

940

**DR. H. G. BRONN'S**  
Klassen und Ordnungen  
des  
**TIER-REICHS,**

wissenschaftlich dargestellt  
**in Wort und Bild.**

**Dritter Band.**  
**Mollusca (Weichtiere).**

Neu bearbeitet von  
**Dr. H. Simroth,**  
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

139., 140., 141. u. 142. Lieferung.

**Leipzig.**  
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.  
1914.







sie durch den Canalis junctor eine Spermazuleitung hat, für einen Penis neben dem typischen und redet von einem primären und einem sekundären Penis.

Die Einzelheiten mögen für den systematischen Teil aufbewahrt bleiben.

Während von der Copula der Vaginuliden keine direkten Beobachtungen vorzuliegen scheinen und nur an konservierten Tieren sich gelegentlich der ausgestülpte Penis, seltener die nach außen hervorgetretene Pfeilpapille feststellen läßt, ist bei den Oncidiiden wenigstens für die europäische *Oncidiella celtica* gegenseitige Begattung durch Joyeux-Laffuie sicher nachgewiesen.

*Daudebardia*. Wagner fand bei kaukasischen Daudebardien ein sehr merkwürdiges Verhältnis.\*) Ihre Fortpflanzung fällt in die Jugendzeit. Die meisten sterben dann ab. Manche aber wachsen weiter, aber ihre Genitalien werden ganz rudimentär, der Genitalporus ist von außen nicht mehr zu sehen, ein höchst auffälliges Verhalten, auf das wir zurückkommen.

#### e) Die Bildung der Zeugungsstoffe bis zur Befruchtung.

Taf. XXXVIII u. XXXIX.

Hierher 669, 885, 960, 1159, 1162, 1167, 1187, 1199, 1207, 1212, 1216, 1218. Dazu folgende Arbeiten.

- Ancel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. Arch. Biol. XIX. 1902.
- , Sur la déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Arch. de zool. expér. I. 1903.
- Babor, J., Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. zool. bot. Ges. Wien 1898.
- Bloomfield, V., The Development of the Spermatozoa. 2. *Helix* and *Rana*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXI. 1881.
- Bolles Lee, A., La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule XI. 1895.
- , Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des *Helix*. ibid. XI. 1896.
- , Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. Ibid. XIII. 1897.
- , Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. Ibid. XX. 1902.
- , L'évolution du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. Ibid. XXI. 1904.
- Bruyne. Contribution à l'étude de la cellule pelliculère des glandes génitales des Gastéropodes. Bull. Ac. sc. Belg. 1903.
- Buresch, Iw., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. f. Zellforschung. VII. 1911.
- Chadwick, W., Self-fecundation in Planorbis vortex. Journ. of Conch. London X. 1903.
- Demoll, A., Zur Spermatogenese von *Helix pomatia*. Zool. Anz. XXXVIII. 1911.
- Duval, M., Recherches sur la spermiogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes. Rev. sc. nat. de E. Dubreuil. VI. 1878.
- Godlewski, E., Über die Umwandlung von Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Bull. Acad. Cracovie 1897.

\*) Baron O. Rosen. Mollusken Ciskaukasiens und speziell des Kuban-Gebietes. Ann. du Mus. zool. de l'Ac. Imp. St. Petersburg XVI, 1911.

sie durch den Canalis junctor eine Spermazuleitung hat, für einen Penis neben dem typischen und redet von einem primären und einem sekundären Penis.

Die Einzelheiten mögen für den systematischen Teil aufbewahrt bleiben.

Während von der Copula der Vaginuliden keine direkten Beobachtungen vorzuliegen scheinen und nur an konservierten Tieren sich gelegentlich der ausgestülpte Penis, seltener die nach außen hervorgetretene Pfeilpapille feststellen läßt, ist bei den Oncidiiden wenigstens für die europäische *Oncidiella celtica* gegenseitige Begattung durch Joyeux-Laffuie sicher nachgewiesen.

*Daudebardia*. Wagner fand bei kaukasischen Daudebardien ein sehr merkwürdiges Verhältnis.\*) Ihre Fortpflanzung fällt in die Jugendzeit. Die meisten sterben dann ab. Manche aber wachsen weiter, aber ihre Genitalien werden ganz rudimentär, der Genitalporus ist von außen nicht mehr zu sehen, ein höchst auffälliges Verhalten, auf das wir zurückkommen.

#### e) Die Bildung der Zeugungsstoffe bis zur Befruchtung.

Taf. XXXVIII u. XXXIX.

Hierher 669, 885, 960, 1159, 1162, 1167, 1187, 1199, 1207, 1212, 1216, 1218. Dazu folgende Arbeiten.

- Ancel, P., Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. Arch. Biol. XIX. 1902.
- , Sur la détermination cyto-sexuel des gamètes. Arch. de zool. expér. I. 1903.
- Babor, J., Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. zool. bot. Ges. Wien 1898.
- Bloomfield, V., The Development of the Spermatozoa. 2. *Helix* and *Rana*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXI. 1881.
- Bolles Lee, A., La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule XI. 1895.
- , Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatoocytes des *Helix*. ibid. XI. 1896.
- , Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. Ibid. XIII. 1897.
- , Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. Ibid. XX. 1902.
- , L'évolution du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. Ibid. XXI. 1904.
- Bruyne. Contribution à l'étude de la cellule pelliculère des glandes génitales des Gastéropodes. Bull. Ac. sc. Belg. 1903.
- Buresch, Iw., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. f. Zellforschung. VII. 1911.
- Chadwick, W., Self-fecundation in *Planorbis vortex*. Journ. of Conch. London X. 1903.
- Demoll, A., Zur Spermatogenese von *Helix pomatia*. Zool. Anz. XXXVIII. 1911.
- Duval, M., Recherches sur la spermiogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes. Rev. sc. nat. de E. Dubreuil. VI. 1878.
- Godlewski, E., Über die Umwandlung von Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Bull. Acad. Cracovie 1897.

\*) Baron O. Rosen. Mollusken Ciskaukasiens und speziell des Kuban-Gebietes. Ann. du Mus. zool. de l'Ac. Imp. St. Petersburg XVI, 1911.



- Godlewski, E., Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatischen in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Ibid.
- Henschen, F., Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gasteropoden. Anat. Anz. XXIV. 1903.
- Holzfuss, E., Selbstbefruchtung einiger Süßwasserschnecken. Nchrbl. d. d. mal. Ges. XLVI. 1914.
- Jourdain, M., Sur la conformation de l'appareil de génération de l'*Helix aspersa* dans le jeune âge. Rev. sc. nat. Montpellier. II. 1880.
- Korff, K. v., Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. Arch. f. mikr. Anat. LIV. 1899.
- Künkel, K., Zuchtversuche mit *Campylaea cingulata* Studer. Abhdlgen Senckenb. nat. Ges. XXXII. 1910.
- , Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verhdlgen der Naturforscher und Ärzte. Karlsruhe 1911.
- Lams, H., Recherches sur l'oeuf d'*Arion empiricorum*. Mém. publiés par la classe des sc. de l'Acad. de Belgique. II. 1910.
- Linville H., 1900. Maturation and Fertilization in Pulmonate Gastropods. Bull. Mus. compar. zool. Harvard coll. XXXV. 1900.
- Mirabella, A., Osservazioni sull' accrescimento degli oociti di *Helix aspersa*. Monit. zool. Ital. Anno XIII. 1903.
- Murray, J., Contribution to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb. XI. 1898.
- Nußbaum, J., Die Entstehung des Spermatozoons aus der Spermatische bei *Helix lutescens*. Anat. Anz. XVI. 1899.
- Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVI. 1899.
- Platner, G., Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. An. XXV. 1885.
- , Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Ibid. XXVI. 1886.
- , Über die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Ibid. XXVII. 1886.
- , Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Ibid. XXXIII. 1889.
- Popoff, M., Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Ibid. LXX. 1907.
- Prenant, A., Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule. IV. 1887.
- Prowazek, S., 1901. Spermatologische Studien. 1. Spermatogenese der Weinbergschnecke. Arb. Zool. Inst. Wien. XIII. 1901.
- Rath, O. vom, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. Arch. f. mikr. Anat. XL. 1892.
- Rieper, H., Studien an *Succinea*. Ann. Soc. zool. et malacolog. de Belgique. XLVII. 1913.
- Schapiro, J., Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus. Biol. Zentralbl. XXII. 1902.
- Soós, L., Spermogenesis of *Helix arbustorum*. Annales musei nationalis Hungarici. VIII. 1910.
- , Degeneration and phagocytosis of the egg cells of the Gastropods. Ibid. IX. 1911.
- Tschassownikow, S., Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Anat. Hefte 29. 1905.
- Wachburn, C., Oökinesis in *Limax maximus*. The American Naturalist. XXVIII. 1894.



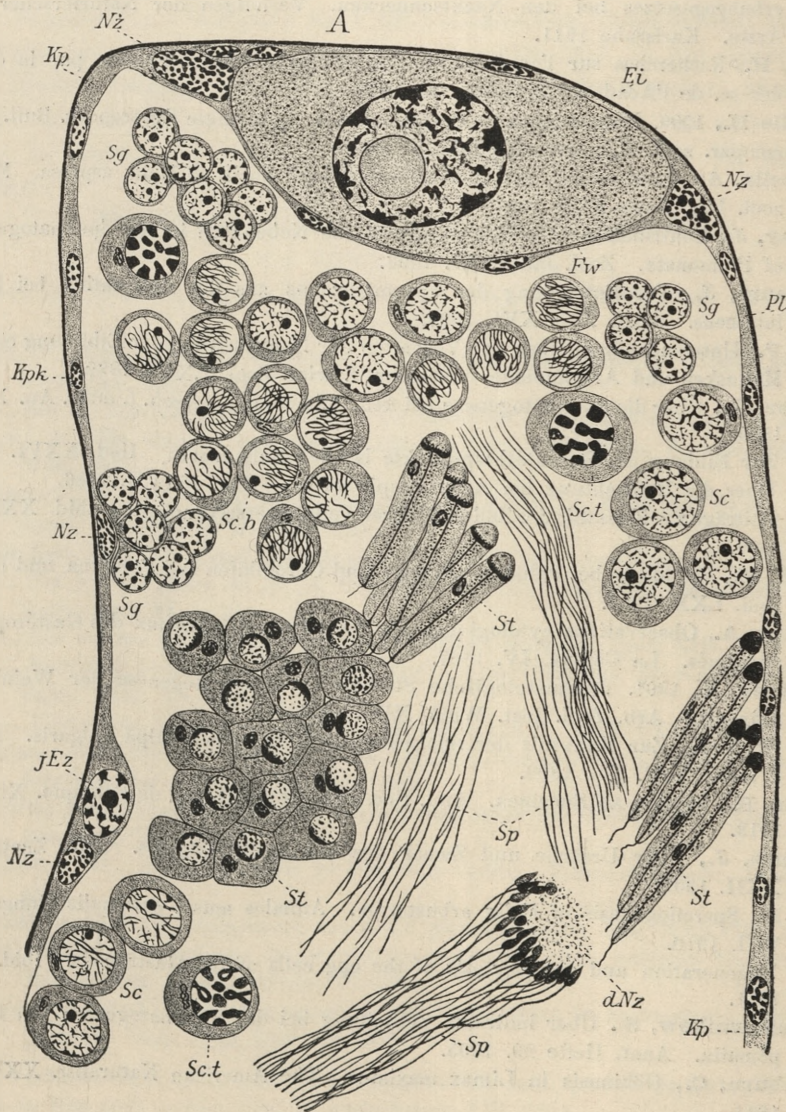
Ziegeler, Selbstbefruchtung bei *Limnaea stagnalis*. Wochenschr. für Aquarien- und Terrarienkunde. V. 1908.

Ziegler, H. E., Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz. XXXIII 1908.

Zimmermann, K., Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Verh. Anat. Ges. 1891.

Die Pulmonaten sind vielfach zu allgemeinen Untersuchungen über die Histogenese von Zeugungsstoffen benutzt worden. Hier ist namentlich das Besondere zu berücksichtigen, in Rücksicht auf den Raum. Zu einer durchgreifenden Übersicht ist Buresch gekommen, wenn auch noch einige Ergänzungen und Korrekturen seiner Darstellung sich nötig machen

Fig. 205 A.





Buresch hat an *Helix arbustorum* gearbeitet, die sich von anderen *Helices* kaum unterscheidet, höchstens daß sie nur anderthalb Jahr lebt und nur 60 bis 80 Eier legt.

Im allgemeinen gelten die Pulmonaten als protandrisch, nach Babors Untersuchungen. Doch ist wenig bekannt, und der Zyklus wechselt, so soll *Limax maximus* zuerst weiblich, dann hermaphroditisch, dann männlich, dann wieder hermaphroditisch und endlich wieder weiblich sein.

Die Zwitterdrüse besteht nach Buresch aus zahlreichen Acinis, welche in einen gemeinsamen Vorraum münden, der mit dem Zwittergang in Verbindung steht. Jeder Acinus wird außen von einer strukturlosen Haut, der Tunica oder Pleura (Kamillo Schneider) umschlossen. Hier sitzt innen das Keimepithel an. Es ist ein einschichtiges Syncytium, in welchem sich außer den Kernen dieses Epithels noch die der Ei- und Nährzellen befinden, während die männlichen Keimzellen, sobald sie sich aus den indifferenten Keimepithelzellen differenziert haben, aus dem Verbands des Syncytiums loslösen und ihre weitere Entwicklung im Lumen durchmachen. Wir haben also vier verschiedene Elemente:

- a) das Keimepithel,
- b) die Nährzellen,
- c) die Eizellen,
- d) die männlichen Elemente.

Anfangs ist nur a vorhanden. Einzelne Kerne vergrößern sich und ändern die Anordnung ihres Chromatins, es entstehen indifferente Ge-

Fig. 205 B.



Fig. 205A und B. *Arianta arbustorum*. A Ende eines Acinus einer vollentwickelten Zwitterdrüse. B Degeneration der männlichen Geschlechtselemente vor der Eiablage. *dNx* Degenerierte Nährzelle. *Ei* Eizelle. *Fw* Follikelwand. *jEz* Junge Eizelle. *Kp* Keimepithel. *Kpk* Keimepithelkern. *Nz* Nährzelle. *Pl* Pleura. *Seb* Spermatozyten im Bukettstadium. *Set* Spermatozyten in Tetradenbildung. *Sg* Spermatozyten. *Sp* Spermien. *St* Spermatozyten. Nach Buresch.



schlechtszellen. Lösen sie sich aus der Wand los und fallen ins Innere, dann werden sie zu d, zunächst zu Spermatogonien. Bleiben sie in der Wand, so werden sie zu Eizellen c. Wieder andere Kerne des Keimepithels vergrößern sich, zerstückeln ihr Chromatin und lassen sich besonders stark färben. Sie werden zu Nährzellen b, die sehr verschieden bezeichnet und gedeutet wurden, als Ovules mâles von Duval, als Cellules blastophorales von Bloomfield, als Basalzellen von Platner, als Ammen von Zimmermann. Die Zerstückelung des Chromatins deutet, so gut wie die erhöhte Tingierbarkeit auf gesteigerten Stoffwechsel; denn sie haben der Keimdrüse die Stoffe zu entnehmen, die sie in die Eizelle übertragen.

Die Nährzellen, die in Wahrheit zum Syncytium gehören und nur durch ihre Kerne sich herausheben, ohne eigentliche Zellgrenzen, dienen, solange sie in der Wandschicht bleiben, zur Ernährung der Eier. Auch die jungen Eier sind zunächst nur durch den größeren Kern im Syncytium des Keimepithels gekennzeichnet. Mit weiterem Wachstum erst schält sich eine gesonderte Zelle heraus. Sie liegt stets innerhalb des Syncytiums, das sie ringsum überzieht, mithin einen Follikel bildet. Die Kerne des Syncytiums in dieser plasmatischen Follikelmembran können ganz verschieden liegen, bald auf der Seite der Tunica, bald nach dem Lumen der Drüse zu. Stets ist der Eizelle eine Nährzelle benachbart oder auch zwei. Die Eizelle ist dementsprechend nicht oval, sondern nach der Seite der Nährzelle keilförmig ausgezogen. Besonders charakteristisch ist der Ausfall des Oogonienstadiums. Die Eizelle hat von Anfang an als Oocyte zu gelten, die sich nicht mehr teilt bis zur Ausstoßung der Richtungskörperchen in der Reduktionsteilung. Ähnlich Buresch läßt Soós die Eizelle lediglich durch Osmose wachsen, ohne Aufnahme und Vernichtung anderer Zellen. Was man bisher vielfach für solche gehalten hat, sind im Gegenteil degenerative Prozesse. Der Ausfall der Oogonien hängt wohl mit der geringen Anzahl der Eier zusammen. Die Follikelbildung hat möglicherweise auch die Aufgabe, die Befruchtung durch das eigene Spermia in der Zwitterdrüse zu verhüten, da jederzeit auch reife Spermien da sind (s. o.). Die Angaben verschiedener Autoren, wonach die Follikelzellen zur Ernährung der Eizelle dienen, sollen auf der Verwechslung beruhen, daß sie in Degeneration begriffene Oocyten beobachteten. Bei der Schrumpfung kann es geschehen, daß ein Follikelkern in eine Wandvertiefung gerät und nun anscheinend im Innern des Cytoplasmas liegt. Die Ernährung erfolgt nur durch die Nährzellen, deren Nachbarschaft allein die Determination der indifferenten Geschlechtszellen nach der weiblichen Seite hin entscheidet. Allerdings sollen sich auch die Zellen des Keimepithels, die sich an der Bildung der Follikelwand beteiligt haben, zumeist später noch zu Nährzellen umwandeln. Der Kern der Oocyte wächst stark, sein großer Nucleolus bildet sich in einen Doppelnucleolus um, wie es Ancel von *Helix*, Lams von *Arion* beschrieb.



Schließlich hat der Kern, nachdem er reichlich den dritten Teil des Durchmessers der Eizelle erreicht hat, einen großen Plastinnucleolus. So wandert die Oocyte aus der Zwitterdrüse aus, um im Zwittergang oder Receptaculum die Reifeteilungen durchzumachen.

Die indifferenten Geschlechtszellen, die keine Nährzellen neben sich haben, konzentrieren aus dem *Syncytium* einen Plasmaleib um ihren Kern, lösen sich von der Wand los, fallen ins Innere und sind damit zu Spermatogonien erster Ordnung geworden. Sie haben eine dünne Plasmanschicht und einen runden Kern mit deutlichem Nucleolus. Sie liegen meist in der Nähe der Wand und stellen in jungen Zwitterdrüsen die einzigen männlichen Elemente dar. Durch rasche Teilung gehen daraus die Spermatogonien zweiter Ordnung hervor, die meist traubenförmig zusammenhängen, den größten Teil des Lumens erfüllen und von Buresch für die erste männliche Anlage genommen wurden. Sie sind viel kleiner als die Spermatogonien erster Ordnung, ihre Kerne enthalten 1, 2 oder 3 Nucleolen. Sie vergrößern sich zu Spermatocyten, die durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen (Reifeteilung) die Spermatiden und schließlich durch deren Ausgestaltung die Spermien ergeben. In den Endzellen hat *Helix arbustorum* mit Sicherheit 24, in den Spermatogonien erster Ordnung über 40, wahrscheinlich 48 Chromosomen.

So lauten die neuen Angaben übereinstimmend, nachdem Soós, dem wir jetzt in einer Arbeit über die Spermiogenese folgen, manche Fehler der Vorgänger korrigiert hat, während zuletzt Demoll abermals Verbesserungen anbringt, ohne doch den letzten und tiefsten Problemen beikommen zu können. Die Hauptfrage bleibt natürlich die nach dem Verhalten der Chromosomen in den Reifeteilungen, nach ihrer Aufteilung, ihrer Individualisierung, der Konjugation von Chromosomen gleicher oder ungleicher Abstammung, dem Vorkommen von Heterochromosomen u. dgl., das Studium erstreckt sich, wie gewöhnlich, in erster Linie auf die männlichen Elemente, bei deren Herstellung kein Chromatin verloren geht, gegenüber den Oocyten, bei deren Reduktion die Richtungskörperchen ausgestoßen werden. Bei den letzteren käme es wohl noch darauf an, die Fälle zu untersuchen, wo bei Viviparität nur wenige Eier zur Reife gelangen, ob dabei von Anfang an weniger Eier erzeugt werden, oder ob mehr durch Degeneration zugrunde gehen (s. u.).

#### Die Reduktionsteilung.

Ich beschränke mich auf die Arbeit von Soós, in welcher die Kritik der früheren Abhandlungen nachzulesen ist, und die Bemerkungen von Demoll.

Die Teilung der Spermatogonien erfolgt bei *Helix arbustorum* in der gewöhnlichen Weise, Bildung des Spirems, Verkürzung der 48 Chromosomen zu runden oder ovoiden Formen, Einstellung in der Äquatorialplatte usw.



