> , Leber;	<i>subc</i> , Subösophageal-Connectiv;
<i>m</i> , Mund;	<i>T</i> , Hoden;
<i>ma</i> , Magen;	<i>Tpr</i> , Tunica propria;
<i>mf</i> , Mantelwulst;	<i>u</i> , Uterus;
<i>mh</i> , Mantelhöhle;	<i>ur</i> , Ureter;
<i>lmh</i> , linkes Mantelhöhlenhorn;	<i>v</i> , Velum;
<i>rmh</i> , rechtes Mantelhöhlenhorn;	<i>vd</i> , Vas deferens;
<i>mes</i> , Mesoderm;	<i>vent</i> , ventral;
<i>n</i> , Niere;	<i>vo</i> , Vorhof;
<i>n'</i> , rudimentäre linke Niere;	<i>x</i> , ectodermale Wucherungszone (Taf. XXII).
<i>na</i> , Nierenausführgang;	
<i>na'</i> , Ausführgang der rudimentären linken Niere;	
<i>nv</i> , Nerv;	

Sämtliche Figuren nach Schnittpräparaten sind mit dem Zeichenprisma entworfen. Die Vergrößerung ist hinter jeder Figur in ZEISSschen Linsensystemen angegeben.

Tafel XXII.

Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch einen jungen Embryo, bei welchem die Zellauswanderung ihren Höhepunkt erreicht hat. Die Anlage der Schalendrüse macht sich als Verdickung der dorsalen Ectodermwand bemerkbar. Vergr. homog. Immers. 2,0 mm, 140 Apert. und Comp.-Oc. IV.

Fig. 2. Dasselbe Stadium mit neugebildeter Afteröffnung. Dieselbe Vergr.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt, dieselbe Serie. Dieselbe Vergr.

Fig. 4. Ventraler Abschnitt eines gleichalterigen Embryos; sagittaler Längsschnitt. Homog. Immers. 2,0 \times 130 und Comp.-Oc. VI.

Fig. 5. Dieselbe Partie eines gleichen Stadiums im Sagittalschnitt, etwas flach getroffen. Dieselbe Vergr.

Fig. 6. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos, welcher etwas älter als derjenige auf Textfig. 4 ist. Die Schalendrüse ist getroffen. Zu beiden Seiten des Enddarms, an der Ventralfläche des Embryos, treten an einer beschränkten Stelle des Ectoderms (*x*) Zellen in die primäre Leibeshöhle, welche das rechte Pericardialbläschen liefern. Auf einem ein wenig älteren Stadium tritt der gleiche Prozeß auf der linken Seite des Embryos ein. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Fig. 7. Frontaler Längsschnitt der linken Wand eines wenig älteren Embryos. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. VIII.

Fig. 8. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 9. Querschnitt durch das Hinterende eines der Textfig. 5 entsprechenden Stadiums. E. I.

Fig. 10. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. E. I.

Fig. 11. Querschnitt durch das Hinterende eines ungefähr der Textfig. 6 entsprechenden Embryos. Die Schale beginnt sich zu bilden, während die Schalendrüse eine vollständige Rückbildung erfahren hat. Die beiden Pericardialbläschen sind scharf umgrenzt. E. I.

Fig. 12. Querschnitt durch das Hinterende eines wenig älteren Embryos. Die beiden Pericardialsäckchen, von denen der rechte der bedeutend größere ist, sind zusammengedrückt und bilden durch Aneinanderlegen zweier Wände das Septum. Die rechte Niere und ihr späterer Ausführgang sind in der Anlage begriffen. E. I.

Fig. 13. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos im gleichen Alter bei stärkerer Vergrößerung. Die Zweischichtigkeit des Septums ist erkennbar. Beide Nierenanlagen sind als Verdickungen der ventralen Pericardialwand deutlich sichtbar. Die Anlage der definitiven rechten Niere übertrifft die der rudimentären linken Niere. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Tafel XXIII.

Fig. 14. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Das Septum löst sich durch Dünnerwerden und Einreißen seiner Wand von vorn nach hinten auf, wodurch die Ausbildung eines einheitlichen Pericardiums angebahnt wird. Die rudimentäre linke Niere und ihr späterer Ausführgang wird sichtbar, derjenige der rechten Niere, das rechte Mantelhöhlenhorn, hat sich vertieft. E. I.

Fig. 15. Querschnitt durch das Hinterende eines wenig älteren Embryos. Das Septum ist noch stärker in Rückbildung begriffen. E. I.

Fig. 16. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Embryos. Die Auflösung des Septums ist fast vollendet. Die beiden Nierenanlagen stehen in solider Verbindung mit den zugehörigen Mantelhöhlenhörnern. Die Leber tritt deutlich hervor. E. I.

Fig. 17. Querschnitt durch das Hinterende eines der Textfig. 7 entsprechenden Stadiums. Die rechte Niere bildet eine Aussackung der Pericardialwand, die Herz- und Gonadenanlage treten uns als Verdickungen derselben entgegen. Diese Serie wurde zum Aufbau des Modells Fig. 64–67 verwandt. D. II.

Fig. 18. Querschnitt durch die Niere eines etwas älteren Embryos als der Textfig. 8. Die Herzeinstülpung beginnt einzutreten. E. I.

Fig. 19. Ein anderer Schnitt dieser Serie. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 20. Querschnitt durch die Niere eines der Textfig. 9 entsprechenden Embryos; der Durchbruch der Niere in das zugehörige Mantelhöhlenhorn findet statt. D. II.

Fig. 21. Die Niere eines gleichalterigen Embryos im Sagittalschnitt. D. D. III.

Fig. 22. Querschnitt durch die Niere eines älteren Embryos, das Alter liegt zwischen dem der Textfig. 9 und 17. D. II.

Fig. 23. Sagittalschnitt der Niere eines gleichalterigen Embryos. D. III.

Fig. 24. Querschnitt durch die Niere eines etwas älteren Embryos. Das rechte Mantelhöhlenhorn hat sich mehr spezialisiert und ist zum Ureter geworden. Die Niere weist das Auftreten der ersten Falte auf; sie hat ihre definitive Lage auf der linken Seite des Körpers erreicht. D. II.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch einen dieser Altersstufe entsprechenden Embryo. Der Schnitt geht durch das Nephrostom der Niere. Die Lage des Herzens mit Vorhof und Kammer ist erkennbar. (Das Herz wurde, da es sich auf einigen der nachfolgenden Schnitte befand, hineinkombiniert.) C. IV.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch die Niere dieses Stadiums, der Schnitt trifft die in Fig. 24 beschriebene erste Nierenfalte quer. D. III.

Fig. 27. Querschnitt durch die Niere eines ungefähr der Textfig. 17 entsprechenden Embryos. C. III.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch die Niere eines wenig jüngeren Embryos. D. II.

Fig. 29. Querschnitt durch die Niere eines Embryos der Textfig. 17. D. II.

Tafel XXIV.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch das Nephrostom der Niere eines etwas älteren Embryos als der der Fig. 29. C. III.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch die Nierenbasis, dieselbe Serie. C. III.

Fig. 32. Querschnitt durch die Niere eines jungen bereits freilebenden Tieres, welches künstlich geboren und im Aquarium aufgezogen wurde. Der Renopericardialgang tritt auf dem nächsten Schnitt mit der Urinkammer in Verbindung. D. II.

Fig. 33. Der Teil eines Schnittes derselben Serie, welcher die Mündung der Urinkammer in den Ureter zeigt. D. II.

Fig. 34. Frontalschnitt durch einen Embryo der Textfig. 9. D. I.

Fig. 35. Querschnitt eines nur wenig älteren Embryos.

Fig. 36. Querschnitt durch einen älteren Embryo. (Dieser Serie entstammt Fig. 22.) C. II.

Fig. 37. Querschnitt durch einen wiederum älteren Embryo, der aber noch nicht ganz das Alter der Textfig. 17 erreicht hat. Die Fig. 24 auf Taf. XXIII ist dieser Serie entnommen. A. Comp.-Oc. VI.

Fig. 38. Längsschnitt durch die kolbige Auftreibung des distalen Gonadenendes eines Embryos, welcher ungerähr der Textfig. 17 entspricht. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Comp.-Oc. IV.

Fig. 39 u. 40. Serienschritte eines geschlechtsreifen Tieres, welche das kurze, englumige Verbindungsstück (*n'*) zwischen Ovar und Oviduct zeigen; dieses ist ohne Wimpern und enthält wie Oviduct und Eiweißdrüse Spermatozoen. Vergrößerung 37.

Tafel XXV.

Fig. 41. Sagittalschnitt durch einen Embryo, welcher im Alter dem der Textfig. 8 entspricht. Das Pericardium (*P*) ist durch Rückbildung des Septums zu einem einheitlichen Hohlraum geworden; an seiner Dorsalseite hat sich durch rinnenförmige Einfaltung (*h*) die Herzanlage weiter ausgebildet. Vergr. Obj. C und Comp.-Oc. IV.

Fig. 42. Dasselbe Altersstadium bei stärkerer Vergrößerung. Die Herzrinne (*h*) läßt noch deutlich die Verdickung erkennen, als die sie sich bei ihrer Entstehung zuerst anlegte. Vergr. Obj. E und Comp.-Oc. IV.

Fig. 43—49. Serienzeichnungen über Herzentwicklung. Der Herzschlauch ist stets im Längsschnitt getroffen. Der Embryo entspricht im Alter dem der Textfig. 9.

Fig. 43. Sagittalschnitt. Der Enddarm (*e*) ist nur wenig getroffen. Auf dem Pericard (*P*) liegt als rinnenförmige Einstülpung der in seiner ganzen Länge getroffene Herzschlauch (*h*). Derselbe zeigt in der Mitte eine kleine Einschnürring, welche sich auf den folgenden Schnitten mehr und mehr verstärkt und ihn in Vorhof und Kammer sondert. An beiden Seiten steht der Herzschlauch mit der primären Leibeshöhle in offener Verbindung. Vergr. Obj. E und Oc. II.

Fig. 44—47. Die nächstfolgenden Schnitte der Serie mit denselben Bezeichnungen.

Fig. 48. Längsschnitt durch das Herz, stärker vergrößert. Unterschied zwischen der dünneren Epithelwand des Vorhofes (*vo*) und der stärkeren der Kammer (*ka*) deutlich erkennbar. Beide werden von vereinzelt Mesenchymzellen durchzogen. Vergr. homog. Immers. 2,0 mm, 1,30 Apert. und Comp.-Oc. IV.

Fig. 49. Sagittalschnitt durch das Herz und Pericard eines Embryos im Alter der Fig. 25, Taf. XXIII. Die Wandung der Kammer (*ka*) hat ein festes epitheliales Gefüge angenommen; im Gegensatz dazu ist die Wand des Vorhofes (*vo*) noch dünner geworden als im vorhergehenden Stadium. Das Lumen des Vorhofes geht direkt in das der Kiemenvene (*kv*) über. Fibrilläre Muskelfasern bilden sich innerhalb der Kammer. Vergr. Obj. E, Oc. II.

Tafel XXVI.

Fig. 50. Querschnitt durch die Gonadenanlage eines Embryos der Textfig. 7. Dieser Serie entstammt auch die Fig. 17, Taf. XXIII, sowie das Modell Fig. 64 bis 67. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. II.

Fig. 51. Querschnitt durch die Gonadenanlage und die rudimentäre linke Niere eines gleichalterigen Embryos. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 52. Die Gonadenanlage und die rudimentäre linke Niere eines gleichen Embryos im Sagittalschnitt. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 53. Ein weiterer Schnitt dieser Serie. Beide Schnitte zeigen sehr gut die Ausdehnung des linken Hornes der Mantelhöhle. Dasselbe Objektiv und Oc. II.

Fig. 54. Sagittalschnitt durch die weiter vorgeschrittene Gonade. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 55. Ein anderer Schnitt dieser Serie, zugleich durch die linke Niere; beide Anlagen gehen fast ohne Grenze ineinander über. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 56. Querschnitt durch die Gonade eines wenig älteren Embryos. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 57. Desgleichen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 58. Querschnitt durch Gonade und linke Niere eines älteren Embryos, dessen Altersstufe zwischen den Textfig. 8 und 9 liegt. Die Gonade liegt hier nur in ihrem proximalen Anfangsteil vor. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 59. Die Gonade eines sagittalgeschnittenen jungen Embryos des Stadiums der Textfig. 9. Das Bild wurde aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert; der eine Schnitt enthielt den größten Teil der Gonade, der andre die Gonadenwurzel, d. h. den am Pericard beginnenden Abschnitt der Gonade. Homog. Immers. 2,0, Apert. 1,30, Oc. I.

Fig. 60. Frontalschnitt durch die Gonadenwurzel eines Embryos der Textfig. 9, derselben Serie, welcher Fig. 34, Taf. XXIV entstammt. Man sieht das innige Nahebeieinanderliegen der Gonade und rudimentären linken Niere. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 61. Die rudimentäre linke Niere eines Querschnittes eines Embryos, welcher zwischen dem Stadium der Textfig. 9 und 17 liegt; er befindet sich fast auf der gleichen Altersstufe wie der Embryo der Fig. 36 auf Taf. XXIV, ist noch etwas jünger als dieser. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 62. Ein weiterer Schnitt dieser Serie, welcher um fünf Schnitte weiter nach dem Vorderende des Embryos zu liegt.

Fig. 63. Der nächstfolgende Schnitt der Serie. Der Schnitt geht durch die am weitesten nach vorn liegende Decke des linken rudimentären Pericardabschnittes. Die Gonade liegt nur zum Teil auf beiden Figuren, ihr distaler Endteil ist nicht getroffen, da er sich aus der Ebene des Schnittes herauswindet und bis in die Spitze des Eingeweidetasches hinaufreicht. Dieselbe Vergrößerung.

Tafel XXVII.