Die Spermatocyten haben wenig Cytoplasma und einen großen Nucleus. Er enthält das übliche Netzwerk mit den Chromomeren, von denen die größten in den Kreuzungspunkten des Netzwerks liegen, dazu immer in den Spermatocyten erster Ordnung einen beträchtlichen Nucleolus. Die Teilung beginnt mit der Zusammenziehung des Fadengerüsts und des Chromatins. Sie steigert sich zur Synapsis. Die Chromatinfäden liegen auf einer Seite des Kernes, dessen andere Hälfte klar bleibt; zwischen ihnen liegt der Nucleolus. Zunächst sind die Chromatinfäden schlank im leptotenen Kernstadium, plötzlich verdicken sie sich und gehen zum pachytenen über. Dabei bilden die Chromatinfäden Schlingen, deren offene Enden sich gegen den Nucleolus richten, der ebenso zunimmt wie das Cytoplasma, es entsteht das Bukett. Jetzt tritt im Cytoplasma der Nebenkern auf, der verschieden gedeutet und benannt wurde, als Pseudochromosomen, Mitochondrien, Idiozom, Reste der Spindelfasern von der letzten Teilung usw. Er besteht aus einer homogenen Masse, die von Chromatin umlagert ist, das sich zu regelrechten Stäbchen formt; andere solche Mitochondrien liegen im Cytoplasma verteilt. Soós schließt sich der Ansicht an, daß der Nebenkern durch Austritt aus dem Kern entsteht, um das überflüssige Chromatin, das beim Wachstum sich bildete, hinauszuführen und ihn zu entlasten. Dabei wird Goldschmidts Hypothese herangezogen, wonach sich das Chromatin in Idiochromatin, den Vererbungsträger, und Trophochromatin, den Regulator der physiologischen Funktionen, teilt, wiewohl ein Unterschied nicht sichtbar hervortritt. Der Nebenkern entspräche also dem ausgetretenen Nucleolus mit dem überflüssigen Trophochromatin, während das Idiochromatin im Nucleus verbliebe. Der Austritt des Nucleolus aus dem schwellenden Kern würde durch Platzen der Kernmembran an ihrer schwächsten Stelle erfolgen. Der Hergang ist mit einem Wachstum der Zelle verbunden. Im Kern werden jetzt die Chromatinschleifen durch entsprechend angeordnete Chromomeren rosenkranzförmig (s. u.), sie spalten sich und verteilen sich dann zum gewöhnlichen Gerüst. Immer sind die gespaltenen Chromomeren von gleicher Größe. Nach diesen Vorbereitungen rücken die Chromatinelemente wiederum zusammen, um gesonderte Chromosomen zu bilden, bald zerstreut im Kern, so daß eine Anzahl von Gruppen entsteht, bald auf einen Haufen. Das Ende dieses Vorgangs ist die Verteilung von 24 kompakten Chromosomen von sehr verschiedener Form dicht unter der Kernmembran. Inzwischen erscheint im Cytoplasma (nicht zuerst im Kern, wie es Bolles Lee bei *Helix pomatia* sah) das Centrosoma, zunächst das Centriol, dann die Centrosphäre, es teilt sich, die beiden Centrosomen rücken an die entgegengesetzten Pole, die Kernmembran schwindet, die Chromosomen stellen sich in die Äquatorialplatte ein, dabei gehen sie aus ihrer unregelmäßigen Gestalt in eine regelmäßige Stäbchenform ein, die Stäbchen richten sich mit ihrer Längsachse in die Spindelfasern und spalten sich der Länge nach. In der Metaphase zeigen sich nun folgende Chromosomen:



1. Gewöhnliche Chromosomen (wahrscheinlich) 24,
2. zwei sehr kleine Chromosomen, welche sich auf die beiden Tochterzellen verteilen. Sie entstammen einem kleinen unpaaren Chromosom, das schon in der Prophase kenntlich ist,
3. ein unpaares Chromosom, oder ein chromosomartiger Körper, welcher am Ende der Metaphase ins Cytoplasma rückt.

Nr. 2 hält Soós für Heterochromosomen, wie sie bisher unter den Gastropoden nur von Ziegler für *Helix nemoralis* nachgewiesen wurden; zu welcher Kategorie von Heterochromosomen sie gehören, blieb unbestimmt. Nr. 3 soll der Nucleolus sein (s. u.).

Die zweite Reifeteilung kann sich der ersten so schnell anschließen, daß die Telophase noch nicht erreicht ist und die Spindelfasern noch nicht verschwunden sind. Dann sieht man den Teilungsapparat sich um 90° drehen. Bleibt eine kurze Pause zwischen beiden Teilungen, dann haben sich die Chromosomen noch nicht wieder ins Netzwerk mit den Chromomeren aufgelöst. Doch kann die Pause sich auch so weit verlängern, daß wieder ein gewöhnliches Kerngerüst hergestellt wird, in dem nur die Fadenverbindungen schärfer hervortreten. Die Chromosomen ließen sich bei der zweiten Reifeteilung, aus der die Spermatiden hervorgehen, weniger genau verfolgen.

Demoll bringt, nachdem er auf Kleinerts Nachweis von der verschiedenen Größe der Chromosomen aufmerksam gemacht, mancherlei Abweichungen von Soós' Darstellung. Das kleine unpaare Chromosom Nr. 2 (s. o.) hat er nicht gefunden, den Nucleolus Nr. 3 hält er für ein Doppelchromosom, das nur in die eine Spermatocyte II. Ordnung übertritt und in der kommenden Teilung bisweilen noch nachweisbar ist. Nach seiner Schilderung vereinigen sich die Chromosomen bereits nach der letzten Spermatogonienteilung zu Paaren, so daß sie zwei eng aneinandergelegten Hanteln gleichen, mit sehr dünnen Verbindungsstücken. Dann ziehen sie sich in die Länge und umwinden sich spiralig. Es folgt das leptotene Kernstadium und die Einordnung zum Bukett. Dabei wird die spiralige Umwindung immer enger, was den Vorgängern eine rosenkranzförmige Struktur vortäuschte (s. o.). Mit der Auflösung des Bukettstadiums lockert sich die Spirale, und die Chromosomenfäden verschwinden gleichzeitig.

Die Vorbereitung zur Teilung beginnt mit dem Sichtbarwerden der Chromosomen; paarig geordnet, werden sie durch Kontraktion zu einem kompakten, U-förmigen Chromosom, das sich zum Ring schließt. In ihm lassen sich immer noch die beiden Chromosome erkennen. Vor der Teilung werden typische Tetraden gebildet, immer mit starken Größenunterschieden zwischen den einzelnen Gruppen. In der ersten und zweiten Spermatocytenteilung liegen in der Äquatorialebene 24 Chromosomen. In welcher Teilung die Reduktion eintritt, ist nur zu vermuten. Sicher ist sie mit Symmixis verbunden.



Während sich die Chromosomen in die erste Äquatorialebene einordnen, liegt stets eine Tetrade außerhalb im Plasma (der Nucleolus Soós, s. o.). Sie geht nur an den einen Pol der Spindel, und zwar bevor die Teilung der übrigen Tetraden einsetzt. Bei der zweiten Teilung sieht man die Tetrade gelegentlich wieder, d. h. natürlich in der Hälfte der Fälle. Jetzt wird auch sie aufgeteilt. So kommt es, daß die Hälfte der Spermatiden nur 23 Chromosome erhält, die andere Hälfte 23 Chromosome und eine halbierte Tetrade.

#### Die Bildung der Spermatozoen (Taf. XXXVIII).

Isolierte junge Spermatiden sind rund. Sie enthalten bei *Arianta arbustorum* nach Soós außer dem Kern zwei Centriole, den Nebenkern, den Chromatoidkörper, Mitochondrien. Als Chromatoidkörper wird, wie bei den Spermatozyten, eine größere Masse bezeichnet, die von einem helleren Hof umgeben ist und sich färben läßt wie Chromatin. Die Centriole gehen aus dem Centriol der letzten Teilungsspindel hervor. Das distale stellt sich unmittelbar unter der Zellmembran ein, vom Kern möglichst entfernt, das proximale wandert zum Kern und liegt in einer becherförmigen Vertiefung seiner Wand gleich nach seiner Wiederherstellung. Es ist von einem hellen Fleck umgeben, dem „Hyaloplasma“ Bolles Lees. Die Angaben differieren etwas. Vom distalen Centriol, das sich dabei zur Scheibe abflacht, wächst jetzt ein Faden aus nach beiden Seiten, nach außen als Schwanzfaden, nach innen gegen das proximale Centriol zu, das bald erreicht wird. Der innere Achsenfaden wächst schneller, ist und bleibt dicker, währenddem sondert sich im Kern das Chromatin und bildet einzelne, scharf umschriebene Flecken auf klarem Grund, schließlich konzentriert es sich zu einer dichten Masse neben dem proximalen Centriol, während der Kernsaft in der Regel nach dem künftigen Vorderende verdrängt wird und schließlich aus der Kernmembran austritt. Doch braucht der dadurch entstehende helle Fleck nicht immer am Vorderende zu liegen, ja er kann einen Ring um den Kern bilden. Vor dem hellen Fleck, noch ehe er verschwindet, tritt ein feines Chromatinstäbchen auf, das zum Perforatorium wird. Seine Herkunft ist noch dunkel, die Angaben, es entspräche dem ausgetretenen Nucleolus, verwirft Soós, da die Spermatiden keinen Nucleolus haben sollen. Bei der Verlängerung der Spermatiden rückt der Kern unmittelbar an das Stäbchen heran, er ist zunächst noch herzförmig, indem das proximale Centriol als Stäbchen von hinten her in ihn eindringt. Ihm nahe liegt der Nebenkern, weiterhin Mitochondrien und Chromatoidkörper. Das distale Centriol hat sich in zwei hintereinanderliegende Scheiben geteilt, die vom Achsenfaden perforiert sind. Sie sind bei reifen Spermatozoen nicht mehr sichtbar. Bei der weiteren Streckung nimmt der Kern die definitive Form an, konisch oder etwas schraubig; ein Mantel von Cytoplasma fehlt ihm, denn das wird immer mehr nach hinten gedrängt, so daß also die Verschmälerung von vorn nach hinten



fortschreitet. Schließlich läßt sich die Plasmascheide noch immer vom Achsenfaden unterscheiden, denn das Axialfilament durchbohrt das vordere Centriol, während die Scheide dem Querdurchmesser des Centriols entspricht. Ein Spiralband auf der Scheide soll aus den Mitochondrien und dem Nebenkern entstanden sein.

Die Spermatiden gebrauchen zu ihrer Ausreifung sehr starker Ernährung. Sie entnehmen sie den Basiszellen, d. h. den Nährzellen, denen die gleiche Aufgabe zufällt, wie den Sertolizellen im Säugerhoden, indem sie, bündelweise, mit ihren Vorderenden, d. h. Kernen, später Köpfen, sich solchen zuwenden, durch chemotaktischen Reiz geleitet. Doch sollen ebenso auch degenerierende Eier verwendet werden (s. u.).

#### Die reifen Spermatozoen (Taf. XXXIX).

Von den mancherlei Beschreibungen, unter denen die von Platner die eingehendsten sind, kann abgesehen werden angesichts der genauen Schilderungen von Retzius (Biolog. Untersuchungen N. F. XIII. 1906). Er stellt die Ähnlichkeit der Spermien der Pulmonaten mit denen der Opisthobranchien fest, die eine der vier Gruppen ausmachen, in die er die Spermien der Gastropoden einteilt. Hier ist der Kopf klein, oval oder konisch, oft mehr oder weniger spiralg gedreht, mit Spitzenstück (Perforatorium) und einem in der Längsachse des Kopfes vom Verbindungsstück eine kleine Strecke emporsteigenden Stäbchen, an dessen vorderem Ende sich gewöhnlich ein proximales Centralkörperchen (das proximale Centriol) nachweisen läßt. Das Verbindungsstück (das gestreckte Cytoplasma) ist sehr lang mit einem Centralkörperring am vorderen Ende; es besteht aus einem ventralen, gewöhnlich gestreckten, zuweilen aber etwas spiralg gedrehten Achsenfaden, welcher von einer Hülle umgeben ist, die bei mehreren Familien eine spiralg gewundene Struktur zeigt, sowie in der Regel aus einem diesen Faden in bestimmter Richtung umwundenen, äußeren Spiralfaden. Das Hauptstück ist im allgemeinen kurz, das Endstück ist zuweilen scharf abgesetzt.

Dazu von Einzelheiten:

*Bulimus* hat einen kleinen konischen Kopf. Das Mittelstück besteht aus dem zylindrischen Stütz- und einem in langen Windungen sich darum legenden Spiralfaden, auch nach hinten verjüngt. Dazu kommt noch ein feiner, mit dem Stützfaden eng verbundener, ebenfalls schraubig verlaufender Strang.

Bei *Succinea* werden die Spiralbänder verwickelter. Der kleine Kopf schmal oval, etwas schief gedreht. Das sehr lange Verbindungsstück zeigt mehrere verschiedene Bänder, die sich, wie überall, zu einer rechts gewundenen Schraube drehen, und zwar ist ein mehr hervortretender, breiter heller Strang, an dessen Mitte ein feiner dunkler liegt, von zwei schmäleren, gleich breiten und niedrigen Strängen getrennt. Die Deutung ergibt sich aus noch nicht ganz gereiften Spermien. Hier sieht man einen Stützfaden von einem dicken zylindrischen Spiralfaden umwunden. Nachher kommen



außer diesem flache Spiralfäden um den Stützfaden hinzu, bis sich schließlich der dicke Spiralfaden abflacht und noch über diese weglegt. Man hat sich wohl das Cytoplasma mit Mitochondrien und Nebenkern in spiralförmige Leisten von verschiedener Höhe geschraubt zu denken, die nachher niedergedrückt und aufeinander gepreßt werden.

Die Spermien von *Helix* (*pomatia* und *hortensis*) sind außerordentlich lang und haben einen schmalen, etwas schiefgedrehten Kopf. Das Verbindungsstück besteht aus einem Stützfaden und einem in langen Touren darum gewundenen Spiralfaden. Im Innern des ersteren läuft ein feiner Achsenfaden.

Die ziemlich kurzen Spermien von *Limax agrestis* zeichnen sich durch den spiral gewundenen Kopf aus. Das Verbindungsstück besteht ebenfalls aus dem Spiral- und dem Stützfaden, letzterer aber bildet wieder eine aus zwei Fäden gedrehte Schnur, mit einem Achsenfaden im Innern. Hinten ist die Grenze gegen das Hauptstück schwer zu erkennen. Es schließt mit einem blassen Endstück.

Die langen Spermien von *Physa* erscheinen etwas einfacher, der etwas unregelmäßige Kopf zeigt eine schwache Spiraldrehung, das Verbindungsstück läßt sich nicht in verschiedene Fäden zerlegen, sondern zeigt nur eine Doppelschraube, indem zwei Spiralkämme einander parallel verlaufen, in derselben dextrotropen Anordnung.

Der Kopf der langen *Planorbis*-Spermatozoen ist rübenförmig, einerseits eingeknickt, mit langem Spitzenstück. Das Verbindungsstück zeigt eine dreifache Schraubenlinie, so zwar, daß jedesmal der dritte Umgang stärker hervortritt. Dieser ist das Spiralband, das, wie unreife Formen lehren, aus Mitochondrien hervorgeht. Die beiden anderen Spirallinien gehören zum Stützfaden.

Die Spermien von *Limnaea* sind außerordentlich lang, sie scheinen in einiger Hinsicht gewissermaßen auf einer nicht ganz ausgereiften Stufe stehen geblieben zu sein, insofern noch mehr Teile von Cytoplasma erhalten sind, als gewöhnlich. Der kleine Kopf ist schief oval mit vorn abgerundetem Perforatorium. Hinten wird der Kopf, wie gewöhnlich, von einem Ring getragen, der aus dem proximalen Centrosom hervorgegangen ist; ebenso tritt durch den Ring der Achsenfaden, der vorn mit dem Centriol endigt. Aber hinter dem Ring folgt erst noch eine Art Halsstück, als ein blasser becherförmiger Kragen. Hier ist das Hyaloplasma geblieben, und der Kragen ist die Zellwand. Das sehr lange Zwischenstück verjüngt sich gleichmäßig nach hinten, wo es vom Hauptstück, d. h. der Endgeißel, scharf abgesetzt ist. Es wird bis zum Ende deutlich von drei parallelen Spirallinien umspinnen, so zwar, daß deren Schraubenumgänge sich nach hinten immer länger ausziehen und nach vorn zusammenschieben. Zwei von diesen Linien ragen stärker hervor, und Maceration zeigt, daß sie die beiden Seitenränder eines Spiralbandes darstellen; es handelt sich wohl um die Abflachung einer einseitigen



Längswulst des Cytoplasmas, die sich beim Zusammenknabern der langen Zelle abgeflacht hat. Die dritte niedrigste Linie wurde nicht erklärt.

Stimmen somit im allgemeinen die verschiedenen Pulmonatenspermien gut überein, so scheint *Ancylus lacustris* eine Ausnahme zu bilden, mindestens ein Extrem, nach den Abbildungen, die Retzius gibt, ohne im Text darauf einzugehen (l. c. Taf. IV). Hier ist der Kopf ganz außerordentlich lang, er beträgt wohl den vierten Teil der Länge des Verbindungsstücks, von dem er sonst, etwa nach der Figur von der Ackerschnecke, noch kaum den zwölften ausmacht. Dabei ist er kaum dicker, wie das Verbindungsstück und wie dieses, vollständig spiralg geschraubt, die Schraube mag 80 Touren beschreiben, oder wenn es, wie es scheint, eine Doppellinie sein sollte, die Hälfte. Vorn spitzt es sich ganz allmählich und gleichmäßig zu. Jüngere Köpfe sind viel kürzer, dick, rübenförmig mit Perforatorium. Auf weiterer Entwicklungsstufe wird die Verlängerung und Schraubenwindung sehr deutlich. Das Centrosom ist normal, ein Ring, vom Stäbchen durchbohrt, das vorn im Centriol endigt und hinten in den Achsenfaden übergeht. Dieses durchsetzt das Mittelstück, das merkwürdigerweise einfach zylindrisch bleibt, ohne alle Spiralstruktur. Hinten folgt eine blasse Endgeißel, kaum dünner als das Verbindungsstück. Das Auffallende würde also, wenn ich die Bilder richtig deute, die Tatsache sein, daß bei *Acroloxus* nur der Kopf die Spiralwindung aufweist. Man hätte hier etwa *Agriolimax* anzuschließen, bei dem Kopf und Verbindungsstück geschraubt sind, und dann die übrigen, bei denen die Spiraldrehung sich auf das Verbindungsstück beschränkt; höchstens zeigen noch Spermien, wie die von *Planorbis*, eine schwache Andeutung der Aufwindung des Kopfes.

Für die Schraubenwindung der Spermien dürfte Künkels Beobachtung an *Arion* von Interesse sein, wonach bei dessen unbeweglichen Samenelementen der Schwanz sich auf Wasserzusatz uhrfederartig zusammenrollt, als ein Beweis für die asymmetrische Struktur des Mittelstücks, dessen eine Längsseite offenbar mehr quillt als die andere. Die Ursache liegt wohl schon in dem Spermatidenstadium, wo der Achsenfaden, der vom distalen Centriol gegen das proximale durch das Cytoplasma sich hindurchschiebt, dem Nebenkern ausweichen muß.

Endlich noch die jüngste, höchst auffällige Angabe von Rieper, wonach bei *Succinea putris* zwei verschiedene Spermienarten vorkommen; die eine hatte einen bedeutend dickeren Kopf und Schwanz und eine größere Beweglichkeit als die andere, bei der der Kopf länger und schmaler, fadenförmig ist, was wohl an *Acroloxus* erinnert. An der Reife ist nicht zu zweifeln, da es sich um Sperma handelte, das eben bei der Begattung in die Bursa übertragen war. Bemerkenswert ist dabei, daß sich beide Formen voneinander getrennt hielten.



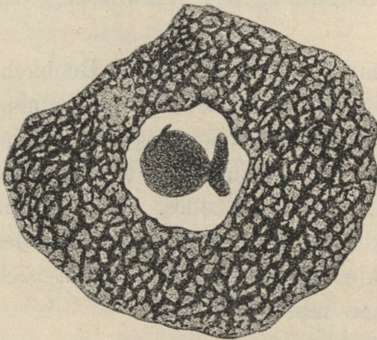
### Schicksale der Zeugungsstoffe während des Lebens der Schnecken.

Schon wenige Tage nach dem Ausschlüpfen enthält die Gonade von *Arianta arbustorum* nach Buresch in der Wand außer dem Keimepithel Nährzellen und vereinzelt junge Oocyten, im Innern Spermatogonien erster Ordnung. Man kann also weder von Proterandrie noch von Proterogynie reden. Nach kaum drei Wochen sitzen in der Wand der vermehrten Acini schon große Oocyten bis zu den jüngsten hinunter, der Hohlraum zeigt namentlich Spermatogonien zweiter Ordnung. Nach etwa andert-halb Monaten finden wir außer Spermatogonien erster und zweiter Ordnung Spermatocyten, zum Teil schon in Reifeteilung. Dann kommen reife Spermien hinzu. Bis zur Copula trifft man jederzeit alle Entwicklungsstadien der männlichen und weiblichen Elemente.

Aber nur die Spermien, die nach dem dritten Monat etwa auftreten, bleiben sämtlich erhalten. Nachdem sie die Hohlräume der Zwitterdrüse erfüllt haben, werden sie in den Zwittergang hineingedrängt, in dem sie sich das ganze Jahr über ansammeln, bis sie während der Begattung in den Epiphallus gelangen und durch das Secret des Flagellums zur Spermato-phore zusammengefaßt werden.

Anders die Eier. Während neue Oocyten heranwachsen, verfallen die größeren, solange die Schnecke noch nicht begattungsreif ist, der Degeneration, so für die jüngern Platz schaffend. Von früheren Autoren

Fig. 206.



*Helix arbustorum*. Degenerierte Eizelle.  
Nach Soós.

sind oft die Zerfallsprodukte des Chromatins als besondere normale Bestandteile gedeutet worden, Mitochondrien, Pseudochromosomen, Ergatoplasma. Die gelben Körnchen, die zuletzt übrig bleiben und ins Lumen fallen — vermutlich ein Fett — werden mit zur Ernährung der männlichen Zellen verbraucht. Auf die Einzelheiten ist namentlich Soós eingegangen. Danach unterliegen die Eier den verschiedensten Angriffen, nämlich von seiten der Leucocyten im Blute, der Spermatogonien und Spermatocyten, wie denn nach Platner den Geschlechtszellen von Anfang an eine gewisse eigene Beweglichkeit zukommt,

sowohl den Spermatiden wie den schon fast reifen Spermien. Die Amoebo-cyten dringen in die Oocyte ein und werden zu wachsenden Phagocyten, ähnlich die Spermatogonien; die Spermatiden und Zoospermien bleiben dagegen außerhalb und wenden nur ihren Kopf der Oocyte zu, die sie mit Hilfe eines Enzyms auf osmotischem Wege angreifen. Der Zerfall



der Oocyte beginnt mit Quellung des Nucleus und Nucleolus, die dann zerfallen; das Cytoplasma nimmt schließlich eine grobe, netzförmige Faserstruktur an (Textfig. 206).

Die Degeneration der Oocyten wird wohl am stärksten bei viviparen Formen, welche die wenigsten Jungen zeitigen, so nach Popoff bei *Paludina*, vermutlich ebenso bei viviparen Clausilien usw. In dieser Hinsicht wären Angaben von Nutzen, ob bei den Basommatophoren mit weit höherer Nachkommenschaft — nach Holzfuß eine *Limnaea stagnalis* mit etwa 10000 Jungen in 168 Gelegen — die Degeneration der Oocyten wegfällt oder doch in den Hintergrund tritt.

Diese fortlaufende Degeneration soll also mit der Regelung der Eizahlen zusammenhängen, eine zweite, tiefergreifende soll die Selbstbefruchtung verhindern:

Wenn eine voll ausgebildete Gonade alle Entwicklungszustände der beiderlei Geschlechtszellen enthält, so beginnt in ihr nach Buresch bei *Helix* mit dem Vorspiel und der Copula eine allgemeine Degeneration, die sich auf alle Zellen erstreckt mit Ausnahme allein der reifen Eier. Sowohl das Plasma des Syncytiums zerfällt, als auch die darin liegenden Kerne des Keimepithels, als auch die indifferenten Geschlechts- und die Nährzellen und die unreifen Oocyten, ebenso alle Stufen der losgelösten männlichen Elemente einschließlich der Spermien, soweit sie nicht die Zwitterdrüse verlassen haben. Mit dem Vorspiel setzt ja die Bildung der Spermatophore ein, wobei die Samenfäden in Menge durch das Vas deferens in den Epiphallus hinabgleiten. So soll es kommen, daß die Zwitterdrüse von Spermien ganz frei ist, wenn die Oocyten zum Zwecke der Eiablage ihre Follikel verlassen, wodurch der Ausschluß der Selbstbefruchtung durch das eigene Sperma in der Zwitterdrüse erklärt wäre. Inzwischen ist eine Begattung erfolgt oder mehrere. Die Spermatophorenhüllen werden in der Bursa aufgelöst, die befreiten Spermien fremder Herkunft wandern durch den Oviduct und den Eileiteranteil des Spermoviducts hinauf und befruchten das Ei, im allgemeinen wohl im Receptaculum (Vesicula seminalis autt.) oder beim Vorbeigleiten an ihm, bei *Arion*, der dieses Anhangs am Zwittergang ermangelt, in der Zwitterdrüse selbst, wie denn hier das Ei bereits im Follikel die Reifeteilungen durchmachen soll (s. u.).

So klar die Sache hier zu liegen scheint, so sind doch einige zweifelnde Erwägungen am Platze. Die Frage, ob stets nur eine Spermatophore in der Begattung ausgestoßen wird, erfährt möglicherweise eine abweichende Antwort bei Formen, die eine Anzahl von Spermatophoren im gleichen Zustand im Receptaculum zeigen, wie *Siphonaria* unter den Bas- und *Mariaella* unter den Stylommatophoren (s. o.). Die Umstände der Verbreitung sind hier leider der Entscheidung ungünstig.

Schwieriger erscheint der Ausschluß der Selbstbefruchtung durch Degeneration der Zwitterdrüse (mit Ausnahme der reifen Eier) bei Formen, deren Fortpflanzungsfähigkeit sich über mehrere Jahre erstreckt. So hat



Künkel nachgewiesen, daß *Campylaea* normalerweise mehr als zwei Jahre hintereinander zur Eiablage schreitet. Freilich hat er die Copula selbst nicht beobachtet, und man könnte vermuten, so unwahrscheinlich es klingen mag, daß sie nur in den ersten Jahren eintritt, und daß ein Teil des fremden Spermas für die künftigen Jahre aufgespart wird, wie es ähnlich bei Tacheen vorzukommen scheint, wenn man sie nach der Begattung isoliert hält. Aber die Annahme ist doch wohl äußerst mißlich, daß auch fertig gebildete Eier durch mehrere Jahre bewahrt werden, um erst später nach außen zu gelangen. Man wird sich dem Eindruck kaum entziehen können, daß bei den *Campylaeen* das volle Liebesleben in mehreren Jahren hintereinander neu einsetzt. Das hat aber die Kontinuität des Keimplasmas in der Gonade zur Voraussetzung, womit die ganze Deduktion Bureschs hinfällig würde.

Wieder andere Schwierigkeiten entstehen bei den Basommatophoren. Neuerdings hat Holzfuß *Limnaea* isoliert erzogen und zu überreicher Fortpflanzung gebracht bis in die vierte Generation hinab, ähnlich *Planorbis* und *Physa*. Bei *Limnaea* wurde auch die Selbstbegattung nachgewiesen. Zum mindesten bliebe der gleiche Nachweis noch für die beiden anderen Gattungen zu erbringen.

Namentlich aber wird die Annahme, die Selbstbefruchtung werde bereits in der Zwitterdrüse oder im Zwittergang durch die Räumung der Drüse bei der vollen Reife bewirkt, durch die Entdeckungen Künkels an unseren Nacktschnecken erschüttert, zum mindesten wird ein völlig neues Prinzip gegenübergestellt, dessen Ausdehnung noch zu untersuchen bleibt.

Nach Künkel vermögen sich alle deutschen Arion- und Limaxarten durch Selbstbefruchtung zu vermehren, in beliebige Filialgenerationen hinein. Die Selbstbefruchtung erfolgt aber nicht durch Selbstbegattung wie bei *Limnaea*, andererseits hat sie auch nichts zu tun mit der Befruchtung der Eier durch das gleichzeitig hinabgleitende Sperma, auf deren Verhinderung Bureschs Deduktionen hinauslaufen.

Am genauesten hat Künkel die Verhältnisse von *Arion empiricorum* bekannt gegeben. Bei diesem sollen zunächst die normalen Spermatozoen zu keiner Zeit beweglich sein, weder vor, noch nach der Copula, weder im Zwittergang, noch in der Bursa. Auch Mittel, welche die Bewegung der Limaxpermien steigern, wie Methylorange, erregen sie nicht. Sie werden rein passiv durch den Samenleiter während des Vorspiels in den Epiphallus überführt und hier binnen 20 Minuten zur Spermatophore vereinigt. Wie bereits erwähnt (S. 526), dient die Crista oder Hakenleiste der Hülle zum Öffnen und Entlassen des Spermas in die Bursa, die Auflösung durch deren Wandsecret erfolgt erst später und sekundär. Aber dieses Secret erstreckt nicht nur auf diese Hülle ihre Wirkung, sondern ebenso auf die Spermien, deren Schwänze einschließlich des Achsenfadens gelöst werden und vollkommen verschwinden. Die schwanzlosen Spermien-



köpfe wandern dann in den weiblichen Wegen hinauf und befruchten hoch oben die Eier, wozu die nicht umgewandelten, geschwänzten Spermien außerstande sind. Eine Trennung beider Elemente durch degenerative Ausräumung der Zwitterdrüse (s. o.) findet keineswegs statt, vielmehr passieren die Eier den Zwittergang, während er mit geschwänzten Spermien vollgefropft ist. Übrigens sah Künkel auch das erste und zweite Richtungskörperchen erst nach der Eiablage austreten, so daß danach die Reduktionsteilung keineswegs bereits in der Zwitterdrüse statthätte (s. o.). Die Verhinderung der Selbstbefruchtung beruht sonach auf dem Umstande, daß die Spermien erst in der Bursa eine Reifung durchmachen, die sie zur Befruchtung der Eier befähigt, gleichgültig, ob in die Bursa durch Copula fremdes oder durch innere Leitung eigenes Sperma gebracht wurde. Die Vermutung liegt nahe genug, daß solche innere Selbstbefruchtung bereits als altes Erbteil zu gelten habe, der Canalis junctor der Vaginuliden deutet in derselben Richtung.

#### Protandrie bei *Succinea*.

*Arianta arbustorum* würde höchstens im letzten Stadium rein weiblich sein, bei anderen Stylommatophoren scheint zeitliche Trennung der weiblichen und männlichen Entwicklung durchaus unsicher, sobald man mit Buresch auf die genaue Umwandlung des Keimepithels eingeht. Um so auffallender sind die Angaben Riepers für die Copula der Bernstein-schnecke. Hier fehlt ein eigentliches Vorspiel. Aber die Begattung, die nicht weniger als 7 bis 8 Stunden währt, ist insofern sehr intensiv, als sie das Gefühlsleben vollkommen einseitig beherrscht, die Tiere verfallen in eine Art Gefühlsstarre, wo sie gegen jeden anderen Reiz unempfindlich sind. Dabei verhalten sich die beiden Partner verschieden, die eine Schnecke mehr aktiv, die andere passiv. Die aktive besteigt die passive und sucht sie unter Umständen durch mehrfaches Umkreisen zu erregen. Dann werden die Penes ausgestülpt und unter schwach spiraliger entgegengesetzter Drehung der Vorderkörper in die Vulven eingeführt. Schließlich wird der Penis der passiven Schnecke zuerst wieder herausgezogen, und es zeigt sich, was das wichtigste, daß unter Umständen nur die passive Schnecke befruchtet ist. Vermutlich ist sogar die Begattung immer nur einseitig, denn das Sperma, das sich bei anderen passiven Partnern in der Bursa findet, kann ebensogut von einer früheren Copula herrühren, da die Begattung öfters wiederholt wird. Ausnahmslos ist der aktive Partner kleiner als der passive. Das heißt aber nichts anderes, als daß hier die ausgesprochenste Protandrie vorherrscht. Die jüngeren Tiere funktionieren lediglich als Männchen, dann vielleicht als Zwitter, die zugleich befruchten und befruchtet werden, zuletzt als Weibchen, die ihren Penis nur ausstülpen zur gegenseitigen Befestigung, nicht aber zur Samenentleerung.

Hier liegt ein klarer Übergang zwischen Stylommatophoren und Basommatophoren vor. Bei *Limnaea* verhält sich ja der weibliche Partner

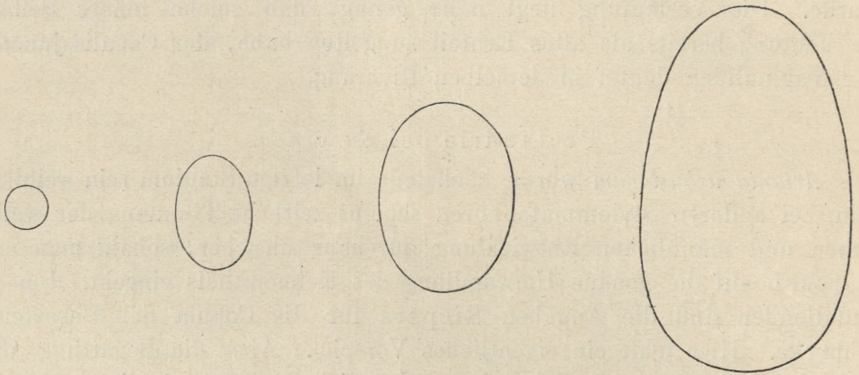


rein passiv, kriecht und frißt ruhig weiter, der männliche allein ist aktiv; und nur wenn Copulationsketten vorkommen, benehmen sich die Zwischenglieder als Hermaphroditen.

#### Anzahl und Größe der Eier.

Die größten Eier legt die Gruppe der Macroogona unter den Heliciden, die Achatinen und dergl. Ein neotropischer *Bulimus* hat längliche Eier mit einer großen Achse bis zu 4,4 cm (Cook). *Helix Waltoni* hat beim Ausschlüpfen die Größe einer erwachsenen *H. hortensis*. Es versteht sich von selbst, daß die Zahl solcher Eier nur gering ist. Das drastische Beispiel, welches Sarasin vor Augen führt, zeigt die Textfigur.

Fig. 207.



Eier von Stylommatophoren in ihrem gegenseitigen Größenverhältnis. Von links nach rechts *Helix pomatia*, *Bulimus oblongus*, *Achatina sinistrorsa*, *Bulimus Garcia-Moreni*. Nach P. und F. Sarasin.

Wenn die Größe im allgemeinen mit der Zahl der produzierten Eier abnimmt, so sind wir doch weit von einem genauen Einblick in diese Relation entfernt; denn es genügt nicht, einfach den Numerus eines Geleges der Vergleichung zugrunde zu legen, da er bei den verschiedenen Eiablagen desselben Individuums schwankt, die Größe der Eier aber konstant bleibt. Zum mindesten müßten wir die gesamte Eiproduktion einer Art kennen. Einige Fälle wenigstens hat Künkel durchgeführt, einen anderen Wotton. Danach copulierten zwei *Arion empiricorum*, A und B, am 10. September. A legte am 10. X. 80, am 16. X. 110, am 25. X. 77, am 8. XI. 82 und am 17. XI. 47 Eier, im ganzen 396, — B legte am 13. X. 246 Eier in 40 Stunden, am 26. X. 9, am 10. XI. 121, und am 30. XI. 101 Eier, im ganzen 477, welche zusammen  $\frac{3}{4}$  des Körpergewichtes ausmachten, so daß die erste Ablage von 246 Stück  $\frac{3}{8}$  des Körpergewichtes betrug. Künkels Angaben haben den Vorzug, daß sie von verschiedensten Typen den ganzen Lebenslauf klarlegen. Danach legen alle untersuchten Pulmonaten mehrmals Eier. Dabei ist es bezeichnend, daß Limnaeen und die einheimischen Nacktschnecken nach der



ersten Ablage noch beträchtlich weiter wachsen, sich verfärben noch im Gegensatz zu den Heliciden, die erst nach Fertigstellung des Gehäuses mit dem Fortpflanzungsgeschäft beginnen. Ein *Arion empiricorum*, ausgeschlüpft am 7. September 1903, copulierte am 26. Juni 1904, wurde dann isoliert und ergab folgende Produktion: 11. VIII. 155 — 15. VIII. 56 — 29. VIII. 109 — 7. IX. 95 — 20. IX. 53 — 29. IX. 29 — 5. X. 18, im ganzen 515 Eier. Die Zahlen lauten für einen *A. subfuscus*: 29. VI. 52 — 23. VII. 46 — 3. VIII. 43 — 11. VIII. 31 — 17. VIII. 12 — 25. VIII. 36 — 2. IX. 35 — 10. IX. 27 — 18. IX. 9, im ganzen 291 Eier. Ein anderes Tier derselben Art legte 12mal Eier ab, wog nach der ersten Ablage 1,38 g, nach der sechsten 2,08 g und nach der zwölften 3,16 g. Die im Laufe von 3 Monaten produzierten Eier wogen 3,85 g.

Für *Limax cinereoniger* folgendes Beispiel. Ausgeschlüpft war die Schnecke am 22. X. 1904.

Gelege	Datum	Eizahl	Zwischen 2 Eiablagen verflossen
1	28. VIII. 06	213	—
2	16. IX. 06	40	19 Tage
3	11. X. 06	67	25 „
4	27. VII. 07	250	9 Monate, 16 Tage
5	9. VIII. 07	49	13 Tage
6	3. IX. 07	139	25 „
7	1. X. 07	62	28 „

Summa 820 Eier

Die Schnecke stirbt am 7. X. 1907.

Die große Verschiedenheit in dem Datum, an welchem in den beiden Jahren die Fortpflanzung einsetzt, sowie in der Anzahl der Eier, die in jedem Jahre das erstmal bedeutend größer ist als bei den folgenden Gelegen, hat zu manchen scheinbaren Widersprüchen in der Literatur geführt.

*Amalia marginata* wird 8—10 Monate nach dem Verlassen der Eihülle fortpflanzungsfähig und erreicht ein Alter von  $2\frac{1}{2}$ —3 Jahren. Zur Eiablage, die in jedem Lebensjahre mehrmals stattfindet und in die Monate November bis Mai und Juni fällt, verkriechen sich die Tiere in die Erde. Die Eizahl in den einzelnen Gelegen schwankt zwischen 8 und 27.

*Limax tenellus* wird mit 8—9 Monaten fortpflanzungsfähig, setzt 4—6mal je 12—31 Eier ab und stirbt nach vollendetem ersten Lebensjahre, als einzige Ausnahme unter unseren *Limax*, die mehrjährig sind (s. o.). *Agriolimax agrestis* wird schon mit 5—6 Monaten fortpflanzungsfähig, legt mehrmals je 12—50 Eier ab und stirbt in der Regel in einem Alter von 9—10 Monaten, er wird höchstens 1 Jahr alt.



Von *Limnaea stagnalis* hat Künkel zwei Geschwister, die am 6. September 1905 ausgekrochen waren, bis zum Tode genau beobachtet. Sie begatteten sich wiederholt gegenseitig, so zwar, daß bald das eine, bald das andere Tier als Männchen diente. Die Eiablage begann, als die Schnecken A und B etwa halbwüchsig waren. Die Tabelle zeigt die Verteilung der Gelege auf die Monate. Daß auch der November und Dezember keine Unterbrechung zeigen, hat als Folge der Zimmerwärme zu gelten. Die Gelege enthielten im Durchschnitt je 100 Eier, so daß auf die einzelne Schnecke eine Gesamtproduktion von etwa 3000 Eiern fällt. Die letzten Gelege enthielten immer einige Eier mit 3—12 Dottern, aus denen aber keine Jungen schlüpften, vermutlich wegen der ungenügenden Menge von Nahrungseiweiß. Die Schnecken erreichten ein Alter von 2 Jahren.

## Anzahl der Gelege nach Monaten.

		<i>Limnaea stagnalis</i>		
		A	B	
im Juni	06	. . . 1	—	
„ Juli	„	. . . —	—	
„ August	„	. . . 1	1	(Gehäuse 25 mm hoch)
„ September	„	. . . 5	5	
„ Oktober	„	. . . 3	2	( „ 39 „ „ )
„ November	„	. . . 3	3	
„ Dezember	„	. . . 1	3	
„ Januar	07	. . . 1	1	
„ Februar	„	. . . 1	1	
„ März	„	. . . —	—	
„ April	„	. . . —	—	
„ Mai	„	. . . 2	2	
„ Juni	„	. . . 4	4	
„ Juli	„	. . . 4	3	( „ 43 „ „ erwachsen)
„ August	„	. . . 2	2	
„ September	„	. . . 2	1	
		30	28 Gelege	

Wesentlich verschieden verhält sich *Campylaea cingulata*. Hier erzielte Künkel die ersten Eier von Tieren, die im Alter von 11 Monaten das Peristom fertig ausgebildet haben, und zwar wurde vom Mai bis August alle 14—18 Tage ein Satz von 20—100 Eiern in die Erde oder unter Moos abgelegt. Dieselbe Schnecke begann im nächsten Jahre bereits Ende März und fuhr fort bis zum Juli; die Anzahl der Gelege und Eier war die gleiche wie im Vorjahr. Im nächsten Jahre wurden nur von Mitte Mai bis Juli im ganzen 3 oder 4 Gelege geliefert, mit je 20—40 Eiern; im folgenden begann das Legegeschäft erst im Juli, und



zwar wurden nur 2 oder 3 Gelege mit je 20—40 Eiern produziert. Dann wurden die Tiere hinfällig, nahmen wenig Nahrung zu sich und gingen im Oktober oder November nach erschöpfter Zeugungskraft ein. Die Campylaeen werden demnach 4—5 Jahre alt, unter den günstigsten Bedingungen. Sommerliche und winterliche Unterbrechungen im Freien würden wahrscheinlich Erschöpfung und Tod länger hinausschieben.

#### Dotter und Eiweiß.

Wie bei den Gastropoden überhaupt, füllt der runde Dotter nur einen geringen Teil innerhalb der Eischale aus. Bei *Limax campestris* beträgt sein Durchmesser nach Mark nur den zwanzigsten Teil von dem des Eies. Bei *Siphonaria lepida* ist der blaßgelbe Dotter nach Fujita etwas exzentrisch gelagert, und zwar nach dem Ende zu, das bei der Eiablage zuerst die Genitalöffnung verläßt. Warneck meldet vom Eiweiß eine chalazenartige Drehung. Nach Fujita enthält es feine Dotterkörnchen, welche sich bald unter Vacuolisierung auflösen, aber noch eine ungleichmäßige Anordnung, eine lichtere Stelle über dem animalen Pole des Dotters erkennen lassen. Weiteres am befruchteten Ei s. u.