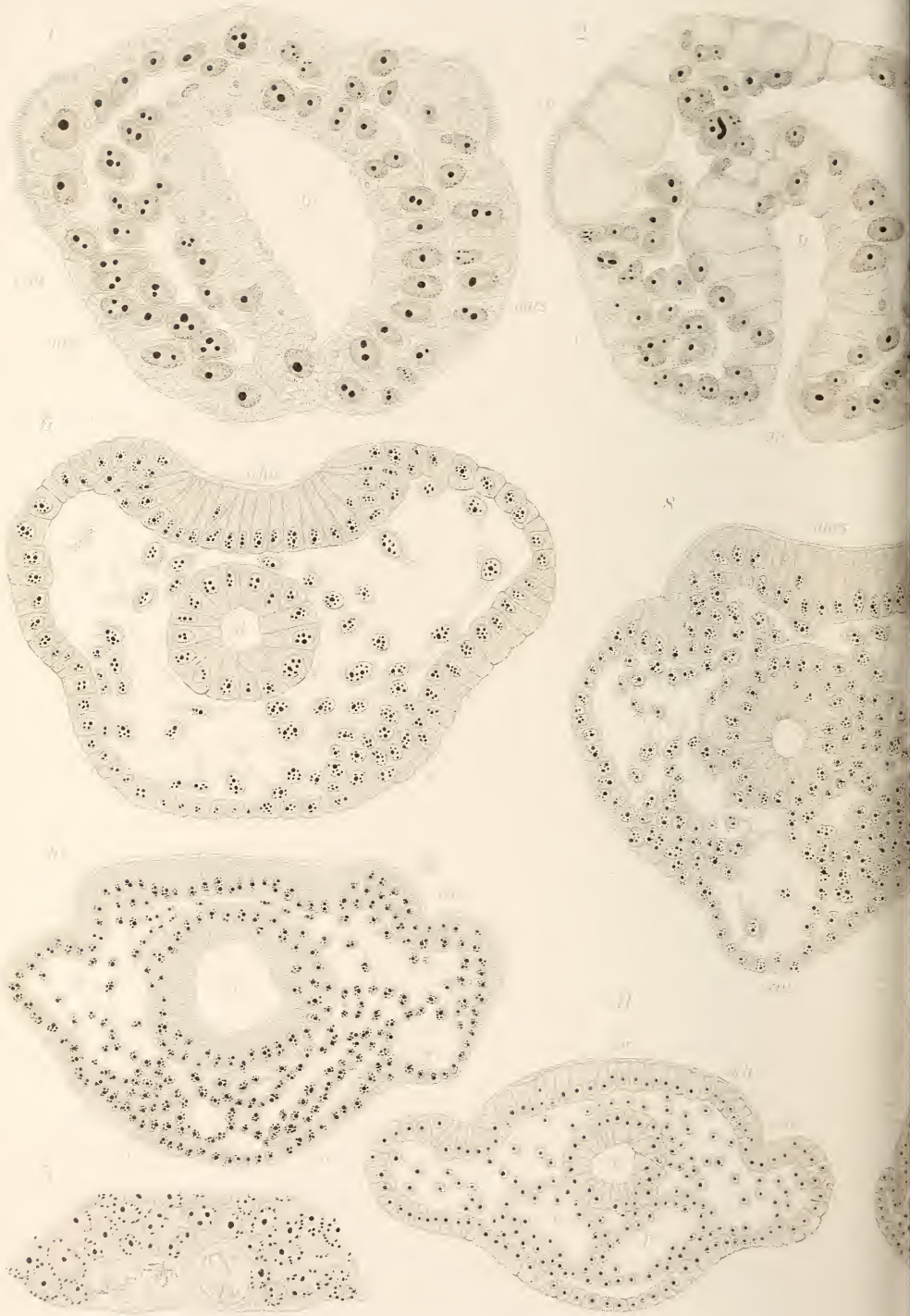
Die Modelle (Fig. 64—71) wurden in einer Vergrößerung : 390, Fig. 72 in einer : 145 hergestellt, unter Zugrundelegen von Photographien gezeichnet und bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. Die Erklärung befindet sich im Text, die Seitennummern sind jeder Figur beigelegt.

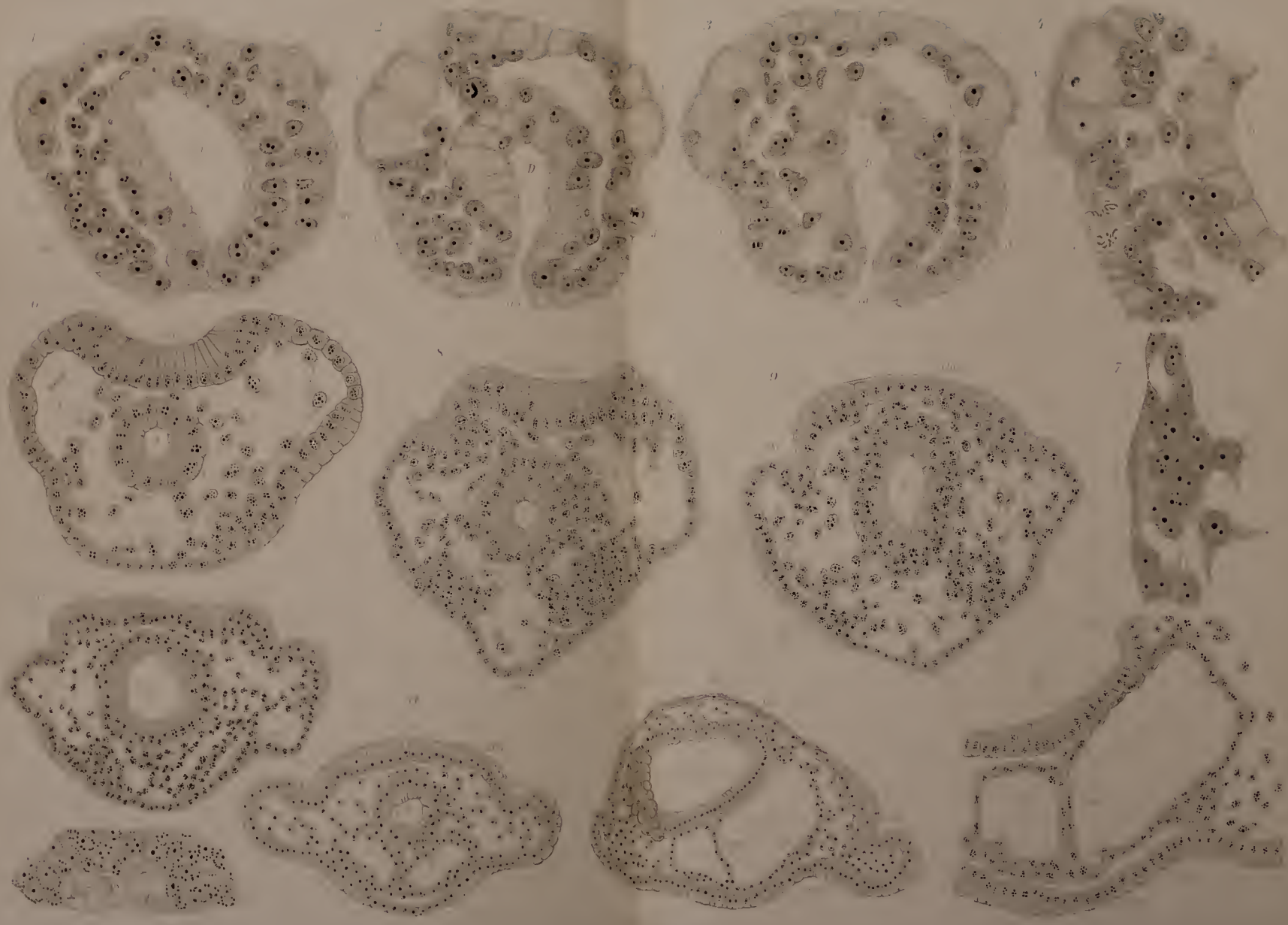
Fig. 64—67. Das aus einer Querschnittserie rekonstruierte Hinterende eines im Alter der Textfig. 7 (S. 435) entsprechenden Embryos. Die rechte Niere bildet eine Aussackung der Pericardialwand, die Herz- und Gonadenanlage treten uns als Verdickungen derselben entgegen (im übrigen siehe S. 440 u. 435).

Fig. 68. Rudimentäre Niere und Gonade eines etwas jüngeren Embryos als der der Textfig. 17 (S. 458), aus Querschnitten rekonstruiert. Die röhrenförmige rudimentäre Niere steht durch ihr Nephrostom in offener Verbindung mit dem zugehörigen wenig umfangreichen Pericardzipfel. Das der Windung der Leberspitze folgende distale Ende der Gonade beginnt die kolbige Auftreibung. Leber- und Körperwandung wurden zwecks Orientierung ebenfalls wiedergegeben, hier ist die Stelle der ersten Windung (S. 469).