#### Dottermembran.

Ob der Dotter von einer besonderen Dottermembran umhüllt wird, erscheint fraglich. Wierzejski erschließt sie daraus, daß ein solches Häutchen mitsamt den Richtungskörperchen bei der Gastrulation vom Embryo abgoleitet, kann aber über ihre ursprüngliche Existenz nichts aussagen.

#### Unterschied von rechts- und linksgewundenen Schnecken.

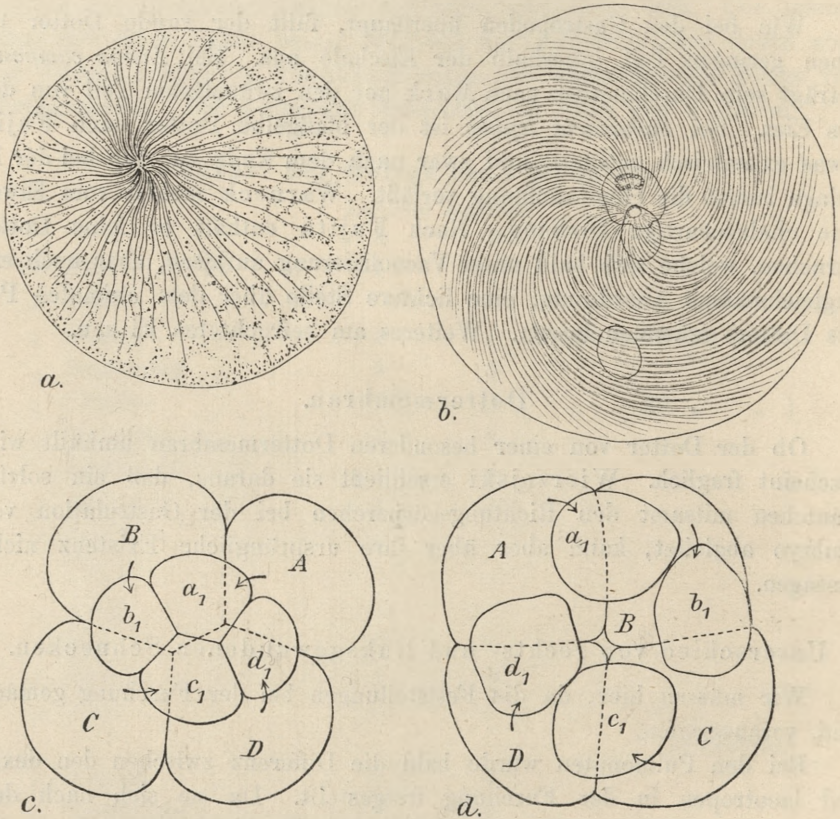
Wir müssen hier, da die Feststellungen bei der Furchung gemacht sind, vorausgreifen.

Bei den Pulmonaten wurde bald die Differenz zwischen den dexio- und laeotropen in der Furchung festgestellt. Da sie sich nach dem Spiraltypus vollzieht, ergibt sich leicht, daß die Abschnürung des ersten Quartetts der Micromeren von den Macromeren bei beiden Formen in entgegengesetzter Richtung sich vollzieht. Dabei kommen als linksgewundene *Physa*, *Ancylus*, *Planorbis*, als rechtsgewundene *Limax*, *Helix* usw. in Betracht. Es fragt sich aber, ob die Differenz bereits weiter zurückreicht und in der Struktur des noch ungefurchten Eies zu erkennen ist. Da scheint die Strahlung bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens entscheidend. In der Tat soll sie entgegengesetzt sein; besonders deutlich tritt sie auf bei *Limax*, wo Mark die spiralige Anlage zuerst nachwies. Weniger scharf ausgeprägt ist sie in dem entgegengesetzten Sinne bei *Physa*, aber doch nach Kostanecki und Siedlecki vorhanden, während Wierzejski sie auf dieser Stufe ganz leugnet, da er nur eine rein



radiäre Strahlung beobachtete. Hesse hat die Figuren im Schema vereinigt (Textfig. 208). Ganz anders würde das Urteil ausfallen, wenn man die Asymmetrie nach links oder rechts lediglich nach der ersten asymmetrisch auftretenden Blastomere beurteilt. Denn sie erscheint erst auf dem Stadium von ungefähr 145 Furchungskugeln (s. u.). Wie stark die dextrope Anlage überwiegt, dürfte auch daraus hervorgehen,

Fig. 208.



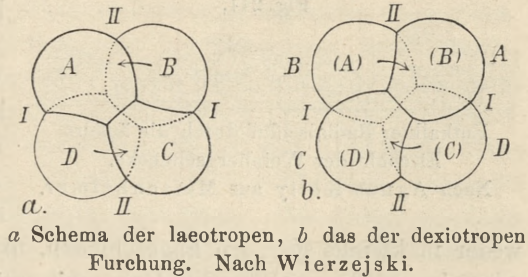
Strahlungen bei der Reifeteilung und Achtzellenstadium von *Physa* (ac) und *Limax* (bd).  
Nach Kostanecki und Siedlecki, Crampton, Mark und Meisenheimer.  
z. T. aus R. Hesse.

daß abnorm linksgewundene Exemplare der Weinbergschnecke immer nur rechtsgewundene Junge ergaben (Künkel u. a.). Das Experiment hat also bis jetzt nur das Überwiegen der Dextiotropie bewiesen. Vermutlich würde es zu einem anderen Ergebnis führen, wenn man sich an andere Formen wendete, namentlich wohl an manche Clausilien, die, normal linksgewunden, in Siebenbürgen wie in Italien, in lokal abgetrennten rechtsgewundenen Rassen vorkommen. Möglicherweise würden die Ergebnisse der Züchtung schon bei der Weinbergschnecke anders



ausfallen, wenn man sich nicht begnügte, von linksgewundenen Exemplaren die erste rechtsgewundene Generation zu züchten, sondern wenn man mit diesen Abkömmlingen weiter experimentierte.

Fig. 209.



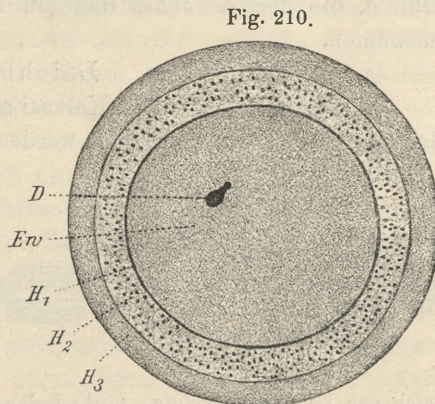
Wenn die verschiedene Windungsrichtung bei der ersten Reduktionsteilung, d. h. bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens, namentlich bei den laetotropen Formen noch wenig scharf ausgesprochen sein soll, so stimmen doch die Autoren

darin überein, daß im weiteren Verlauf kein Zweifel mehr bestehen kann. Die Teilungsspindeln irgendwelcher Meroblasten stehen bei laetotropen Formen stets senkrecht zu den entsprechenden bei dextotropen.

#### Form und Hülle des Eies.

Die Eier sind rund oder elliptisch, nicht selten wechselnd in demselben Gelege, so daß die auf den Formunterschied begründeten Art-diagnosen hinfällig werden. Bei den Basommatophoren drängen sie sich nicht selten, so daß die angrenzenden Flächen der Nachbarn eben werden und die mittleren Eier selbst polyedrische Gestalt annehmen. Bei den elliptischen Eiern endet bisweilen die Längsachse in einem knopfartigen Vorsprung wie bei einer Citrone, bei *Amalia* z. B., was mit der Struktur der Schale zusammenhängt (s. u.).

Die Eischale ist im einfachsten Falle eine strukturlose, elastische Membran, in anderen lassen sich mehrere Schichten unterscheiden. Künkel beschreibt bei *Campylaea cingulata* deren drei. Die innere dünne, aber zähe Hülle umgibt das Eiweiß, in dem der Dotter schwebt, die mittlere relativ dicke Schicht ist hyalin und gallertig, sie enthält regelrechte Kalkspatrhomboeder, auf denen die weißliche Färbung der Eier beruht; die äußere endlich



Ei von *Campylaea cingulata*. D Dotter. Ew Eiweiß.  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $H_3$  die drei Eihüllen. Nach Künkel.

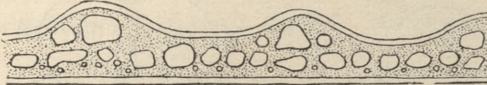
besteht aus einer mehrschichtigen, durchsichtigen, zähen Gallertmasse, die ebenso wie die mittlere eine gewisse Wassermasse aufsaugen und quellen kann, zum Schutze des Embryos gegen Trockenis. Von der Weinberg-



schnecke gibt A. Kelly einen Schalenschliff, die die Einlagerung des Kalks zeigt (Textfig. 211).

Der Kalk fällt weg bei den Basommatophoren und anscheinend überhaupt bei allen denen, die ihre

Fig. 211.



Entkalkter Radialschliff durch die äußere Eischale der Weinbergschnecke.  
Nach Agnes Kelly aus Meisenheimer.

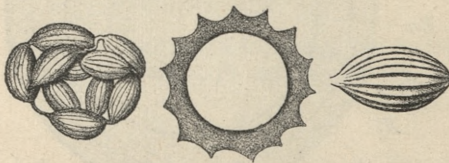
Eier zu einem Laich vereinen (s. u.). Sonst richtet sich seine Menge wohl nach der Feuchtigkeit des Raumes, in dem die Eier untergebracht werden. Bei *Arion* wird nach Künkel der Kalk, je nach den Arten, entweder in kleinen Körnern abgeschieden, die sehr dicht beieinander liegen oder in größeren Rhomboedern, mit größeren Zwischenräumen. Die ersteren, zu denen die von *A. empiricorum* gehören, erscheinen reinweiß.

Für *Limax campestris* s. *laevis* gibt Mark im wesentlichen zwei Schalenschichten an, von denen die dicke äußere wieder sich in viele einzelne Lagen zerlegen läßt. Von ihnen sind die äußeren fester, die innerste ist ganz weich. Die Schichtung ist am deutlichsten im Äquator des Eies, sie nimmt ab gegen die spitzen Pole, an denen sie schließlich ganz wegfällt, woraus sich die erwähnte knopfartige Verdickung dieser Pole erklärt. Die innere Schicht ist dagegen dünn und vollkommen homogen, sie entspricht etwa der inneren Eihaut des Vogeleies. Die Lagen der äußeren Schicht sind quellbar, die innere Schicht nicht. Wenn daher die Eier bei Trockenis schrumpfen und bei Feuchtigkeit wieder zur normalen Gestalt aufquellen, so beruht die Volumänderung auf der äußeren Schicht, die innere Eihaut dagegen legt sich bei Schrumpfung in Falten zusammen.

#### Laichbildung.

Alle Eier mit weißer Kalkschale dürften einzeln abgelegt werden. Bei manchen Nacktschnecken werden sie durch einen gallertigen Überzug,

Fig. 212.



Laich von *Vaginula punctata*. Links Laich, rechts einzelnes Ei, in der Mitte Hülle im Querschnitt. Nach Simroth.

der zwischen ihnen zu einem dünnen, kurzen Faden zusammensinkt, zu einer rosenkranzförmigen Laichschnur verbunden; so gelegentlich bei *Limax flavus*. Bei Vaginuliden und Oncidiiden wird sie zur Regel. Bei *Oncidiella celtica* sind die Eier zunächst mit ihren spitzen Polen durch einen derberen Funiculus verbunden, und die ganze Schnur

erhält dann noch einen gleichmäßigen Gallertüberzug (1191). Es ist wohl anzunehmen, daß der Funiculus mit der Eischale gleicher Herkunft ist, der Überzug aber weiter distal geliefert wird. Beziehungen zu lokalisierten Drüsen sind allerdings nicht nachgewiesen. Bei den Vaginuliden tritt der



Überzug auf den Eiern selbst meist weniger hervor, ist aber als Verbindungsstrang deutlich. Anders bei einer columbischen Art (Textfig. 212). Hier hat jedes Ei seinen Überzug, mit eingelagerten seidenglänzenden Streifen, die meridianartig von Pol zu Pol ziehen. Im Wasser quellen sie auf zu starken gekielten Längsrippen, und der Glanz verschwindet zugunsten einer gleichmäßigen hyalinen Gallerte. Hier scheint ein besonderer Trockenschutz gegeben. Von der afrikanischen *V. Vosseleri* beschreibt Vosseler einen Überzug und eine Durchsetzung des ganzen Haufens mit dunklen Würsten, die wie Faeces aussehen, aber beträchtlich dünner sind. Die Sache findet ihre Erklärung darin, daß die Schnecken vor der Eiablage, wenn der Uterus von Eiern strotzt, keine Nahrung aufnehmen. Die Ablage geschieht dann so, daß die Schnecke sich im Kreise bewegt und die Laichschnur entsprechend zu einem Haufen aufwindet. Durch den erhöhten Tonus der Hautmuskulatur werden dabei vermutlich nicht nur die Eier entleert, sondern auch die dünnen Faeces, entsprechend der geringen Darmfüllung. Ob eine bestimmte Schutzanpassung damit verbunden ist, bleibt fraglich, denn ich fand die gleiche Bildung, aber nur gelegentlich an einem Teil der Schnur bei einer neuceledonischen Art aus der Gruppe der *Vaginula Hedleyi*.

An diese Laichform schließt sich am engsten das Gelege von *Siphonaria* an, nach Fujita.\*) Die Schnur bildet eine offene Ellipse. Die Eier sind oval und haben eine doppelte Hülle, eng aneinandergelegt. Die äußere lieferte auch hier die Fäden, durch welche die spitzen Pole der Eier miteinander verbunden sind. Nach außen folgt eine Schleimschicht von gleichmäßiger Dicke, also rosenkranzförmig (XXXVIII 1. 2).

Die Basommatophoren scheinen einen Schritt weiter gegangen zu sein in der Anpassung aus Wasser, insofern als der verbindende Strang zwischen den Eikapseln wegfällt. Sie liegen einfach in einer gleichmäßigen Gallerte, die entweder länglich ist und dann wenigstens noch etwas gekrümmt sein kann oder bei flacher Scheibenform jede Erinnerung an die spiralförmige Aufwindung eingebüßt hat. Längliche Laichwülste legen die Limnaeen, mehr scheibenförmig *Planorbis*, *Physa* und *Ancylus*, letzterer mit einer geringen Zahl relativ großer Eier, etwa einem halben Dutzend. *Physa fontinalis* legt nach Wierzejski vom Frühjahr bis zum September, am reichlichsten im Mai und Juni, nachher abnehmend. Die Normalzahl der Eier beträgt 10, doch steigt sie gelegentlich aufs Doppelte. Unregelmäßigkeiten werden durch Hunger, durch Sauerstoffmangel und andere ungünstige Umstände bedingt. Bisweilen enthält der oblonge Schleimklumpen gar keine Eier, sondern nur weißliche Spermaballen. In der Regel enthält jede Kapsel einen Dotter, in abnormen Fällen aber eine große Zahl, wohl 20 und mehr, womit dann Abnormitäten an den Embryonen verbunden zu sein pflegen.

\*) T. Fujita, On the formation of germinallayers in *Gastropoda*. Journ. of the college of sc., of Tokyo. XX. 1905.



Bei *Gadinia* ist nach Schumann (l. c.) die weibliche Öffnung durch eine quer verlaufende Furche mit der Öffnung der Fußdrüse verbunden, daher vermutlich deren Sekret sich an der Laichbildung beteiligt, wie bei vielen Vorderkiemern.

*Succinea* bezeugt ihren amphibiotischen Charakter auch in der Eiablage (Fol). Laich, der auf oder in feuchtem Boden abgesetzt wird, gleicht dem von *Limax*, die Eier sind also zu einem Rosenkranz vereinigt; bei Ablage im Wasser dagegen entsteht durch Quellung der äußersten Hülle ein echter wurstförmiger Basommatophorenlaich.

Es leuchtet ein, daß die Drüsen des weiblichen Geschlechtsganges in deren verschiedenen Abschnitten funktionell ein wenig differieren müssen, um die Verschiedenheiten der Eischale und der Laichgallerte zu bilden. Aber die Unterschiede scheinen zu unbedeutend, als daß man die einzelnen Abschnitte auseinanderhalten könnte. Am weitesten gehen ja die Differenzen bei den Basommatophoren, dem Aufquellen im Wasser entsprechend; und doch sollte man bei den Landformen wohl die schärfste Abtrennung einer Kalkdrüse erwarten.

#### Eiablage und Brutpflege.

Es scheint bei den Landschnecken alles darauf anzukommen, daß die Eier in einem Raum mit gleichmäßigem Feuchtigkeitsgehalt der Luft untergebracht werden. Vermutlich beruht auch die bei ihnen sporadisch in den verschiedensten Familien vorkommende Ovoviviparität auf dem gleichen Prinzip, ist also aus der zur Zeit der Eiablage herrschenden relativen Trocknis zu erklären. Sie fehlt den Basommatophoren daher durchweg.

Die Unterschiede der Gelege beruhen, wie erwähnt, auf der Anzahl der Eier, auf dem Kalkgehalt der Schale und auf der Verbindung der Eier zum Laich. Wenn die Anzahl der Eier im allgemeinen umgekehrt proportional ist ihrer Größe, so bestehen doch spezifische Abweichungen, je nach der Familie oder Gattung, ganz abgesehen von der Abnahme der Zahl in den späteren Gelegen (s. o.). Es scheint, daß größere und große Eier durchweg die stärksten Kalkschalen haben.

Im Wasser fällt diese Rücksichtnahme natürlich fort. Auf dem Lande werden zunächst Orte aufgesucht, die ohne weiteres den Anforderungen genügen, d. h. am gleichmäßigsten durchfeuchtet bleiben, zwischen moderndem Laub, am Boden, in Moos u. dergl. Sie erfordern weiter keine Vorbereitungen. Anders bei den Heliciden, die aktiv durch bohrende Bewegungen des Fußes eine Höhlung in der Erde herstellen mit geglätteten Wänden. Meisenheimer hat zuletzt diese Leistung von der Weinbergschnecke beschrieben. Indem sich das Tier in den Boden zu bohren sucht und dabei die Erde verdrängt, entsteht eben ein kurzer, weiter Trichter, in welchem die Schale stecken bleibt, dann folgt ein enger Gang und zuletzt die erweiterte, runde Höhlung, durch den Druck



der allseitig arbeitenden Sohle erzeugt. Nachdem die Nisthöhle geschaffen, läßt die Schnecke, indem sie den erschlafften Vorderkörper in die Öffnung nach unten hängen läßt, die Eier einzeln fallen. Schließlich wird die Öffnung mit Erde leicht verschlossen, so daß der Ort sich nicht mehr verrät. *Campylaea cingulata* verfährt nach Künkel\*) entweder ebenso, oder sie birgt die Eier einfach unter Moos.

Die Endodontide *Libera* von den Gesellschaftsinseln benutzt als Bruthöhle den Nabel des Gehäuses. Bei der halb-wüchsigen Schale ist er nach Garrett ein weit offener Becher, mit der Bildung der beiden letzten Umgänge wird er verengert. Dann wird die Höhlung durch 4 bis 6 Eier ausgefüllt. Bei einigen Arten wird er nachher durch eine ganz dünne Schalenplatte von der Spindelseite her nahezu geschlossen. Um das Auskriechen der Jungen zu ermöglichen, wird die Platte entweder abgebrochen oder resorbiert.

Bei den auf Bäumen lebenden Cochlostylen beobachtete Semper die Eiablage in Blätter, die tütenförmig zusammengedreht und mit Schleim verklebt werden. Sarasins sahen *Cochlostyla leucophthalma*

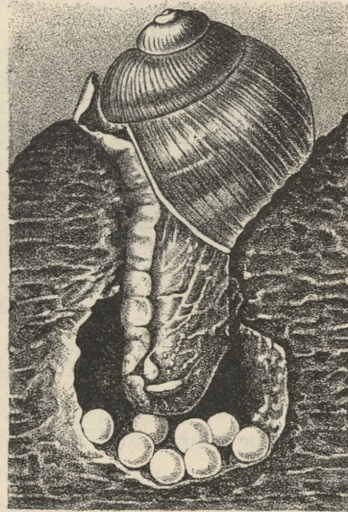
ein wenig anders verfahren. Sie hatte die Ränder eines Blattes von der Spitze her zusammengebogen und mit Schleim zusammengeheftet, mit dem gleichzeitig der ganze Innenraum ausgekleidet war. Er schien vom Fuß und Mantel, nicht aber aus der Fußdrüse zu stammen. Aus der Blattfläche war ein Stückchen ausgefressen und durch ein Schleimfenster verschlossen, vermutlich für die Atmung der Embryonen. Nachdem die Eier in die Höhlung abgelegt, erfolgt der Verschuß an der Basis des Blattes. Da es am Zweig und grün bleibt, könnte wohl die fortdauernde Assimilation etwas Sauerstoff liefern (Textfig. 214).

Die Bulimulide *Liguus*, die oben auf Bäumen lebt, birgt ihr Gelege nach Pilsbry gleichwohl am oder im Boden.\*\*)

Es bleiben somit nur ganz wenig Formen, die sich bei der Eiablage vom Boden freimachen.

Vivipar, bzw. ovovipar sind eine große Anzahl Pulmonaten. Die Erscheinung tritt sporadisch auf, so daß selbst eine Gattung eierlegende

Fig. 213.



Eiablage von *Helix pomatia*.  
Nach Meisenheimer.

\*) Künkel, Zuchtversuche mit *Campylaea cingulata* Studer. Abhdlg. Senckenb. Naturf. Ges. XXXII. 1910.

\*\*\*) H. Pilsbry, A study of the variation and zoogeography of *Liguus* in Florida. Journ. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia. XV. 1912.

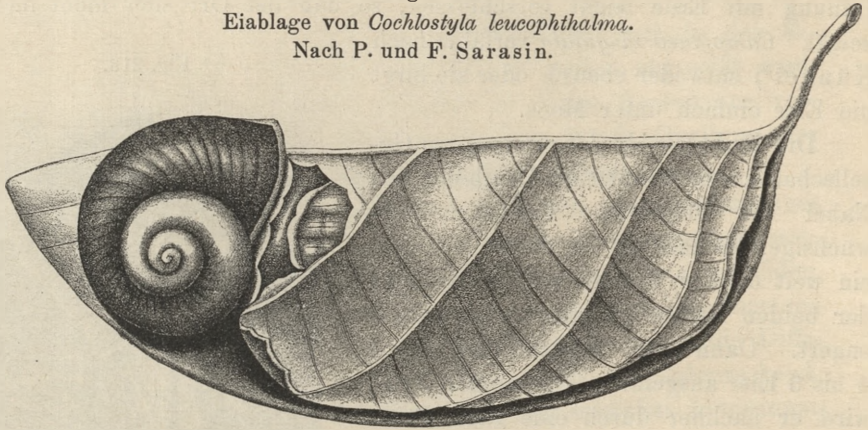


und lebendiggebärende Arten umfassen kann. Immerhin läßt sich eine gewisse Beziehung erkennen, weniger allerdings eine systematische, als

Fig. 214.

Eiablage von *Cochlostyla leucophthalma*.

Nach P. und F. Sarasin.



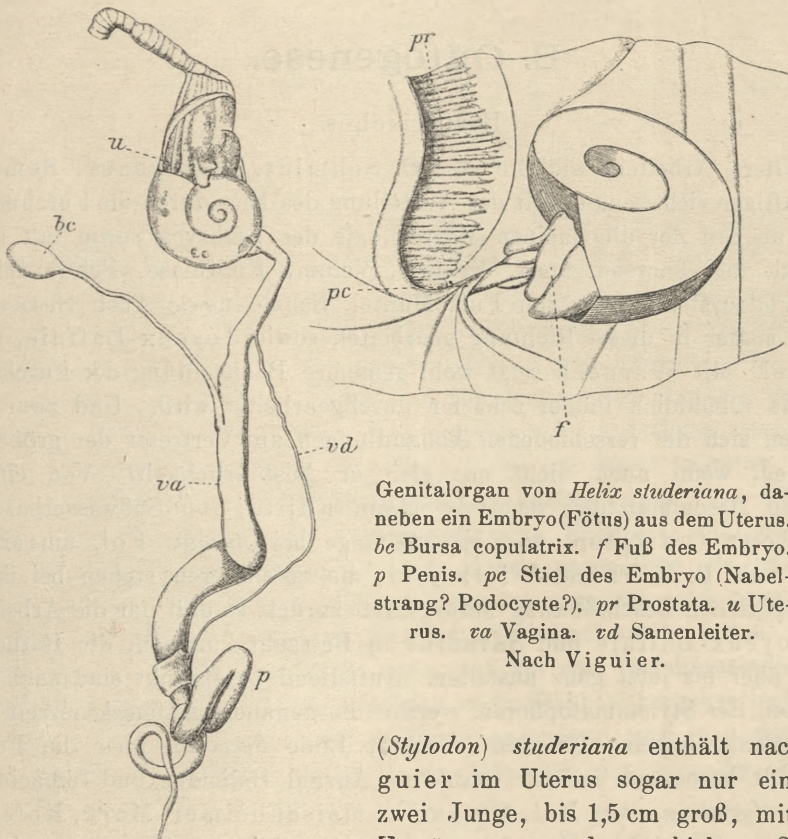
eine ökologische. Im Wasser scheint nur Eiablage zu herrschen (ganz im Gegensatz zu den Prosobranchien), daher es kein vivipares Basomatophor gibt. Von den Soleoliferen ist mit Sicherheit nur eine vivipare Vaginulide zu nennen, *Pleuroprocta zootoca n. sp.*, merkwürdigerweise von Kamerun, d. h. vom Schnittpunkt des Äquators mit dem Schwingungskreis. Von den Stylommatophoren dürften alle Nacktschnecken und Halbnacktschnecken Eier legen, vermutlich weil ihre Eigentümlichkeiten auf besonderem Feuchtigkeitsbedürfnis beruhen. Unter den beschalteten Stylommatophoren dagegen gibt es eine ganze Reihe viviparer, beinahe aus allen Familien, soweit die Systematik ein Urteil gestattet. Am wenigsten kommen wohl die Raublungenschnecken in Frage, schon weil sie sich am und im Boden halten, zuerst noch *Glandina* und die Heliciden. Bei Vitriniden und ähnlichen ist das Urteil erschwert, da die Systematik noch schwankt; auch sie treten bei ihrem großen Feuchtigkeitsbedürfnis in den Hintergrund. Am häufigsten ist die Erscheinung jedenfalls bei Schnecken in trocknerem Klima, Lebensweise an nackten Felswänden, wie bei unseren *Clausilia*, *Balea* u. dergl. Die Liste, die früher Rochebrune zusammenstellte, reicht nicht mehr aus, da immer neue Angaben auftauchen, von *Achatina*, *Pupa* usw. Einzelne Fälle sind bereits bei den Geschlechtswerkzeugen erwähnt.

Die Anzahl der Jungen im weiblichen Teil des Spermovidukts, der zum Uterus erweitert ist, schwankt nach den Arten. *Partula gibba* enthält nach Quoy und Gaimard (Voyage de l'Astrolabe S. 113) eine ziemliche Menge. Unsere kleine *Helix rupestris* beherbergte nach Moquin-Tandon (Journ. de conchyl. 1853, S. 225) 3 oder 4 oder 7 Stück, von denen die größten 0,8 mm maßen und anderthalb Schalenumgänge hatten. *Helix inaequalis*, nach Steenstrup eine Raublungenschnecke, enthielt nach



Fischer (ibid. 1873, S. 8) ungefähr ein Dutzend in ganz verschiedenen Entwicklungszuständen, ähnlich *Paludina*, die untersten waren die größten, Eier von 3 mm Durchmesser, auffallenderweise kalkschalig, darin Embryonen mit zwei Schalenumgängen. Bei unseren Clausilien, soweit sie vivipar sind, bleibt die Zahl meist viel niedriger, ähnlich bei *Helix (Stylodon) unidentata* nach Dufo, wo sich entweder zwei ziemlich gleichgroße Embryonen finden, oder auch drei, wobei der dritte viel kleiner bleibt. *Helix*

Fig. 215.



Genitalorgan von *Helix studeriana*, daneben ein Embryo (Fötus) aus dem Uterus. *bc* Bursa copulatrix. *f* Fuß des Embryo. *p* Penis. *pc* Stiel des Embryo (Nabelstrang? Podocyste?). *pr* Prostata. *u* Uterus. *va* Vagina. *vd* Samenleiter.

Nach Viguier.

(*Stylodon*) *studeriana* enthält nach Viguier im Uterus sogar nur ein oder zwei Junge, bis 1,5 cm groß, mit zwei Umgängen an der gekielten Schale,

die einen abweichend striierten Apex darstellt, mit sehr regelmäßigen gekörnten Streifen, während nachher glatte Zuwachsstreifen folgen. Leider sind Viguier's Angaben nicht ganz präzise. Der Uterus ist dünnwandig und aufgetrieben mit zwei dünnwandigen Taschen, darin der Embryo, in eine dicke weißliche Masse gebettet. Aus dem Fuß kommt ein gedrehter Stiel, der sich dann zu einer Art Placenta erweitert. Das wäre wohl die höchste Form der Brutpflege. Die Tragzeit dauert nach Dufo 60 Tage. Die Jungen kommen heraus, während die Mutter in ihrer Schale retrahiert bleibt, durch eigene Bewegung (sollte sie nicht der Muskel-



tonus des Integuments der Mutter herausdrücken?). Die Mutter schrumpft während der Tragzeit auf die Hälfte zusammen. Der kümmerliche Zustand zeigt sich ebenso in ihrer Blässe, gegenüber der kräftigeren Färbung nicht trächtiger Exemplare.

## B. Ontogenese.

### Historisches.

Ältere Arbeiten, wie die von O. Schmidt, Gegenbaur, Semper beschäftigen sich weniger mit der Aufteilung des Eies durch die Furchungsfolge, als mit der allgemeinen Morphologie des Embryos, sowie mit Embryonal- und Larvenorganen, Urniere, Velum, Kopfblase, Schwanzblase oder Podocyste, Anlage von Fuß, Mantel, Schale usw. Auch Sarasins haben später in dieser Richtung gearbeitet, sowie Joyeux-Laffuie, und Künkel. Mit Warneck setzt wohl genauere Beobachtung der Furchung ein, die allmählich immer schärfer durchgearbeitet wird. Und zwar erstrecken sich die verschiedenen Abhandlungen auf Vertreter der größeren Gruppen, wenn auch nicht mit gleicher Ausführlichkeit. Von einem marinen Basommatophor berichtet allein Fujita, von Süßwasserbasommatophoren Crampton, über die Anfänge bei *Ancylus* Fol, am exaktesten wohl C. Rabl und Wierzejski; die Soleoliferen stehen bei ihrer geographischen Beschränkung naturgemäß zurück, so daß nur die Arbeiten von Joyeux-Laffuie und Sarasins in Betracht kommen, die Rathouisiiden aber bis jetzt ganz ausfallen. Auffallend beschränkt sind auch die Familien der Stylommatophoren, welche die genauere Aufmerksamkeit auf sich gelenkt haben. Es sind in erster Linie *Succinea*, über die Ferd. Schmidt besonders berichtet hat, eine Anzahl Heliciden und Limaciden, *Limax*, *Agriolimax* von Fol, Sarasins, Meisenheimer, Mark, Kofoid, Holmes, Linville, Henchmann u. a. Bei weitem die meisten Familien harren noch der Aufklärung, so die Janelliden, Philomyciden, die Vitriniden, Zonitiden, Buliminiden, Pupiden usw. Gelegentlich kommen Beobachtungen dazu über vivipare Formen, selbst über *Clausilia* besitzen wir nur die ältere Arbeit von Gegenbaur, ohne daß der wichtige Vergleich zwischen einer viviparen und einer oviparen Form durchgeführt wäre. Wenn solche Beschränkung auch für die grundlegende Auffassung schwerlich nachteilige Folgen hat, da sich für die Gastropoden im allgemeinen immer schärfer ein gleiches Grundschema der Entwicklung herausstellt, wie namentlich Pelsener kürzlich durchgeführt hat, so fehlt doch



für den morphologischen Vergleich der häufig abweichenden Organe noch vielfach die entwicklungsgeschichtliche Grundlage. Namentlich sieht man sich vergebens nach Arbeiten um, welche die Organogenese abweichender Gruppen behandeln. Hier kommt etwa die Abhandlung von Heyder (s. S. 377) über die Mantelorgane der Arioniden, von Klotz über die Entwicklung der Genitalorgane von *Limnaea* in Betracht. Weitere Aufschlüsse findet man aber bei Autoren, welche bei Behandlung ausgebildeter Formen noch postembryonale Veränderungen nachweisen, an den Genitalien, an den Centralganglien, an der Schale. Eine besondere Richtung schlagen endlich die Arbeiten von Lang und Künkel ein, die sich mit Vererbung und Bastardierung befassen oder Züchtung von linksgewundenen Exemplaren sonst rechts gewundener Arten anstreben.

Schließlich gehört die Fähigkeit, verloren gegangene Teile wieder zu ersetzen, unter die postembryonale Entwicklung. Die Regenerationsvorgänge werden gerade in letzter Zeit eifrig studiert.

#### Allgemeines über die Entwicklung. Embryonalorgane.

Es scheint für die Pulmonaten allgemeine Regel zu sein, daß sie in der definitiven Form der Erwachsenen die Eischale oder Eikapsel verlassen, so daß sie nachher nur noch auswachsen und namentlich die Genitalorgane entwickeln. Manche anderen Organe erleiden zwar noch Um- und Weiterbildungen, die Schale, die Sohle, die Cerebralganglien, die Lunge u. dergl., sporadisch und in verschiedener Abstufung, ohne indes die äußere Gestalt wesentlich zu ändern. Es ist daher ungenau, wenn viele Abhandlungen von larvalen Organen und Larven reden. Von äußeren Organen kommen während der Ontogenese Velum, Kopfblase und Schwanzblase oder Podocyste in Betracht, von denen namentlich die letzteren außerordentliche Bedeutung erlangen können, aber sie sind beim Ausschlüpfen der jungen Schnecke so gut wie verschwunden; und da es keineswegs als ausgemacht gelten kann, daß sie von Vorfahrenstadien als Organe des freilebenden Tiers ererbt und in die Eikapsel zurückverlegt sind, so haben sie nur als embryonale Organe zu gelten, und man darf nur von Embryonen sprechen. Anders die Urnieren, die aber das äußere Aussehen nicht beeinflussen.

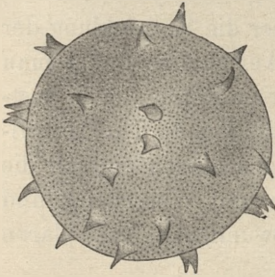
#### Die Befruchtung.

Von dem Eindringen des Spermatozookopfes und der Vereinigung des weiblichen und männlichen Vorkerns ist wohl nichts besonderes zu berichten, was von der allgemeinen Regel abweicht, wohl aber von der Einrichtung, durch welche bei *Helix pomatia* eine Polyspermie oder Überbefruchtung verhindert wird. Von Pérez und Garnault bereits gesehen, aber unrichtig gedeutet, ist sie erst durch Meisenheimer klar interpretiert. Hier erfolgt die Befruchtung im Receptaculum seminis (Befruchtungstasche Meisenheimer), das von (fremdem) Sperma strotzt.



Nach erfolgter Befruchtung treten auf der Oberfläche des Eies zerstreute kleine Höckerchen auf, die sich zu stachelartigen, 1-, 2- oder 3spitzigen Gebilden erheben und das ganze Ei mit einem Stachelkleid umgeben. Die Stacheln sind von einer homogenen Hülle, die in die Dottermembran übergeht, umgeben und mit Dotter erfüllt. Etwa beim Eintritt in den Ovidukt, d. h. in die weibliche Rinne des Spermovidukts, zieht sich der Dotter heraus aus den Stacheln, die nun abgeworfen werden. Es erfolgt die Umhüllung mit Eiweiß und beim Hinabwandern mit den verschiedenen Schalen-schichten, zuletzt mit Kalk.

Fig. 216.



Eizelle der Weinberg-  
schnecke aus dem Recep-  
taculum seminis mit  
Stachelkleid.  
Nach Meisenheimer.

Unbefruchtete taube Eier scheinen nicht selten vorzukommen. Nach Wierzejski (s. u.) sind sie am häufigsten, wenn bei Basommatophoren gelegentlich zahlreiche Dotter in eine Schale gelangen.

### I. Die Furchung bis zum Beginn der Gastrulation.

Je peinlicher die Untersuchungen der Furchung in neuerer Zeit durchgeführt sind, etwa von C. Rabl an, wobei besonders Mark, Kofoid, Meisenheimer, Holmes, Fujita, F. Schmidt, Kostanecki und Wierzejski zu nennen sind, um so schärfer stellt sich die Übereinstimmung mit den übrigen Mollusken, zunächst mit den Prosobranchien heraus, wenn auch im einzelnen, besonders in bezug auf die Mesodermbildung, noch Unklarheiten oder Besonderheiten bestehen bleiben. Die Fortschritte betreffen vielfach Feinheiten, wie die Furchungshöhle und den Zusammenhang der Blastomeren untereinander. Eine Schwierigkeit in der Benutzung der Literatur ist durch die abweichende Nomenklatur der Blastomeren entstanden, die Kofoid eingeführt hat, um ein gleichmäßiges Schema ohne Rücksicht auf die Größe der Furchungskugeln, auf die Differenz also zwischen Macro- und Micromeren zu gewinnen und dadurch die unmittelbare Vergleichung mit der äqualen Furchung anderer Tiergruppen zu ermöglichen. Er verzichtet also auf die Benutzung großer Buchstaben, sowie auf die Zahl vor diesen, um die Macromerengenerationen, je nach der Abschnürung von Micromeren, zu kennzeichnen; vielmehr wird alles gleichmäßig durch kleine Buchstaben und deren Exponenten ausgedrückt. Da die Mehrzahl der Autoren bei den Bezeichnungen geblieben ist, wie sie bei den Prosobranchien verwendet werden, bleibe ich auch dabei. Tatsache und Auffassung laufen ja auf dasselbe Ziel hinaus.

Wierzejski hat bei *Physa fontinalis* und *Ph. (Aplexa) hypnorum* die Furchung streng bis zum Stadium von 123 Blastomeren, dann im einzelnen die Ectomerenquartette und die Anlage der Organe am schärfsten verfolgt, unter fortwährender Vergleichung mit anderen Formen, daher sich die Darstellung ihm am besten anschließt.



## Von der Eizelle nach der Reduktionsteilung bis zum Stadium von 24 Blastomeren.

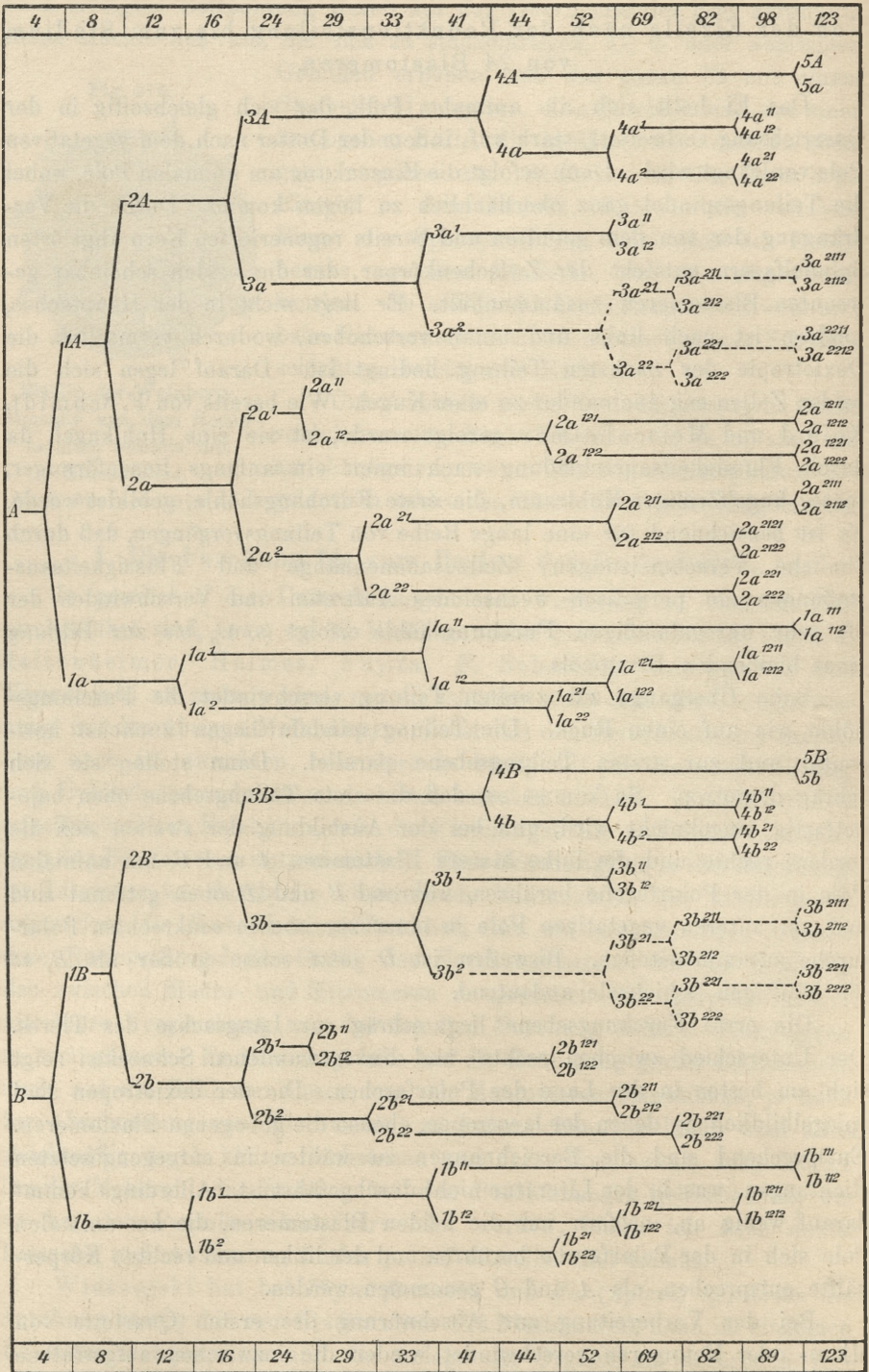
Das Ei hellt sich am animalen Pole, der sich gleichzeitig in der Querrichtung verbreitert, stark auf, indem der Dotter nach dem vegetativen Pole verdrängt wird. Dann erfolgt die Einsenkung am animalen Pole, wobei die Teilungsspindel ganz oberflächlich zu liegen kommt. Durch die Verdrängung der von dem geteilten und bereits regenerierten Kern abgelösten Spindelfasern entsteht der Zwischenkörper, der die beiden scheinbar getrennten Blastomeren zusammenhält. Er liegt nicht in der Hauptachse, sondern ist nach links und unten verschoben, wodurch vermutlich die Dexiotropie der nächsten Teilung bedingt ist. Darauf legen sich die beiden Zellen eng aneinander zu einer Kugel. Wie bereits von F. Schmidt, Kofoid und Meisenheimer gezeigt wurde, ist sie eine Hohlkugel, da durch Flüssigkeitsausscheidung nach innen ein anfangs linsenförmiger, später kugelförmiger Hohlraum, die erste Furchungshöhle, gebildet wurde. Es ist bezeichnend für eine lange Reihe von Teilungsvorgängen, daß durch ähnliche Verschmelzungen, Zellzusammenhänge und Flüssigkeitsausstoßungen ein periodisch wechselndes Auftreten und Verschwinden der oft sehr unregelmäßigen Furchungshöhle erfolgt (s. u.), bis zur Bildung eines bleibenden Blastocöls.