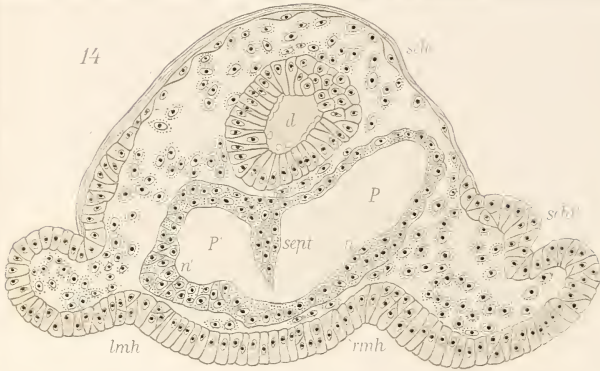
Fig. 69—71. Rudimentäre Niere und Gonade eines Embryos, welcher älter als der der Textfig. 17 (S. 458) ist; die Niere eines gleichaltrigen Embryos ist in Textfig. 16 (S. 456) abgebildet. Textfig. 20 (S. 471) ist der zum Aufbau des Modells verwandten Querschnittserie entnommen. Die offene Verbindung der rudimentären Niere mit dem Pericard — wie in Fig. 68 — ist nicht mehr vorhanden, da sie mit der Gonade durch ihr früheres Nephrostom in Verbindung getreten ist und die direkte Fortsetzung der Gonade bildet (S. 472 u. 473).

Fig. 72. Rekonstruktion eines Teiles des weiblichen Geschlechtsapparates eines freilebenden, sehr jungen Tieres: Anlage der Eiwelldrüse, Mündung des Ovariums in den Geschlechtsgang, dieser mit seinen charakteristischen Knickungen.