Beim Übergange zur zweiten Teilung verschwindet die Furchungshöhle wie auf einen Ruck. Die Teilungsspindeln liegen zunächst horizontal und zur ersten Teilungsebene parallel. Dann stellen sie sich schräg dexiotrop. So kommt es, daß die erste Teilungsebene oben bajonettartig eingeknickt wird, und bei der Ausbildung der zweiten sich die vordere rechte und die linke hintere Blastomere, *A* und *C*, am animalen Pole in der Polarfurche berühren, während *B* und *D* oben getrennt sind und am unteren vegetativen Pole in einer zur oberen senkrechten Polarfurche zusammenstoßen. Bisweilen ist *D* jetzt schon größer als *B*, so die künftigen Schicksale andeutend.

Die erste Furchungsebene liegt schräg zur Längsachse des Tieres. Der Unterschied zwischen rechts- und linksgewundenen Schnecken zeigt sich am besten in der Lage der Polarfurchen. Die der dexiotropen sind spiegelbildlich zu denen der laetotropen, ebenso die gebogenen Blastomeren. Entsprechend sind die Bezeichnungen zu wählen in entgegengesetzten Richtungen, was in der Literatur nicht durchgeführt ist. Allerdings kommt darauf wenig an, insofern nur die beiden Blastomeren, die am animalen Pole sich in der Polarfurche berühren und der linken und rechten Körperhälfte entsprechen, als *A* und *C* genommen werden.

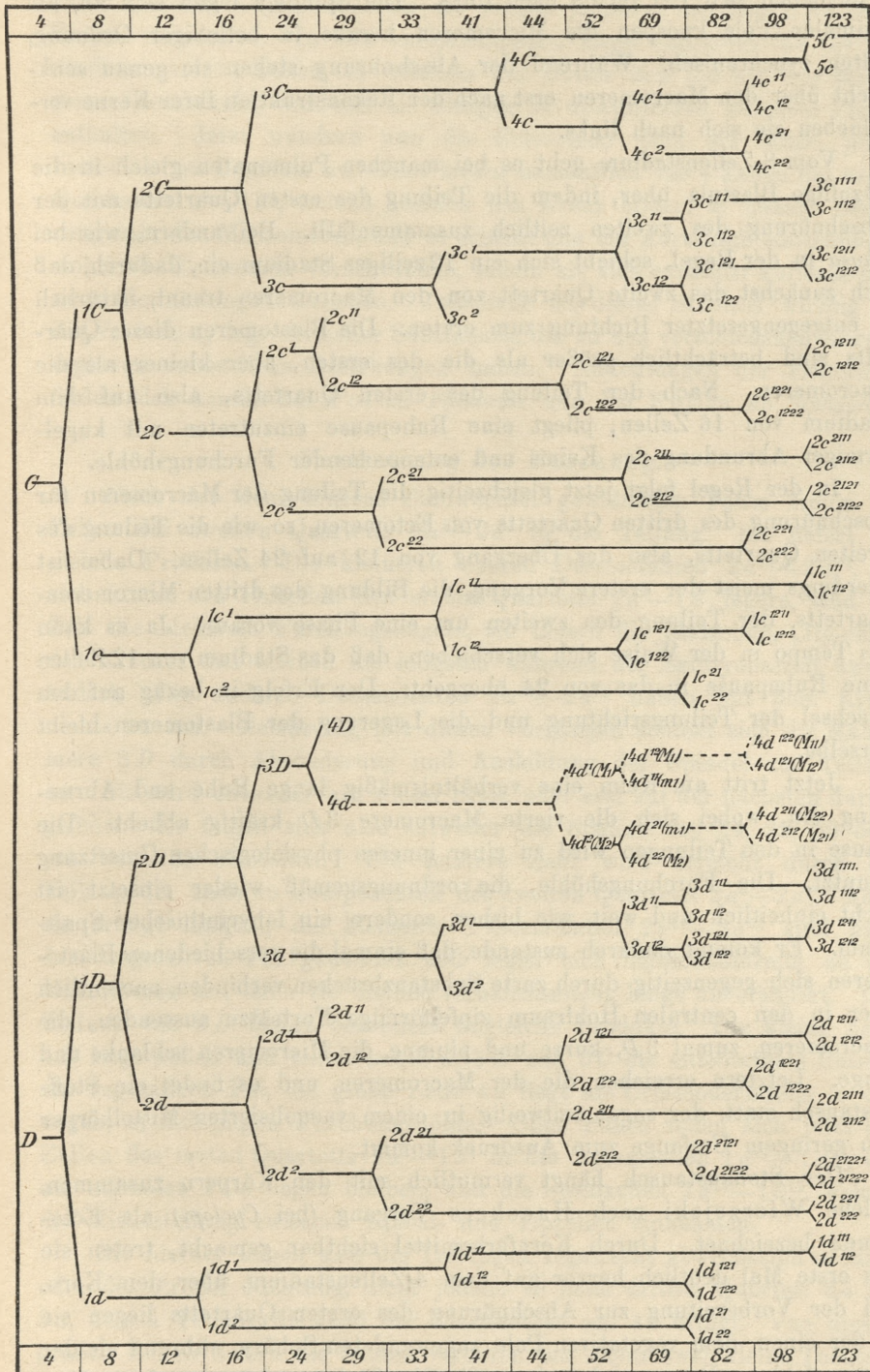
Bei der Vorbereitung zur Abschnürung des ersten Quartetts von Micro- oder Ectomeren verschwindet wieder die inzwischen aufgetretene Furchungshöhle, der Dotter wird wieder nach dem vegetativen Pol verdrängt in scharfem Abschluß, die Blastomeren rücken auseinander und





Tab. A. Furchungsfolge von *Physa*





bis zu 123 Blastomeren. Nach Wierzejski.



verschieben sich von rechts nach links. Die Spindeln legen sich an, am animalen Pole knospen die Micromeren heraus in beliebiger Ordnung, selten synchronisch. Während der Abschnürung stehen sie genau senkrecht über den Macromeren, erst nach der Rekonstruktion ihrer Kerne verschieben sie sich nach links.

Vom 8-Zellenstadium geht es bei manchen Pulmonaten gleich in die 16zellige Blastula über, indem die Teilung des ersten Quartetts mit der Abschnürung des zweiten zeitlich zusammenfällt. Bei andern, wie bei *Physa* in der Regel, schiebt sich ein 12zelliges Stadium ein, dadurch, daß sich zunächst das zweite Quartett von den Macromeren trennt, natürlich in entgegengesetzter Richtung zum ersten. Die Blastomeren dieses Quartetts sind beträchtlich größer als die des ersten, aber kleiner als die Macromeren. Nach der Teilung des ersten Quartetts, also auf dem Stadium von 16 Zellen, pflegt eine Ruhepause einzutreten mit kugelförmiger Abrundung des Keims und entsprechender Furchungshöhle.

In der Regel folgt jetzt gleichzeitig die Teilung der Macromeren für Abschnürung des dritten Quartetts von Ectomeren, so wie die Teilung des zweiten Quartetts, also der Übergang von 12 auf 24 Zellen. Dabei ist allerdings meist der erstere Vorgang, die Bildung des dritten Micromerenquartetts, der Teilung des zweiten um eine Phase voraus. Ja es kann das Tempo in der Weise sich verschieben, daß das Stadium von 12 Zellen ohne Ruhepause in das von 24 übergeht. Der Erfolg in bezug auf den Wechsel der Teilungsrichtung und die Lagerung der Blastomeren bleibt derselbe.

Jetzt tritt am Keim eine verhältnismäßig lange Ruhe und Abrundung ein, wobei sich die vierte Macromere 3*D* kräftig abhebt. Die Pause in den Teilungen wird zu einer inneren physiologischen Umsetzung benutzt. Die Furchungshöhle, die ordnungsgemäß wieder einsetzt, ist nicht einheitlich und weit, wie bisher, sondern ein labyrinthischer Spalt-raum. Er kommt dadurch zustande, daß einmal die verschiedenen Blastomeren sich gegenseitig durch zarte Substanzbrücken verbinden, namentlich aber in den centralen Hohlraum zipfelförmige Fortsätze aussenden, die Macromeren, zumal 3*D*, kurze und plumpe, die Micromeren schlanke und lange. Letztere erreichen die der Macromeren, und es findet ein Stoffaustausch statt, der sogar zeitweilig in einem vacuolisierten Mittelkörper von geringem Umfange zum Ausdruck kommt.

Der Stoffaustausch hängt vermutlich mit den Körpern zusammen, welche Wierzejski nach Haeckers Vorgang (bei *Cyclops*) als Ectosomen bezeichnet. Durch Kernfärbemittel sichtbar gemacht, treten sie das erste Mal deutlich hervor auf dem 4-Zellenstadium, über dem Kern. Bei der Vorbereitung zur Abschnürung des ersten Quartetts liegen sie in der einen, dem vegetativen Pole zugewendeten Sphäre, während sie der oberen fehlen. Dann werden sie an die Oberfläche verdrängt und wandern nach dem vegetativen Pole, wo die beiden Gruppen an der Polarfurche



dieser parallel liegen, während die beiden anderen die Ecken an deren Enden einnehmen. In der entsprechenden Lage verharren sie bis zum Stadium von 24 Zellen, in welchem der Dotter sich auf die vier Macromeren beschränkt, während die übrigen 20 Blastomeren farbloses Plasma enthalten. Jetzt wandern nun die Ectosomen nach der Mitte, jenem vacuolisierten Centrum zu. Hier treten namentlich die 4 Zellen des ersten Quartetts  $1a^1-1d^1$ , welche nachher das Kreuz bilden, in nähere Berührung mit den Macromeren, und es scheint nun ein Austausch stattzufinden, wobei die Ectosomen verschwinden, indem sie sich entweder auflösen oder neue Verbindungen eingehen. Jedenfalls ist dieses Stadium wichtig für die Verteilung irgendwelcher Substanzen, die zu den verschiedenen Körperregionen wesentliche Beziehungen haben. Andeutungen der Ectosomen finden sich bereits bei Fol an *Planorbis* und bei Fujita an *Siphonaria*.

#### Fortsetzung der Furchung.

Nach der dem inneren Stoffwechsel gewidmeten Pause treten die Zellen des zweiten Quartetts  $2a^1-2d^1$  in die Teilung. Sie liefert ungleiche Produkte. Die kleineren oberen Descendenten  $2a^{11}-2d^{11}$ , die sich hinter die Polzellen des ersten Quartetts  $1a'-1d'$  lagern, sind zur Zeit die kleinsten Furchungskugeln, sie liefern die Endzellen, „tip-cells“ des Kreuzes und bleiben am längsten während der Embryonalzeit unverändert. Die anderen Descendenten  $2a^{12}-2d^{12}$  haben mit dem Kreuz nichts zu tun. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen schickt sich die Macromere  $3D$  durch Absonderung und Ausbildung der Spindel zur Teilung an. Sie wird entweder auf dieser Stufe oder erst auf der nächsten durchgeführt. Es folgen sich also entweder die Stadien von 24, 29, 33 oder von 24, 28, 33 Zellen. Die letztere Zahl wird erreicht durch die Teilung der anderen Komponenten des zweiten Quartetts  $2a^2-2d^2$ . Auch sie erfolgt inäqual, die kleineren Descendenten  $2a^{22}-2d^{22}$  sind nach dem vegetativen Pol gewendet und legen sich halbmondförmig an die Macromeren an; auch sie bleiben verhältnismäßig lange unverändert. Die Teilung von  $3D$  liefert besonders ungleiche Produkte. Die kleine Zelle  $4D$  liegt außen und bildet mit  $3A$ ,  $3B$  und  $3C$  die entodermale Rosette am vegetativen Pol, die große Zelle  $4d$  liegt als Urmesodermzelle in der engen, spaltförmigen Furchungshöhle. Ohne Pause teilen sich jetzt die Zellen des ersten Quartetts  $1a^1-1d^1$  in die Apicalzellen  $1a^{11}-1d^{11}$ , die am animalen Pole liegen bleiben, und die Basalzellen  $1a^{12}-1d^{12}$ , welche die Mittelstellung zwischen Apical- und Tipzellen einnehmen.

Bis hierher folgen sich die Teilungen regelrecht abwechselnd in laeotroper oder dexiotroper Richtung, nicht jedoch so beim dritten Quartett  $3a$  bis  $3d$ , dessen Teilung die Zahl der Blastomeren auf 41 bringt. Von diesen großen Zellen liefern die beiden vorderen bei *Physa* zwei kleine Tochterzellen  $3a^1$  und  $3b^1$  in laeotroper Richtung nach dem animalen Pole zu, die beiden hinteren dagegen dexiotrop nach dem vegetativen Pole zu. Die



Discordanz hängt mit den späteren Schicksalen zusammen, denn von den größeren dieser 8 Blastomeren liefern  $3a^2$  und  $3b^2$  die Anlagen des sekundären Mesoderms,  $3c'$  und  $3d'$  verbleiben im Ectoderm.

Während die Macromere  $3D$  sich bereits früher geteilt hatte unter Abschnürung der großen Urmesodermzelle  $4d$ , folgen nun die anderen Macromeren  $3A$ ,  $3B$  und  $3C$  nach. Die kleineren Komponenten bleiben am vegetativen Pole und bilden mit  $4D$  die Polrosette, die größeren,  $4a$  bis  $4c$  entfernen sich davon. Alle zusammen geben die Entodermplatte mit dem undurchsichtigen Dotter. Die Zellen der Rosette flachen sich ab und entsenden lange Fortsätze ins Blastocoel. Der Keim ist jetzt auf 44 Zellen angelangt.

Die nächsten acht gehen von ganz verschiedenen Elementen aus,  $1a^2$ ,  $1b^2$ ,  $2a^{1.2}$ — $2d^{1.2}$ ,  $2d^{2.1}$ ,  $4d$ .  $1a^2$  und  $1b^2$  liefern die vier vorderen Trochoblasten, die schnell wachsen, ihr Plasma hauptsächlich in langen centripetalen Fortsätzen konzentrieren und sich nicht weiter teilen. Von  $2a^{1.2}$ — $2d^{1.2}$  bildet die letzte,  $2d^{1.2}$ , ihre Spindel zuerst aus. Dem entspricht es, daß auch von der Serie  $2a^{2.1}$ — $2d^{2.1}$  die letzte, hintere, den drei übrigen beträchtlich vorseilt. Die Urmesodermzelle  $4d$  teilt sich vollkommen äqual und bilateral. Ihre Descendenten,  $M_1$  und  $M_2$ , sind anfangs kuglig und durch den Zwischenkörper verbunden, dann ziehen sie sich in die Länge und versinken mit einem Teil in das Blastocoel.

Ohne eingeschaltete Ruhepause folgt jetzt die Teilung von 17 Zellen, annähernd synchronisch, ohne bestimmte Reihenfolge im einzelnen, wodurch die Orientierung erschwert wird. Der Zerfall der Zellen  $2a^{2.1}$  bis  $2c^{2.1}$  bringt das zweite Quartett auf 24 Zellen, die in vier Etagen übereinanderliegen, in der obersten die vier Tipzellen, in den beiden nächsten je acht, unten wieder vier, von denen sich  $2d^{2.2}$  dem Mesoderm,  $2a^{2.2}$  bis  $2c^{2.2}$  dem Entoderm anschließen. Vom dritten Quartett treten sechs Zellen in Teilung ein, während  $3c^2$  und  $3d^2$  noch lange in Ruhe bleiben. Zunächst teilen sich  $3a^2$ ,  $3b^2$ ,  $3c'$  und  $3d'$ , durchweg äqual und bilateral. Ihre acht Produkte liegen nebeneinander, die der Quadranten  $a$  und  $b$  am vegetativen, die der Quadranten  $c$  und  $d$  am animalen Pole.  $3a^1$  und  $3b^1$  teilen sich ebenso, wenn auch nicht ganz synchron. Sie bringen das dritte Quartett auf 14 Zellen, von denen acht in den vorderen, sechs in den hinteren Quadranten liegen. Die drei Entomeren  $4a$ — $4c$  teilen sich, und zwar besonders langsam, in beliebiger, wechselnder Ordnung, während der Ausbildung der Spindeln runden sie sich ab und erheben sich in die Peripherie, wodurch die Furchungshöhle zunimmt; nach der äqual erfolgenden Zerlegung sinken sie wieder ein; sie bilden mit den beiden Mesodermzellen  $M_1$  und  $M_2$  einen Kranz um die aus den Macromeren gebildete Polrosette. Von den Basalzellen des Kreuzes  $1a^{1.2}$  bis  $1d^{1.2}$  bleibt die letzte noch längere Zeit unverändert.  $1a^{1.2}$ — $1c^{1.2}$  zerfallen dagegen gleichzeitig; ihre kleineren Descendenten  $1a^{1.2.2}$ — $1c^{1.2.2}$  zwängen als äußere Mittelzellen sich zwischen ihre Mutterzellen und die



Tipzellen ein. Die beiden Urmesodermzellen  $M_1$  und  $M_2$  geben zwei kleine Descendenten  $m_1$  und  $m_2$  ab, die sich abgeflacht unter  $4D$  verbergen. Der nunmehr aus 69 Zellen bestehende Keim zeigt große Regelmäßigkeit; durch das Kreuz am animalen Pole, dem am vegetativen um die Polrosette entsprechende Gruppierungen gegenüber liegen, wird er in vier Quadranten geteilt, wobei die Abweichungen im vierten Kreuzarm  $d$  deutlich die Medianebene markieren. Wieder ist im Inneren die Furchungshöhle durch lange Fortsätze der meisten Zellen auf enge Spalträume reduziert.

Nun ziehen die vier Zellen des sekundären Mesoderms  $3a^{21}$ ,  $3a^{22}$ ,  $3b^{21}$  und  $3b^{22}$  ihre Fortsätze zurück; sie schnüren nach dem vegetativen Pol konvergierende winzige, chromatinreiche Tochterzellen ab, welche die vier Entodermzellen halbmondförmig umfassen. An der animalen Hälfte folgen die hinteren Trochoblasten  $1c^2$  und  $1d^2$ , meist  $1c^2$  voran, und legen ihre Descendenten in die Interradien des Kreuzes. Die hintere Basalzelle  $1d^{12}$  teilt sich allmählich in zwei anfangs gleiche Zellen; doch wächst die nunmehrige Basalzelle  $1d^{121}$  auf Kosten der Mittelzelle  $1d^{122}$ , welche dadurch den Mittelzellen der übrigen Arme  $1a^{122}-1c^{122}$  gleich wird. Auch die hinteren Zellen des dritten Quartetts  $3c^{11}$ ,  $3c^{12}$ ,  $3d^{11}$  und  $3d^{12}$  schnüren kleine chromatinreiche Zellen gegen den vegetativen Pol zu ab, ähnlich den vorderen Paaren dieses Quartetts, d. h. den Zellen des sekundären Mesoderms (s. o.). Dann folgt die Teilung von  $2b^{22}$ , d. h. eine von den Blastomeren, die auf der vegetativen Eihälfte den Tipzellen entsprechen, weiter  $2d^{212}$ . Damit sind 82 Blastomeren erreicht.

Von nun an werden die Teilungen beschleunigt. Die sechs Entodermzellen  $4a^1-4c^1$ ,  $4a^2-4c^2$  zerlegen sich in der Richtung nach der Polrosette, um die sie einen doppelten, hinten offenen Kranz von zwölf Zellen bilden. Mit den Blastomeren  $4A-4D$  setzen sie jetzt das Entoderm zusammen, das durch seine gelbliche Färbung sich wohl hervorhebt. Die Mesodermzellen  $M_1$  und  $M_2$ , die schon zwei kleine Zellen  $m_1$  und  $m_2$  abgegeben haben (s. o.), vergrößern sich und teilen sich so, daß die wenig kleineren Tochterzellen  $M_{11}$  und  $M_{21}$  gegen den Äquator rücken. Im zweiten Quartett teilen sich  $2a^{212}$  und  $2c^{221}$  in wenig bestimmter Zeitfolge, dazu  $2d^{122}$ .  $2a^{22}$  und  $2c^{22}$  teilen sich so, daß die kleineren Tochterzellen  $2a^{222}$  und  $2c^{222}$  mit dem Entoderm in Berührung bleiben ( $2b^{22}$  war schon früh geteilt,  $2d^{22}$  bleibt noch lange in Ruhe, — d. h. Ungleichmäßigkeit im vorderen und hinteren Teil der Medianebene). In der animalen Hälfte teilen sich  $1a^{121}$ ,  $1b^{121}$  und  $1c^{121}$ ,  $a$  und  $c$  äqual,  $b$  inäqual, so zwar, daß die kleinere Blastomere  $1b^{1211}$  lange ungeteilt bleibt, wieder also eine Unregelmäßigkeit in der Medianebene. Jetzt umfaßt der Keim 98 Zellen, ohne daß ein Ruhestadium eintrat.

Von hier aus gelang es Wierzejski noch, die Furchung bis zu dem Stadium von 123 Zellen zu verfolgen.  $4A-4C$  liefern  $5a-5c$ , so daß jetzt 19 Entodermzellen vorhanden sind. Die medianen Mesodermzellen



sind inzwischen fast ganz ins Blastocoel eingesunken. Wesentlich für das Keimblatt soll sein, daß in  $m_1$  und  $m_2$  erst fremdes Material abgestoßen wurde. Das sekundäre Mesoderm sondert sich dadurch zum definitiven Keimblatt, daß von den Zellen  $3a^{211}$ ,  $3a^{221}$ ,  $3b^{211}$  und  $3b^{221}$  sich vier wenig kleinere Tochterzellen  $3a^{2112}$ ,  $3a^{2212}$ ,  $3b^{2112}$  und  $3b^{2212}$  abgliedern, je nach ihrem Quadranten in entgegengesetzter Richtung. Ganz analog verläuft die Teilung der vier übrigen großen Zellen des dritten Quartetts  $3c^{111}$ ,  $3c^{121}$ ,  $3d^{111}$  und  $3d^{121}$ ; sie geben vier chromatinreiche kleine Derivate ab, die sich ans Entoderm anlegen. Am animalen Pol teilen sich  $1a^{11}-1d^{11}$  inäqual und annähernd radial; die vier kleineren Tochterzellen  $1a^{111}-1d^{111}$  bilden wieder die Apicalrosette, die größeren  $1a^{112}-1d^{112}$  liegen interrational zwischen den Kreuzarmen. Im zweiten Quartett bleibt der vordere Quadrant  $b$  in Ruhe, dagegen teilen sich die drei Zellenpaare unter den Tipzellen  $2a^{121}$ ,  $2a^{211}$ ,  $2c^{121}$ ,  $2c^{211}$ ,  $2d^{121}$  und  $2d^{211}$ ; in der nächsten Etage  $2a^{122}$  und  $2c^{212}$ , im hinteren Quadranten  $2d^{2122}$  und die vegetativ gelegene Zelle  $2d^{22}$ .

Weiterhin wurde es unmöglich, die Furchung im ganzen Keim gleichmäßig zu verfolgen; es wurden daher die Schicksale der einzelnen Distrikte des Keims geprüft. Ich gebe (S. 674) die Übersichtstabelle zum Vergleich mit der von Trochus im vorigen Bande S. 664 und 665. Die erste in zwei Blastomeren ist weggelassen. Daß die Zeitfolge nicht durchweg dem Schema zu gehorchen braucht, wurde an mehreren Stellen erwähnt. Die Bezeichnung der Spindelrichtung mit  $\delta$  und  $\lambda$  wurde beiseite gelassen, da Wierzejski wiederholt auf Unsicherheiten aufmerksam gemacht hat. Die Mesodermelemente sind durch punktierte Linien kenntlich gemacht. Der Keim besteht nunmehr aus folgenden Blastomeren:

im ersten Quartett	. . . . .	27 Zellen
„ zweiten „	. . . . .	41 „
„ dritten „	. . . . .	30 „
„ vierten „	. . . . .	18 „
„ fünften „	. . . . .	3 „
und . . . . .	. . . . .	4 Macromeren
		Zusammen 123 Zellen

Von nun ab verfolgt Wierzejski nach Möglichkeit die einzelnen Organe des Embryos bis zur Feststellung des definitiven Schicksals.

#### Geschichte des ersten Quartetts (Tab. B).

Es umfaßt das Kreuz, die Kopfblase und die Trochoblasten. Die erste Generation von Micromeren  $1a-1d$  enthält noch alle Elemente. Die zweite zerfällt in die Trochoblasten  $1a^2-1d^2$  und in die Polrosette  $1a^1-1d^1$ . Aus ihr geht

das Kreuz

hervor, wobei nur noch die indifferenten End- oder Tipzellen aus dem zweiten Quartett,  $2a^{11}-2d^{11}$ , hinzukommen. Die Rosettenzellen stärken



sich zunächst, indem sie durch lange Fortsätze aus den Macromeren die Körnchengruppen oder Ectosomen übernehmen, dann teilen sie sich in die Apical- und Basalzellen  $1a^{11}-1d^{11}$  und  $1a^{12}-1d^{12}$ .  $b$  bildet den vorderen Kreuzarm. Bei den folgenden Teilungen bleibt der Hinterarm  $d$  zurück (s. Tabelle B). Zunächst werden nach außen die äußeren Medianzellen  $1a^{122}-1c^{122}$  abgegeben, die lange unverändert bleiben, dann die inneren Medianzellen  $1a^{1212}-1c^{1212}$ . Von den Descendenten der Apicalzellen bilden die kleineren  $1a^{111}-1d^{111}$  nunmehr die Polrosette, die größeren  $1a^{112}-1d^{112}$  legen sich als Intermediatzellen in die Winkel zwischen den Kreuzarmen.

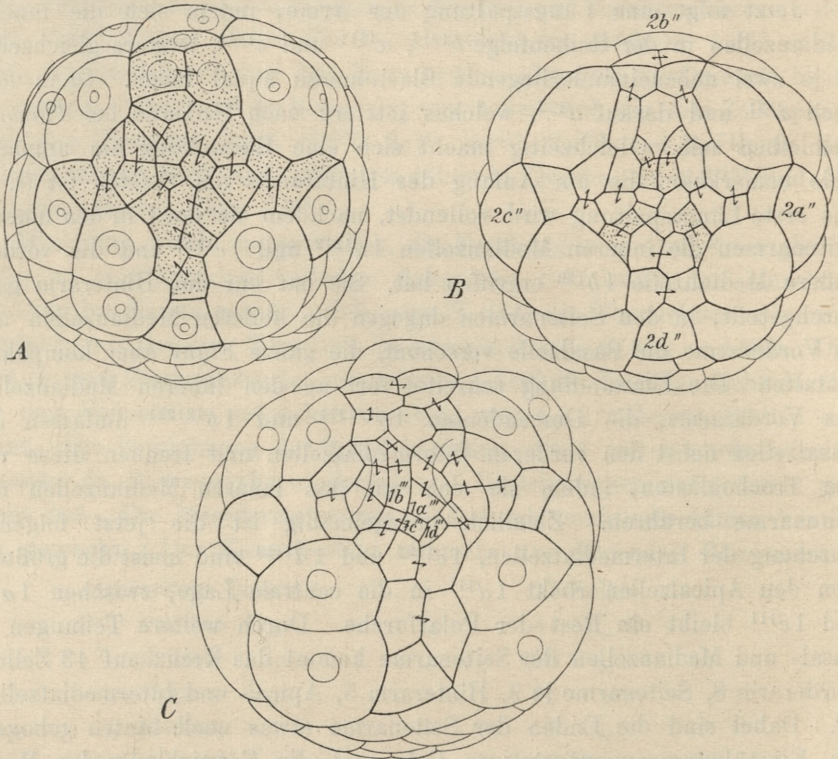
Jetzt folgt eine Längsspaltung der Arme, indem sich die inneren Medianzellen in der Reihenfolge  $b^{1212}$ ,  $a^{1211}$  und  $c^{1211}$ , letztere gleichzeitig, in je zwei nebeneinanderliegende Blastomeren äqual teilen. Dann folgt auch  $d^{121}$  und darauf  $d^{122}$ , welches letztere nach Holmes bei *Planorbis* ausbleiben soll. Gleichzeitig macht sich eine Einsenkung am animalen Pole bemerkbar, die am Anfang des Hinterarms am tiefsten ist (s. u.). Die erste Längsspaltung wird vollendet, nachdem sie noch in den inneren Seitenarmen die inneren Medianzellen  $1a^{1212}$  und  $1c^{1212}$  und die vordere äußere Medianzelle  $1b^{122}$  ergriffen hat. Sie hat nur den Hinterarm ganz durchgeteilt, in den Seitenarmen dagegen die äußeren Medianzellen und im Vorderarme die Basalzelle verschont, die ganze Figur aber kompakter gestaltet. Die Umwandlung schreitet fort an den inneren Medianzellen des Vorderarms, die Descendenten  $1b^{121211}$  und  $1b^{121221}$  umfassen die Basalzellen nebst den vorderen Intermediatzellen und trennen diese von den Trochoblasten, indem sie sich mit den inneren Medianzellen der Seitenarme berühren. Ziemlich unregelmäßig ist die jetzt folgende Furchung der Intermediatzellen,  $1c^{1122}$  und  $1d^{1122}$  sind meist die größten. Von den Apicalzellen rückt  $1d^{111}$  in die centrale Lage, zwischen  $1a^{111}$  und  $1c^{111}$  bleibt ein Rest der Polarfurche. Durch weitere Teilungen in Basal- und Medianzellen der Seitenarme kommt das Kreuz auf 43 Zellen, Vorderarm 8, Seitenarme je 9, Hinterarm 5, Apical- und Intermediatzellen 12. Dabei sind die Enden der Seitenarme etwas nach hinten gebogen, die Einstülpung am vegetativen Pole und die Entwicklung des Mesoderms wirken schiebend nach vorn. Im Vorderarm teilen sich jetzt die vier Descendenten der inneren Medianzelle und legen sich im Bogen vor die Basalzelle, gleichzeitig in den Seitenarmen die Basal- und danach die Medianzellen besonders auf der Hinterseite, so daß jetzt 57 Zellen das Kreuz bilden, indem vorn 4, seitlich je 5 dazugekommen sind. Die Zunahme erfolgt weiterhin an den gleichen Stellen und an den Intermediatzellen. Ungeteilt bleiben die äußeren Medianzellen der Seitenarme,  $1a^{122}$  und  $1c^{122}$  und die Tipzellen (außer  $2b^{11}$ ). Die Zellen des Hinterarms und die apicalen vergrößern sich dann nur, ohne sich zu teilen. Dadurch drängen die Seitenarme auseinander, deren dicht gedrängte Zellmassen jetzt aus den hellen Zellen der Umgebung als Kopf- oder Scheitelplatten sich herausheben. Dabei wird möglicherweise die noch ungeteilte



Basalzelle des Vorderarms  $1b^{1211}$ , wie es Holmes für *Planorbis* beschreibt, nach vorn verdrängt, selbst zwischen den beiden Descendenten der Tipzelle hindurch bis zur Berührung mit Zellen des zweiten Quartetts.

Was vom Kreuz übrig ist, ergibt die Kopfblase und das Velum. Zur Kopfblase werden verwandt die vier Zellen des Hinterarms, die äußeren Median- und Tipzellen der Seitenarme, sowie die hinteren Trochoblasten, die meiner Meinung nach ihren Namen zu Unrecht führen, da sie mit

Fig. 217.

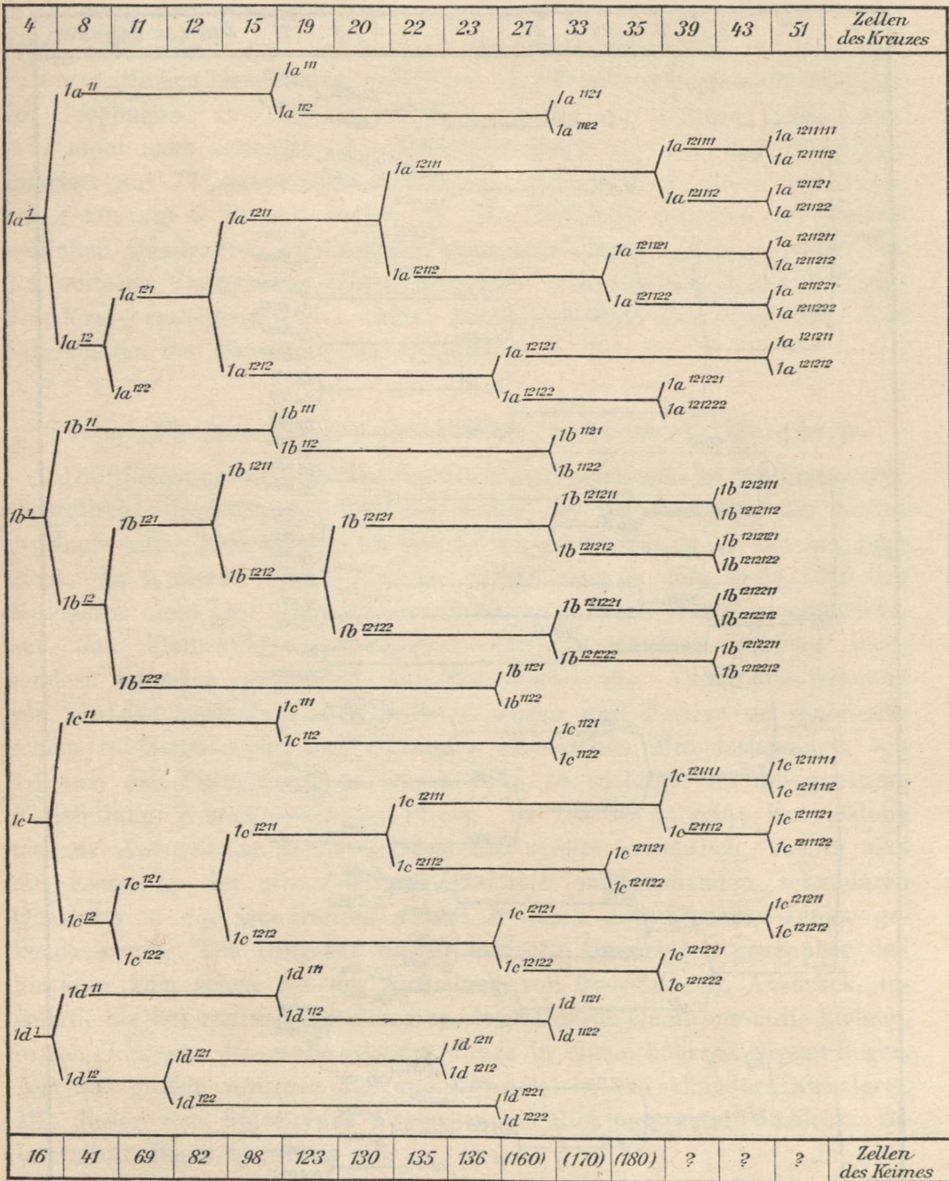


Kreuzfigur von *Physa*, A 30-, B 37-, C 39zellig. Nach Wierzejski.

einem Troch oder Velum nichts zu tun haben. Dabei stoßen die seitlichen Tipzellen an die hintere und pressen sie zusammen, daß sie sich in die Länge streckt. Die vorderen Trochoblasten  $1a^{21}$ ,  $1a^{22}$ ,  $1b^{21}$ ,  $1b^{22}$  werden zu Velarzellen und legen sich an die Scheitelplatten an.

Die Einstülpung am apicalen Pol (s. o.), die sich zeitweilig trichterförmig vertieft und erst mit der Entwicklung der Kopfblase schwindet, um sich als Brücke flacher Zellen zwischen den Kopfplatten auszuspannen, will Wierzejski mit Ernährung und Stoffaustausch erklären, nicht aber als Rest eines apicalen Sinnesorgans auffassen, selbst wenn sich noch ein Wimperschopf in der Grube finden sollte.



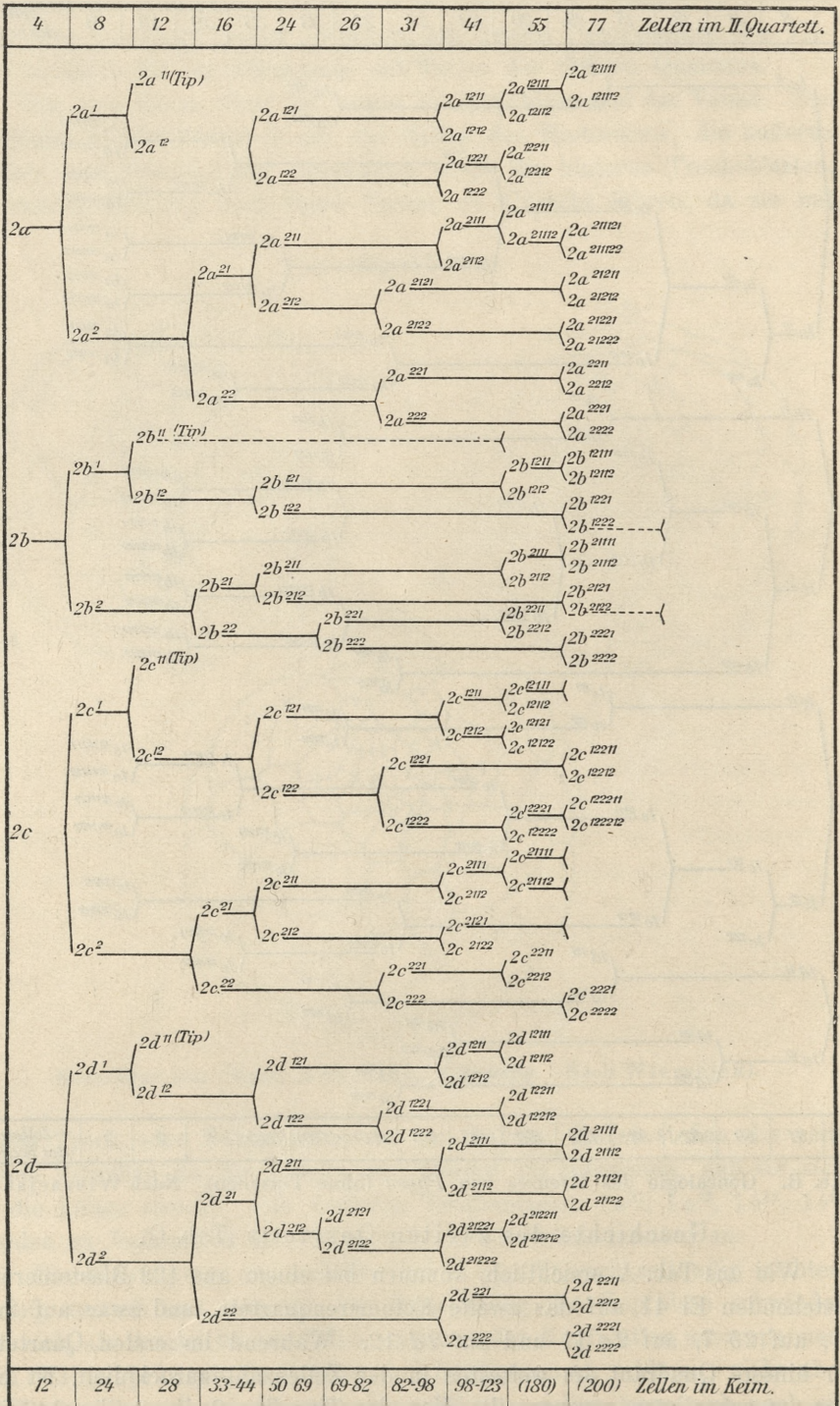


Tab. B. Genealogie des Kreuzes von *Physa* (ohne Tipzellen). Nach Wierzejski.

Geschichte des zweiten Quartetts (Tab. C).

Wie aus Tab. A ersichtlich, kommen bei einem aus 123 Blastomeren bestehenden Ei 41 auf das zweite Ectomerenquartett, und zwar auf 2a 11, auf 2b 7, auf 2c 11 und auf 2d 12. Während im ersten Quartett der hintere Quadrant am weitesten in der Zellenzahl zurückblieb, ist er hier am schnellsten vorausgeeilt. Von den Tipzellen 2a<sup>11</sup>—2d<sup>11</sup> geht die vordere 2b<sup>11</sup> in den Prototroch über, die drei übrigen in die Kopfblase





Tab. C. Genealogie des zweiten Quartetts. Nach Wierzejski.



(s. u.). Von den untersten, dem vegetativen Pole zugekehrten Abkömmlingen  $2a^{221} - 2d^{221}$  und  $2a^{222} - 2d^{222}$  beteiligen sich die im vorderen und in den seitlichen Quadranten gelegenen als Stomatoblasten an der Bildung des Ösophagus. Im allgemeinen geht die Teilung in allen Quadranten zwar nicht nach fester Regel, doch gleichmäßig vor sich. Und wenn das Quartett auf 77 Blastomeren gekommen ist, so fallen davon auf *B* 15, auf *A* 20, auf *C* 23 und auf *D* 19. Die Differenz zwischen den beiden seitlichen Quadranten hat mit der Asymmetrie noch nichts zu tun. Bei der weiteren Vermehrung bleibt *B* zurück, während sich das somatische Ectoderm vorwiegend aus *A* und *C*, namentlich aber aus *D* herleitet. Die Einzelheiten der Furchung dieses Quartetts s. Tab. C.