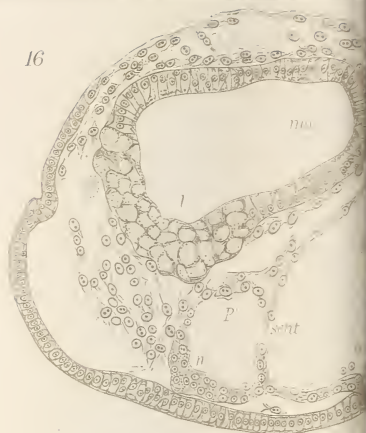




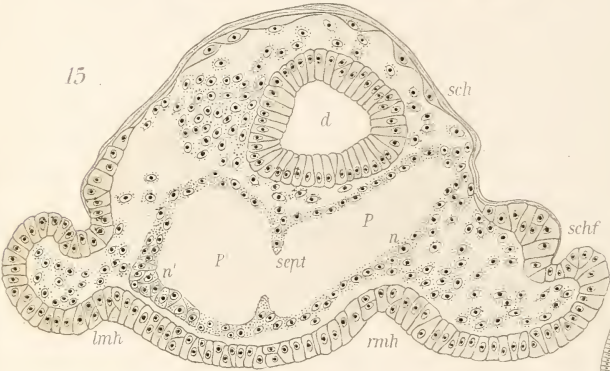
14



16



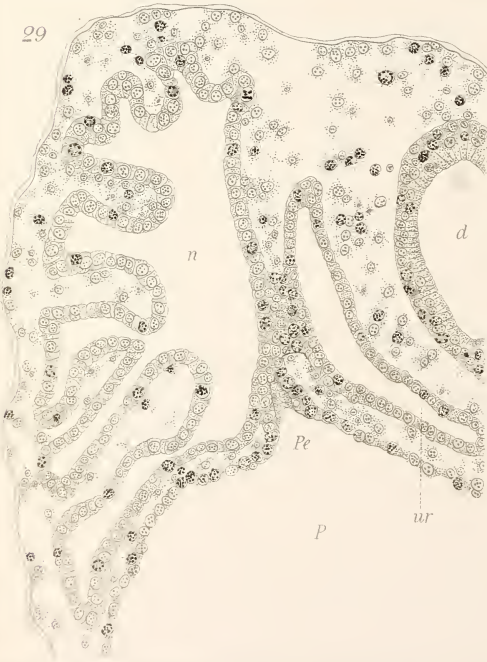
15



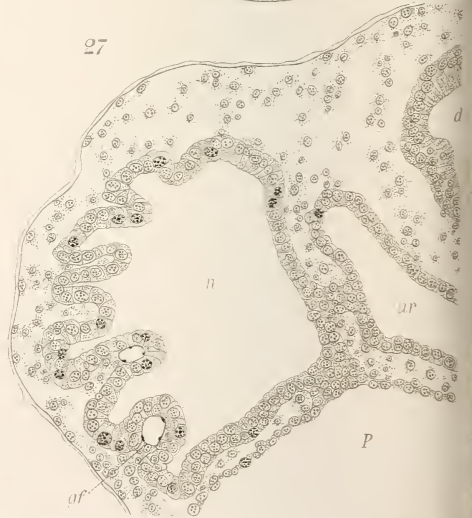
25

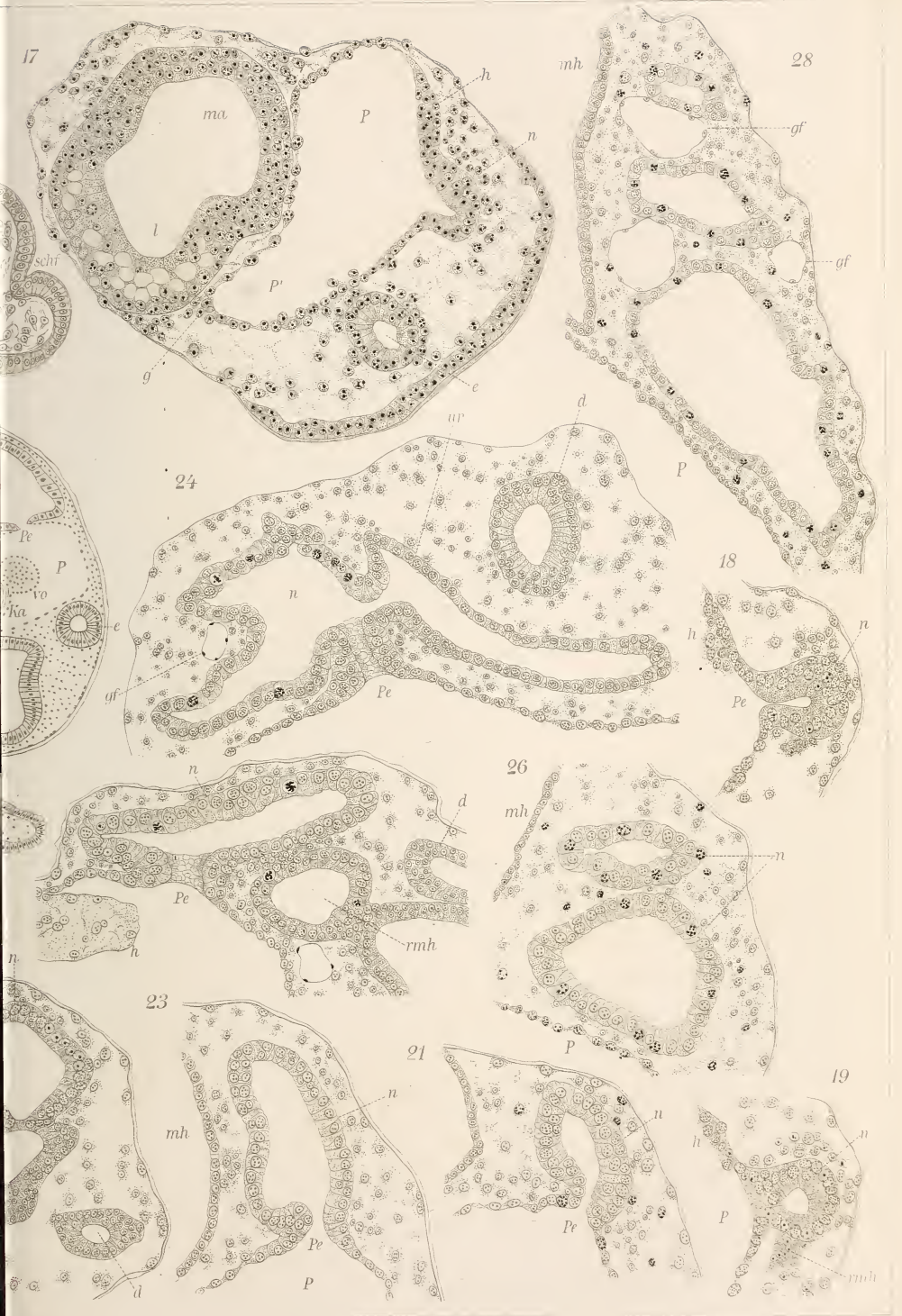


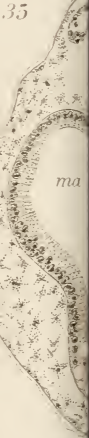
29

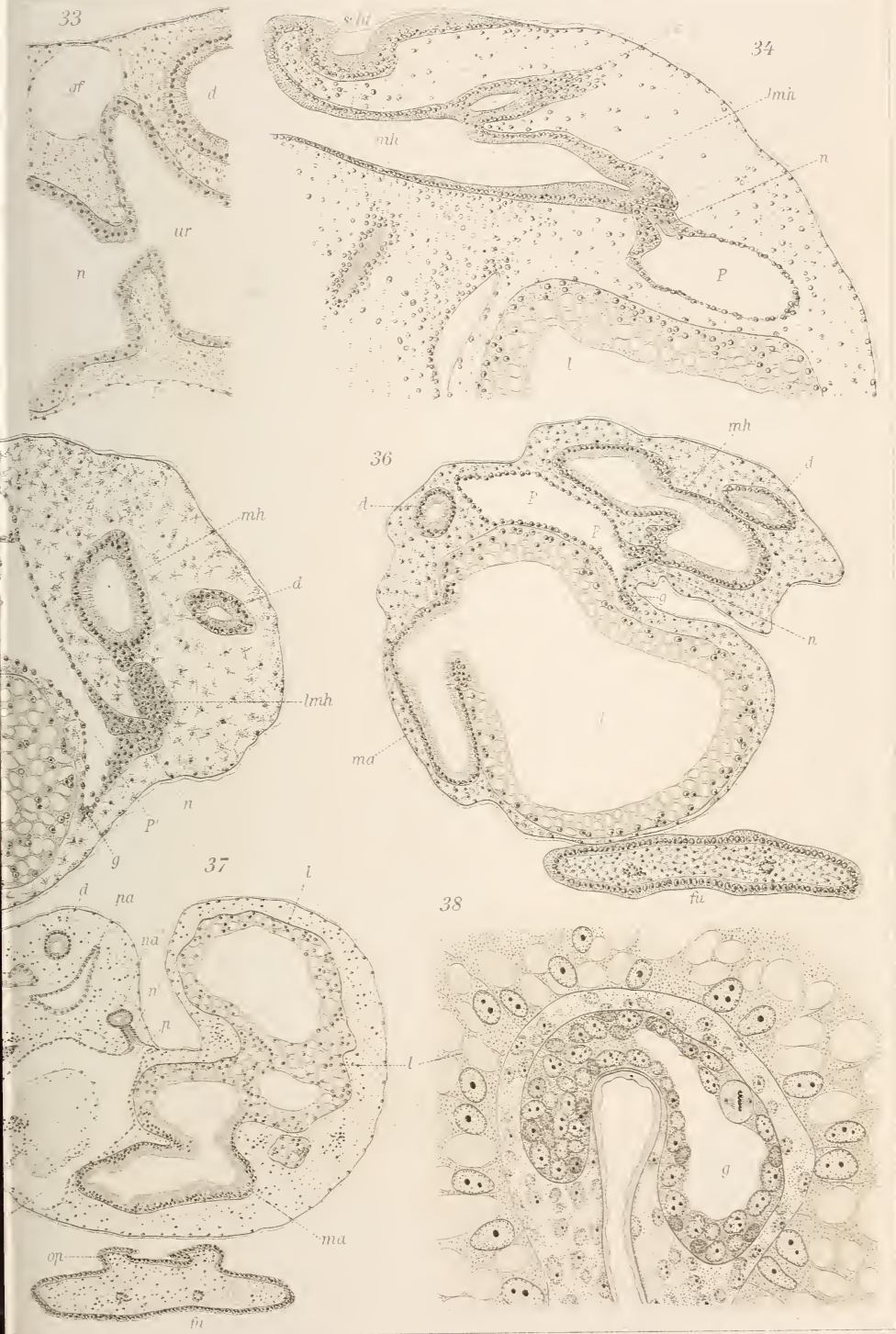


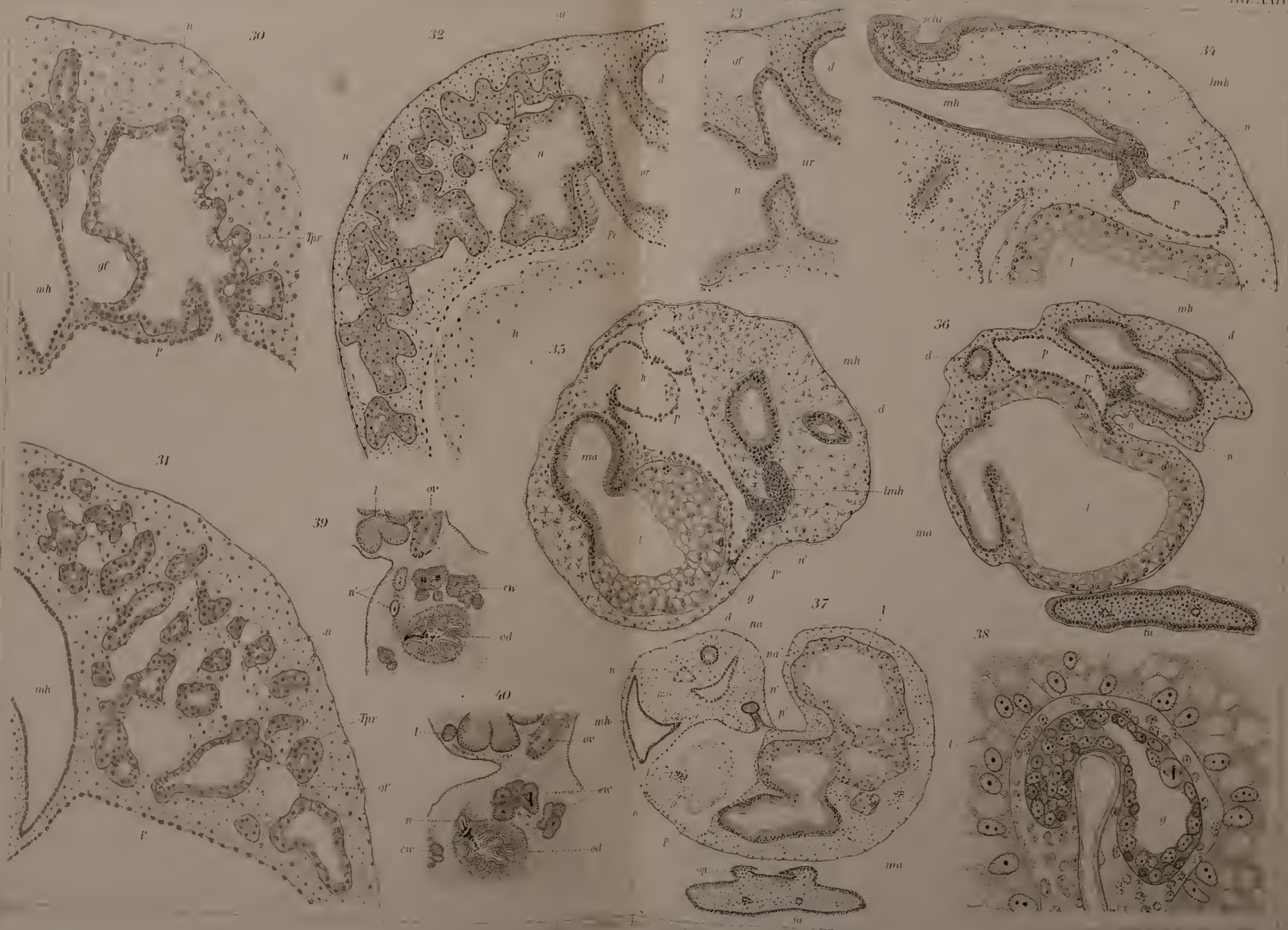
27



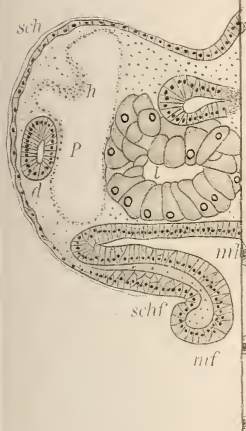








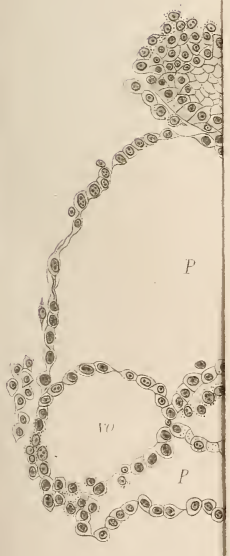
44



45

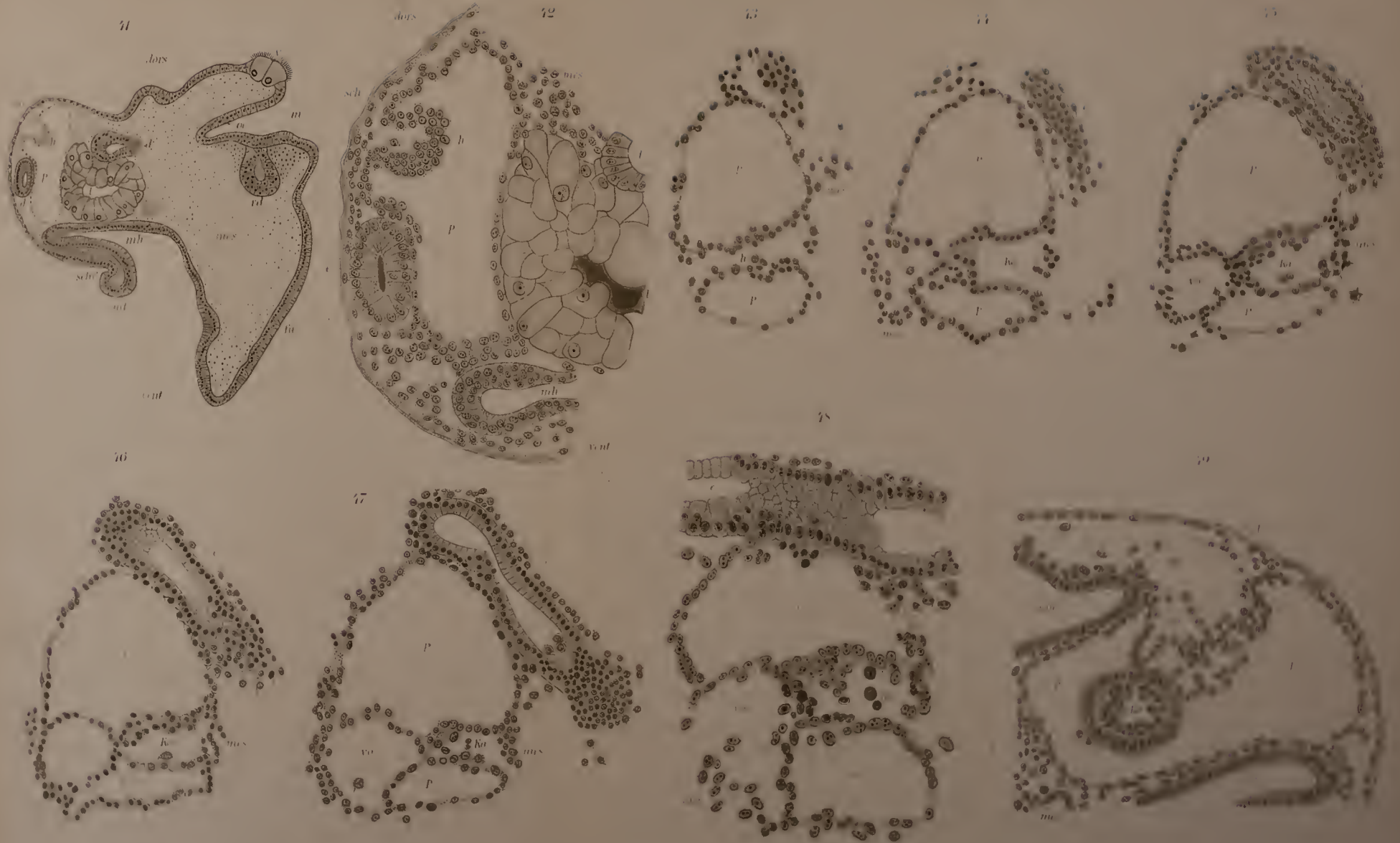


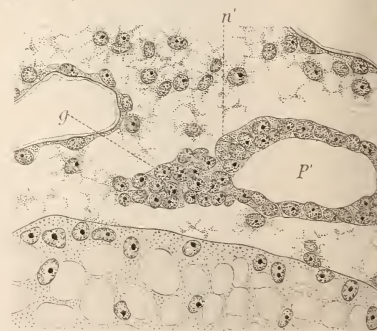
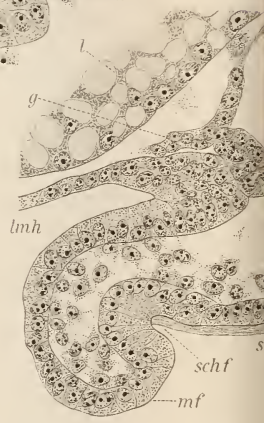
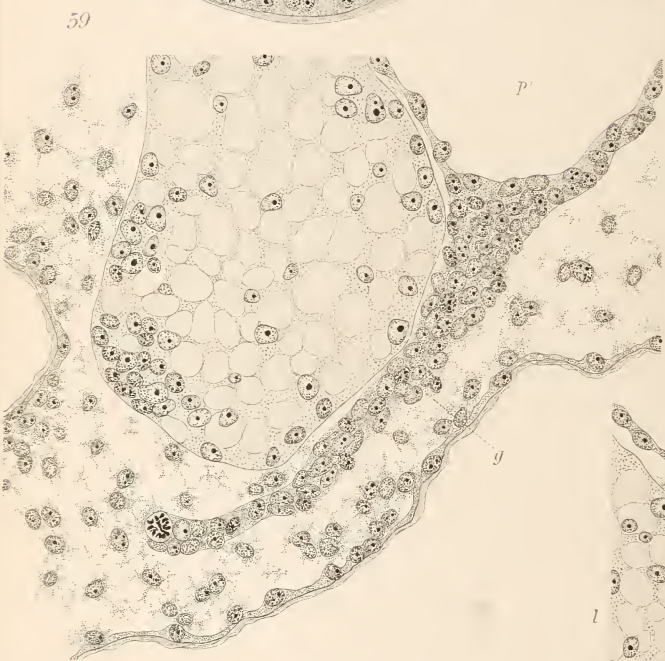
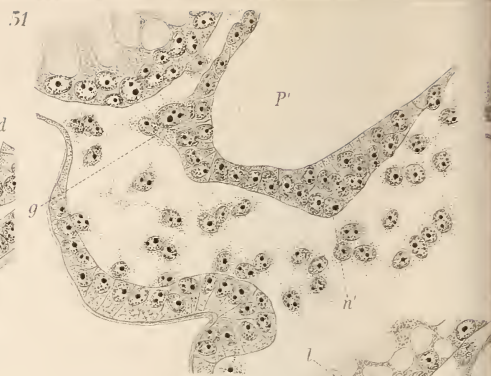
46

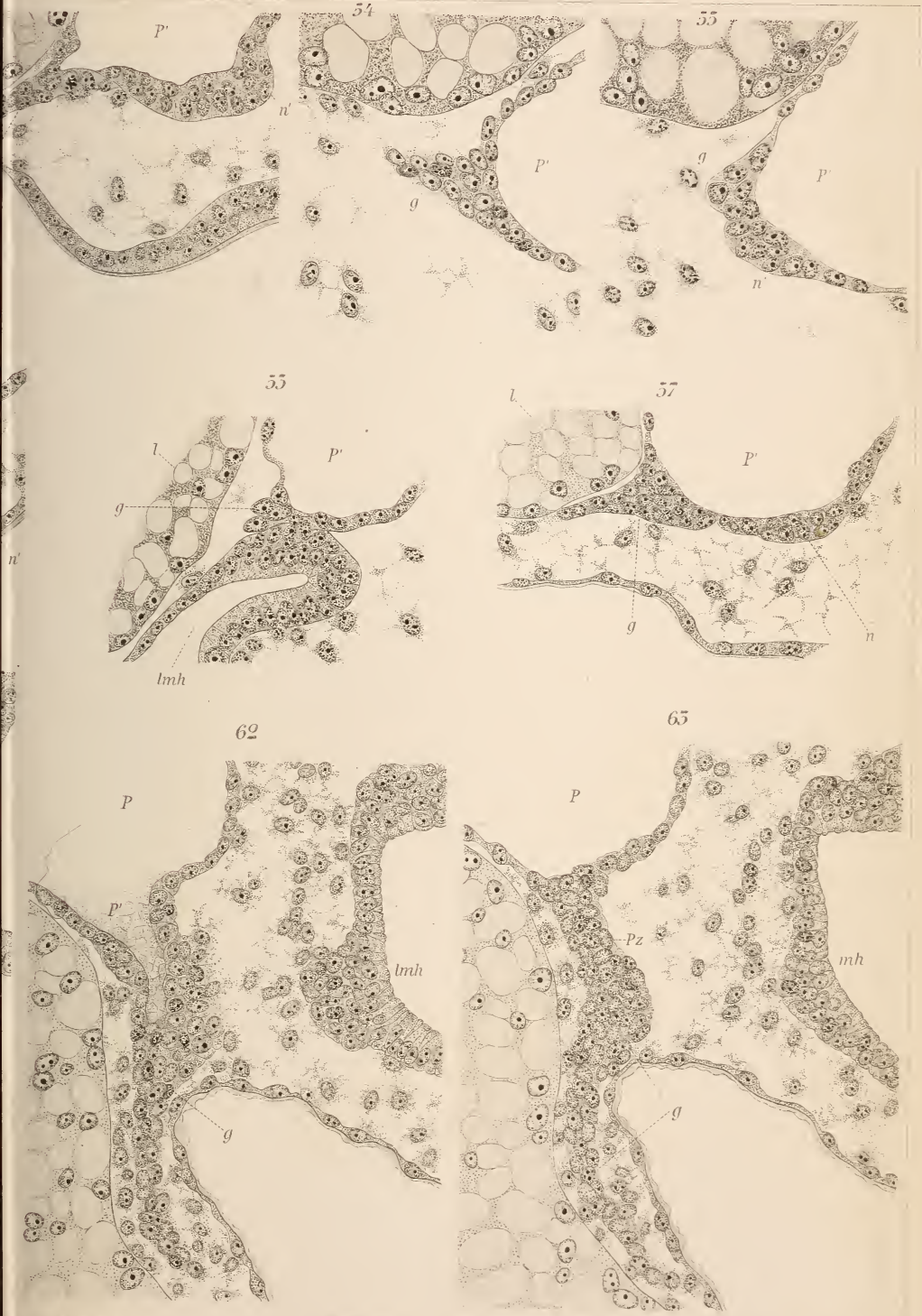


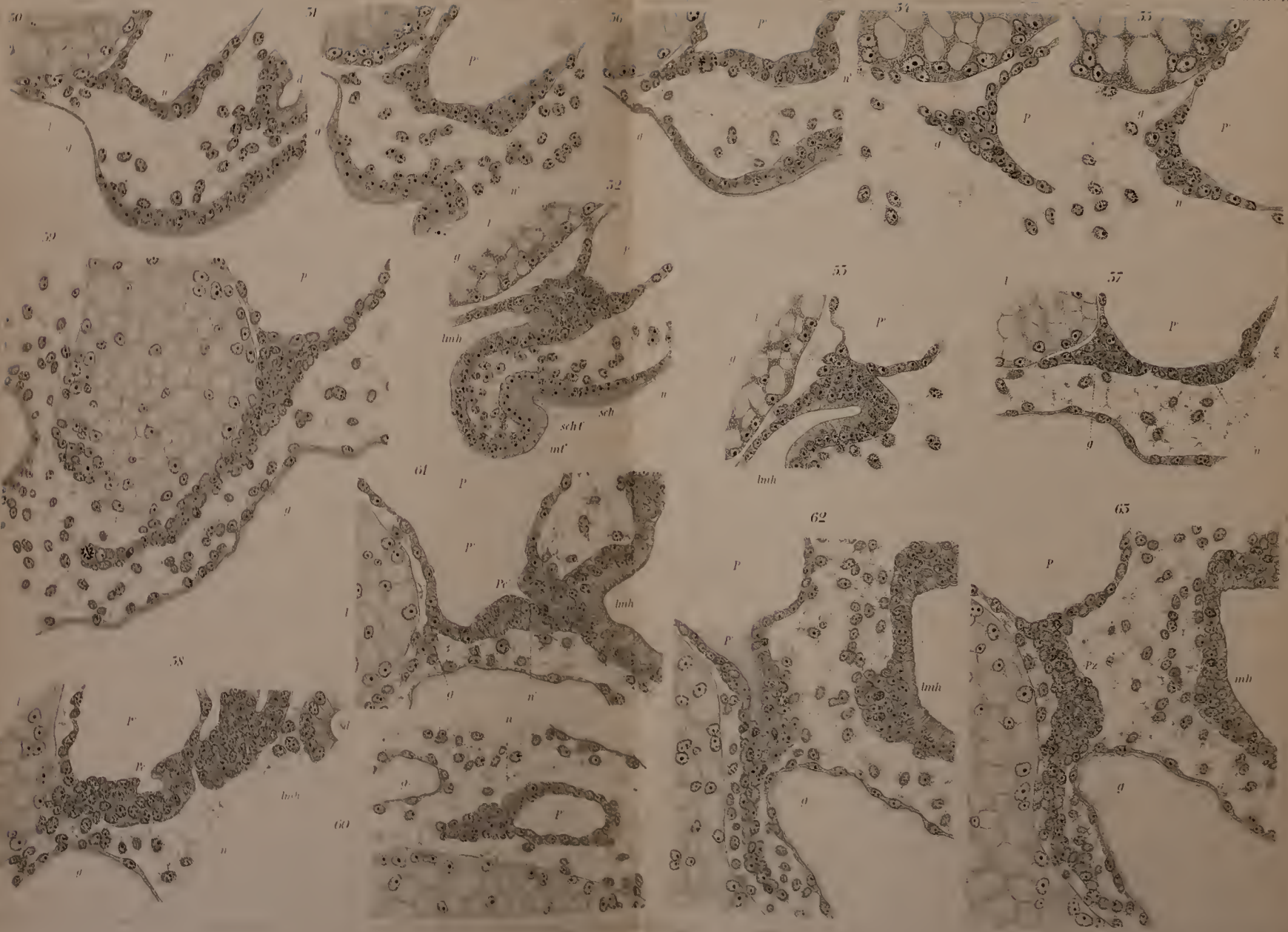
49



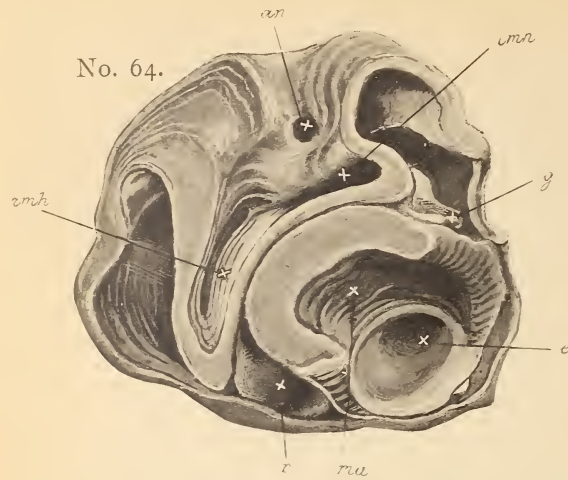




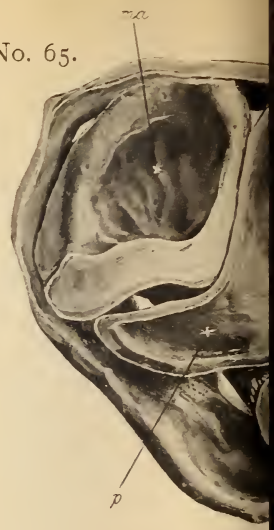




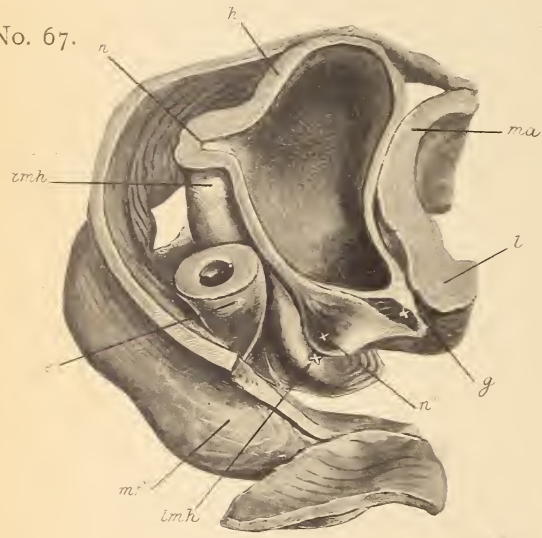
No. 64.



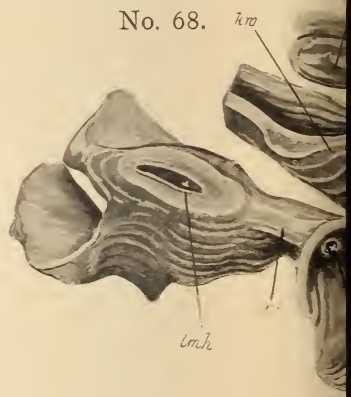
No. 65.



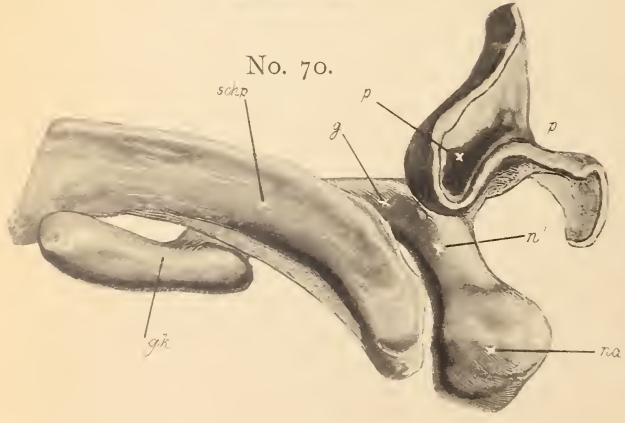
No. 67.



No. 68.



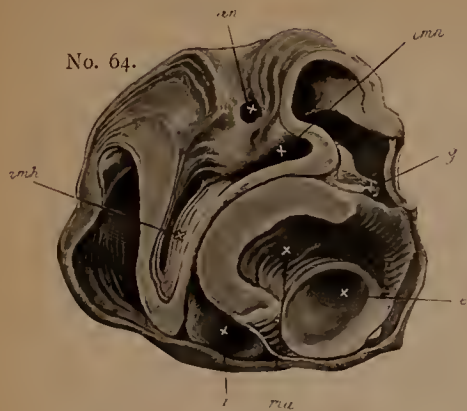
No. 70.



No.



No. 64.



No. 65.



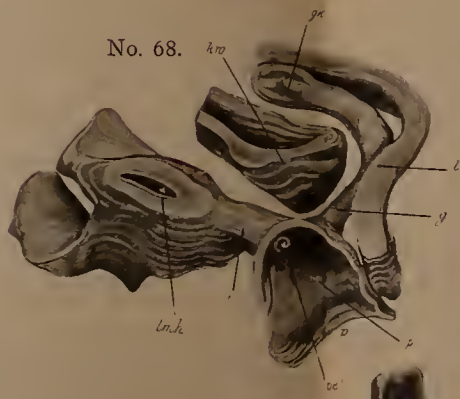
No. 66.



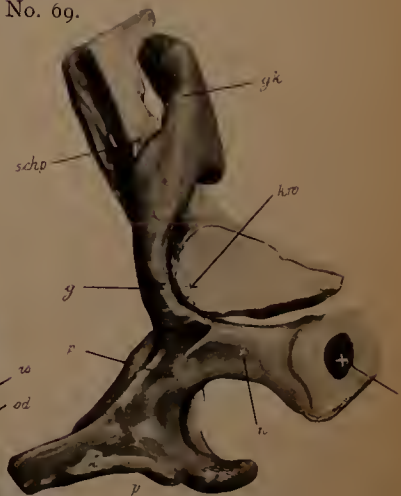
No. 67.



No. 68.



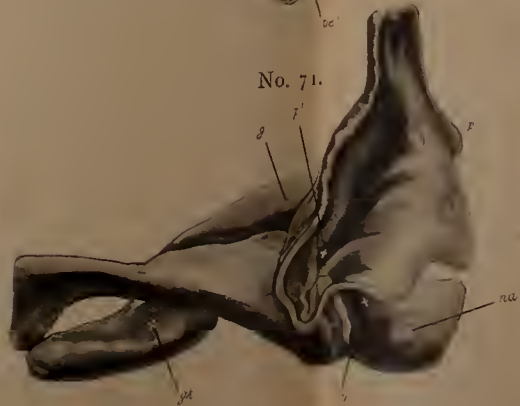
No. 69.



No. 70.



No. 71.



No. 72.