#### Geschichte des dritten Quartetts. Sekundäres Mesoderm.

Die Furchungsfolge des dritten Micromerenquartetts ist von besonderer theoretischer Bedeutung wegen der Frage, ob die Zerlegung des Keims in Macro- und Micromeren mit der Keimblättertrennung zu tun hat oder nicht. In letzterem Sinne wird sie entschieden in dem Falle, daß das Mesoderm nicht nur nach der Abschnürung der drei Micromerenquartette aus den bleibenden Macromeren, von  $4d$  nämlich gebildet wird, sondern teilweise bereits von den Micromeren aus. Durch die Arbeiten von Kofoid und Meisenheimer an *Limax* und Fujita an *Siphonaria* schien es festzustehen, daß bloß eine einheitliche Mesodermanlage, von  $4d$  aus, den Pulmonaten zukomme. Um so wichtiger ist die genauere Feststellung Wierzejskis für *Physa*. In Tab. A ist seine Entwicklung bis zur Aufspaltung in 30 Blastomeren bereits ersichtlich, ebenso sind die Elemente des dem dritten Quartette entstammenden sekundären Quartetts in den Quadranten *A* und *B* durch unterbrochene Linien gekennzeichnet. Die Differenz dieser vorderen Quadranten gegenüber den hinteren kam schon bei der Aufteilung von  $3a - 3d$  zum Ausdruck, insofern, als bei radialer Furchung in den vorderen Quadranten die kleinen, in den hinteren die großen Abkömmlinge in einem höheren Niveau liegen. Aus den großen vorderen  $3a^2$  und  $3b^2$  entsteht das sekundäre Mesoderm. Mit dieser vom Spiraltypus abweichenden Richtung setzt weiterhin Bilateralität dieses Quartetts ein.

Verfolgen wir  $3a^2$  und  $3b^2$  weiter, so bemerken wir erst eine äquale Teilung in  $3a^{21}$ ,  $3a^{22}$ ,  $3b^{21}$ ,  $3b^{22}$ . Dann geben die beiden median gelegenen Zellen  $3a^{22}$  und  $3b^{21}$  je eine kleine, chromatinreiche Micromere  $3a^{222}$  und  $3b^{212}$  ab; und nachdem sie sich durch lange Fortsätze von den Macromeren irgendwelche neue Nahrung geholt haben, liefern auch die beiden anderen großen Mesodermzellen  $3a^{21}$  und  $3b^{22}$ , die bilateral symmetrisch liegen, ein zweites Paar etwas größere Micromeren  $3a^{212}$  und  $3b^{222}$ . Die vier Micromeren legen sich rechts und links dem vorderen Umfange der Entodermplatte an.



Diese Eigentümlichkeit, durch inäquale Teilung kleinste, dann etwas größere Micromeren abzugeben, die sich in ähnlicher Weise am Urmesoderm wiederholt, scheint demnach gesetzmäßig mit der Regulierung der stofflichen Differenzierung zusammenzuhängen. Und Wierzejski überträgt den gleichen Schluß auf die Furchung und die stufenweise Abtrennung der drei an Größe regelmäßig zunehmenden Ectomerenquartette überhaupt. Somit haben die Quartette mit der Sonderung der Keimblätter keineswegs streng zu tun, und es verschlägt nichts, daß das sekundäre Mesoderm bei *Crepidula* von Conklin aus dem zweiten Quartett abgeleitet wird. An *Physa* schließt sich in deren Entwicklung von den untersuchten Pulmonaten nur *Planorbis* an, nach Holmes' Darstellung; der ganze Unterschied beruht nach Wierzejski darauf, daß bei *Planorbis* vor dem Versinken der Mesodermzellen in die Furchungshöhle nur eine Micromere abgespalten wird, gegenüber den zwei Micromeren von *Physa* (s. o.). Das Versinken erfolgt nicht als kontinuierlicher Vorgang, sondern unter öfterem Wiederauftauchen an der Oberfläche. Nachdem es sich vollzogen hat, teilen sich die großen Mesodermzellen *SM* wiederholt äqual, ohne bestimmte Reihenfolge im einzelnen, ebenso ordnen sich jederseits bald zu einer einfachen, bald zu einer doppelten Zellreihe zwei Mesodermstreifen, die hinten mit denen des Urmesoderms zusammenhängen, am Vorderende aber getrennt sind. Viel später sieht man wieder kleine Micromeren sich ablösen. Das endliche Schicksal des sekundären Mesoderms besteht bei *Physa* nicht in der Bildung besonderer Embryonalorgane, etwa der Urniere (wie bei *Unio*), sondern es geht in das Mesenchym über, dessen Hauptmasse es aufbaut.

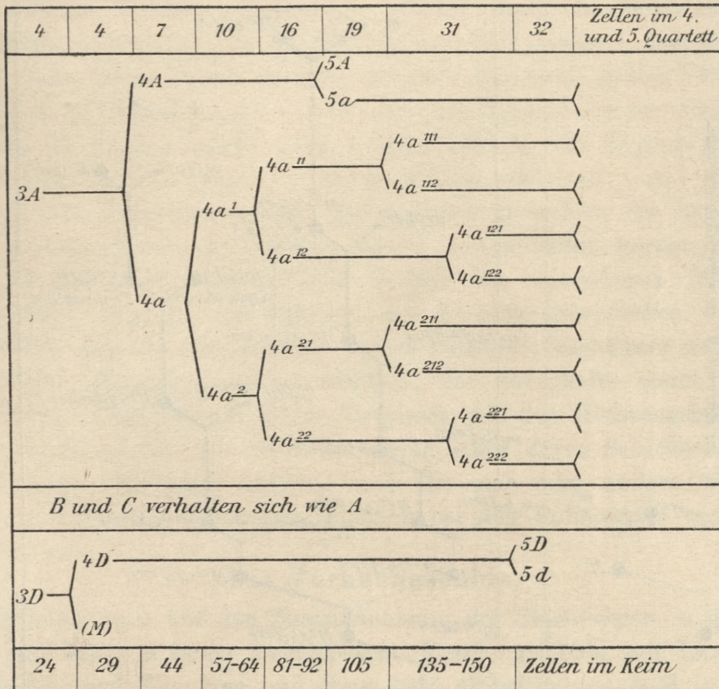
Die Zerlegung der übrigen Komponenten des dritten Quartetts ersieht man aus Tab. D. Wie in den vorderen Quadranten *A* und *B* werden auch in den hinteren *C* und *D* auf entsprechender Stufe, wenn auch zeitlich etwas vorseilend, durch inäquale Teilung kleine Zellen abgeschnürt, die sich an die Entodermplatte anlegen und lange Zeit unverändert bleiben,  $3c^{122}$  und  $3d^{122}$ . Ähnlich ist es in der Teilung von  $3c^2$ , die symmetrisch zu  $3d^2$  erfolgt. Völlig genau stimmt die Furchungsfolge in den vorderen Descendenten, die dauernd in der Oberfläche verbleiben,  $3a^1$  und  $3b^1$ . Alle daraus hervorgehenden Elemente, sowie alle Descendenten von  $3c$  und  $3d$  in den hinteren Quadranten, dienen zum Aufbau des somatischen Ectoblasts oder Ectoderms. Nur die kleinen Elemente im Umkreis der Entodermplatte werden abgelenkt (s. u.).

Geschichte des Entoderms. Primäres Mesoderm (Tab. D und E).

Von den vier Macromeren am vegetativen Pole teilt sich  $3D$  und gibt als großen Abkömmling die Urmesodermzelle  $4d$  ab, während die kleine Macromere  $4D$  lange unverändert bleibt (s. o.) und zunächst mit  $3A-3C$  die Rosette am vegetativen Pol bildet. Diese teilen sich dann ebenso inäqual, so daß die kleinen dotterfreien Mutterzellen die alte Macro-



merenstelle behalten und die großen, in schwacher Spiraldrehung nach außen von ihnen gelegenen Tochterzellen  $4a-4c$  die ganze Dottermasse enthalten. Die Teilung wird eingeleitet durch kolossales Quellen der Kerne. Die nächsten Teilungen erfolgen immer schärfer nach dem radialen Typus, namentlich in den median gelegenen Zellen vollkommen bilateral symmetrisch und äqual. So kommen drei Kränze von Zellen zustande, die in Furchungspausen regelmäßig lange Fortsätze in die Furchungshöhle entsenden. Bereits bei der zweiten von diesen Teilungen



Tab. D. Genealogie des Entoderms. Nach Wierzejski.

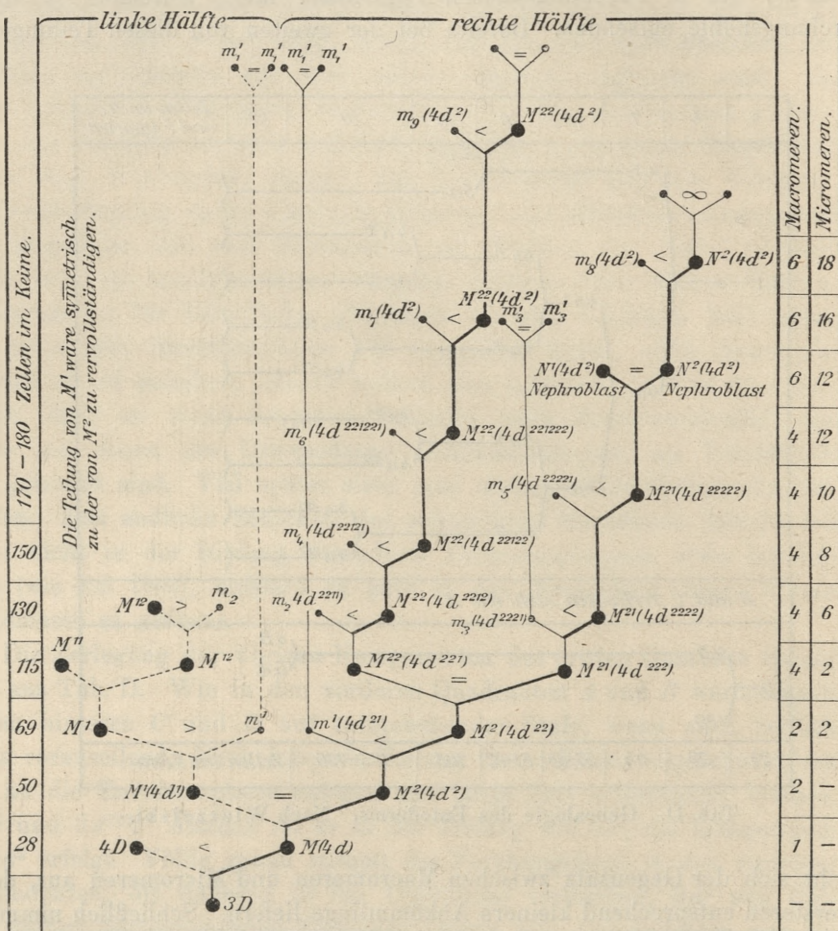
gleichet sich der Gegensatz zwischen Macromeren und Micromeren aus, da die ersteren entsprechend kleinere Abkömmlinge liefern. Schließlich nimmt die Entodermsplatte die Form einer Muschelschale an. Ihre Umgrenzung von Zellen des zweiten und dritten Quartetts s. o.

Die Bildung der Entodermsplatte von *Planorbis* stimmt genau mit der von *Physa* überein. Unterschiede scheinen erst durch größeren Dottergehalt bedingt zu werden, wie bei *Crepidula*, dürften aber für Pulmonaten nicht in Betracht kommen.

Das Mesoderm, primäre Mesoderm (Mesentoblast Conklin u. a.), aus der großen Zelle  $4d$  hervorgehend, liefert vom 28-Zellenstadium an bis zur Gastrulation durch eine Reihe abwechselnd äqualer (oder doch nahezu äqualer) und inäqualer, im allgemeinen bilateral-symmetrischer Teilungen



etwa 26 Blastomeren, von denen 6 die Anfangsgröße beibehalten, 20 dagegen, d. h. die aus den inäqualen Teilungen hervorgegangenen kleineren Descendenten, von Wierzejski als Micromeren bezeichnet werden, wobei freilich vor der Verwechslung mit den drei Ectodermquartetten zu warnen ist; die sonst für solche Vorkommnisse gebrauchten Namen „rudimentäre Zellen“, „vestigial cells“ scheinen indes noch weniger am Platze, da die



Tab. E. Genealogie des primären Mesoderms von *Physa*.  
Nach Wierzejski.

Pulmonaten überhaupt in ihrer Entwicklung keine Blastomeren als überflüssig zu eliminieren scheinen, ein Beweis für den kontinuierlichen und harmonischen Charakter ihrer Furchungsfolge, d. h. für die Ursprünglichkeit der Gruppe. Der Wechsel zwischen inäqualen und äqualen Teilungen ist nicht ganz regelmäßig. Tab. E zeigt mehrfache Folge von inäqualen unmittelbar hintereinander. Das Ende ergibt zwei symmetrisch nach vorn divergierende Mesodermstreifen, an die sich vorn die des sekundären Meso-



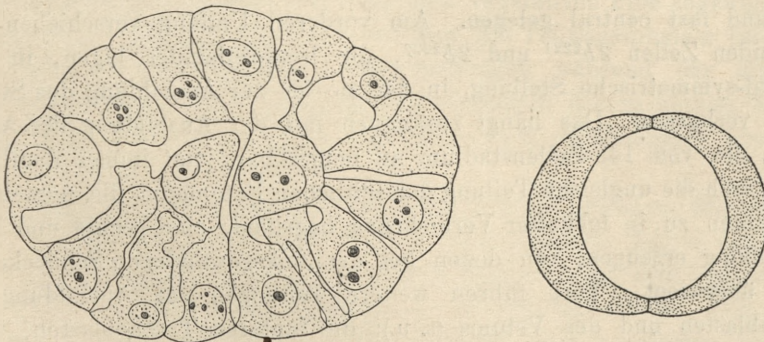
derms anschließen. Hinten liegt jederseits eine, vorn jederseits zwei Macromeren. Dazwischen schieben sich die Micromeren ein, teils vor der hinteren Macromere, teils zwischen beiden Gruppen eingeschaltet, als einfache oder mehrfache Kette, in mancherlei individuellem Wechsel. Die beiden vorderen, von Wierzejski deshalb als Nephroblasten bezeichneten Macromeren jederseits ergeben nachher die Urnieren, aus der hinteren Macromere geht später die Niere hervor. Die Verfolgung der Furchung im einzelnen wird allerdings weiterhin durch die Gastrulation erschwert.

Die mancherlei kleinen Zellen, die bei der Bildung des Mesoderms durch inäquale Teilung abgespalten werden und, von Wierzejski als Micromeren bezeichnet, lange Zeit unverändert bleiben, scheinen doch keine rudimentären Zellen zu sein, sondern durchweg später Verwendung zu finden (s. u.). Dasselbe gilt von den kleinen Blastomeren der Micromerenquartette, die ebenso später nach langer Ruhe an der Organbildung teilnehmen und ins Velum oder in die Kopfblase eintreten (s. o.). Es scheint somit bei den Pulmonaten keine Blastomeren zu geben, die nachträglich durch Abstoßung oder Resorption wieder ausgeschaltet werden, vielmehr dürfte mit Haecker stark inäquale Teilung von Blastomeren nicht anders zu beurteilen sein als die Bildung der Richtungskörperchen oder Polzellen. Der größere Abkömmling hat zunächst die wichtigere Aufgabe bei der weiteren Organbildung zu erfüllen, der zwerghafte bleibt vorläufig unverändert. Freilich legt dieser Vergleich mit den Richtungskörperchen den Verdacht gleich wieder nahe genug, daß deren Schicksal, das in schließlichem Untergang besteht, auch die eine oder andere Micromere treffen könnte. Die Tatsachen scheinen bei den Pulmonaten nicht dafür zu sprechen.

#### Die Furchungshöhle.

Nachdem man auf den Zusammenhang der Blastomeren in der Peripherie und die von ihnen umschlossene Furchungshöhle mit ihrer wechselnden Ab- und Zunahme und ihrer bald einheitlichen, bald in ein Sy-

Fig. 218.



Keime von *Agriolimax agrestis*, rechts aus 2, links aus 100 Blastomeren bestehend, mit Lückenräumen (Blastocoel) zwischen diesen. Nach Kofoid.



stem von Spalten aufgelösten Form aufmerksam geworden war, hat die Vergleichung der verschiedenen Formen einen wesentlichen Unterschied ergeben. Die Höhle ist bei Stylommatophoren größer als bei Basommatophoren, also auf dem Lande größer als im Wasser, wenigstens innerhalb der Gastropoden (*Dreissena* würde gegen das Gesetz verstoßen). Ob das mit einer geringeren Dottermenge der Landformen zusammenhängt, bleibt ungewiß. Die Bedeutung der Höhle scheint darin zu liegen, daß sie einen Excretraum darstellt, durch den hindurch allerlei Zellverbindungen zum Zwecke der Verlagerung und des Austausches von Stoffen — Dotter, Ectosomen — in den verschiedensten Richtungen ermöglicht wird. Bei den ersten Teilungsschritten namentlich scheint die Beteiligung der Kerne durch ihre Lage in der Nachbarschaft des Hohlraums bezeugt zu werden.

## II. Die Gastrulation

beginnt bei *Physa*, wenn der Keim reichlich 200 Blastomeren umfaßt, von denen auf die Entodermplatte 33—35, auf das Kreuz 34—38, auf das sekundäre Mesoderm 10—16 und auf das primäre Mesoderm 4 Macro- und beiläufig 10 Micromeren kommen. Die Mesodermplatte ist beim Beginn kreisrund und aus lauter kleinen Zellen zusammengesetzt, 24 vom vierten Quartett in zwei konzentrischen Reihen, welche die vier Macromeren, sowie das fünfte und sechste Quartett, soweit vorhanden, zwischen sich fassen. Die Umfassung bilden zehn Abkömmlinge des dritten und drei des zweiten Quartetts,  $2b^{2222}$  vorn,  $2a^{222}$  und  $2c^{222}$  seitlich. Der ganze Keim ist abgeflacht und apical eingesenkt (s. o.), so daß er beim Beginn der Gastrulabildung oben und unten eingestülpt erscheint. So bei *Physa*, während er sonst, z. B. bei *Limax*, nur stark sich abflacht. Zuerst sinken die Macromeren, sowie das fünfte und das sich eben abspaltende sechste Quartett ein, so daß der primäre Blastoporus zunächst von den Zellen des vierten Quartetts begrenzt ist. Dadurch, daß auch diese, unter gleichzeitiger Vermehrung ihrer Zahl, nachsinken, verengert sich die Öffnung und verschiebt sich nach vorn. Sie bleibt dabei rund, offen und fast central gelegen. Am vorderen Umfang verschieben sich die beiden Zellen  $2b^{2221}$  und  $2b^{2222}$ , die hintereinander lagen, in eine bilateral-symmetrische Stellung, in der sie bis zur Ausbildung des Stomodäums verharren. Das hängt zusammen mit der Ausbildung der Asymmetrie, die, vom 145-Zellenstadium an bemerkbar, jetzt immer deutlicher wird, durch die ungleiche Teilung der seitlichen Ectomeren, die, namentlich nach unten zu in lebhafter Vermehrung begriffen, eine rechte und linke Vorwölbung erzeugen, von denen bei der linksgewundenen Schnecke die rechte überwiegt. Vorn führen weitere Teilungen zur Ausbildung der Trochoblasten und des Velums (s. u.); die hinteren Trochoblasten, wenn man sie so nennen darf, führen durch Abplattung und Ausscheidung nach der Furchungshöhle zu, unter gleichzeitiger Ausglättung und Vor-



wölbung der apicalen Einsenkung, zur Entstehung der Kopfblase. Den Beginn der Asymmetrie an einer bestimmten Zelle nachzuweisen, ist bei den Pulmonaten nicht gelungen, vielmehr ließ sich nur im allgemeinen die Zeit feststellen, in der die Ungleichheit beider Körperhälften deutlich und dauernd hervortritt.

Währenddem geht der Blastoporus, der durchweg, auch bei *Limax* (hier gegen Kofoids Vermutung, er liefere den After), zum Munde wird, in eine andere Form über, so daß er sich vorn verbreitert, hinten zuspitzt. Sie hängt zusammen mit der vorderen Verbreiterung des Embryos, mit dem vorderen Wachstum der Seiten *a* und *c* und mit dem durch das Wachstum in *c* und *d* von hinten her ausgeübten Druck.

Die Randzellen um den Blastoporus, oft mit Unrecht als Stomatoblasten bezeichnet, verhalten sich verschieden. Eingestülpt werden die acht Micromeren oder Zwergzellen des sekundären Mesoderms und ihre Descendenten,

die hinter ihnen liegenden Zellen  $3a^{112}$ ,  $3a^{122}$ ,  $3b^{112}$ ,  $3b^{122}$ , bzw. ihre Descendenten nur zum Teil, während die übrigen an der Oberfläche verbleiben und später die vordere Umrandung der Ectodermwulst bilden,

die vier seitlichen Randzellen, die aus  $2a^{22}$  und  $2c^{22}$  stammen,

einzelne von den kleinen Abkömmlingen im hinteren Umfange, während andere die hintere Umrandung der Ectodermwulst bilden. Die Schicksale sind mithin verschieden und nicht schematisch zu beurteilen. — —

#### Conklins Experimente mit der Zentrifuge.

Die verschiedenen Substanzen der Eier wurden im voranstehenden im allgemeinen gewürdigt. Von Brooks zuerst bei den Basommatophoren beobachtet, von Mark sehr genau im frischen *Limax*ei verfolgt, dann von Rabl und Wierzejski in ihrer Aufteilung klargelegt, wurden sie von Conklin\*) als klares oder weißes, als graues und als gelbes Protoplasma unterschieden. Das weiße ist durchsichtig, das graue durch feine Körnchen getrübt, das gelbe enthält Einlagerungen von Pigment und Dotterkörnern. Das letztere ist dem vegetativen Pole zugewandt, die anderen dem animalen, so zwar, daß sich die Teilungsspindeln im weißen vollziehen. Unter mancherlei Verschiebungen während der einzelnen Furchungsvorgänge läuft die Scheidung schließlich darauf hinaus, daß der gelbe Dotter ganz und gar in den meso- und entodermalen Elementen angehäuft wird.

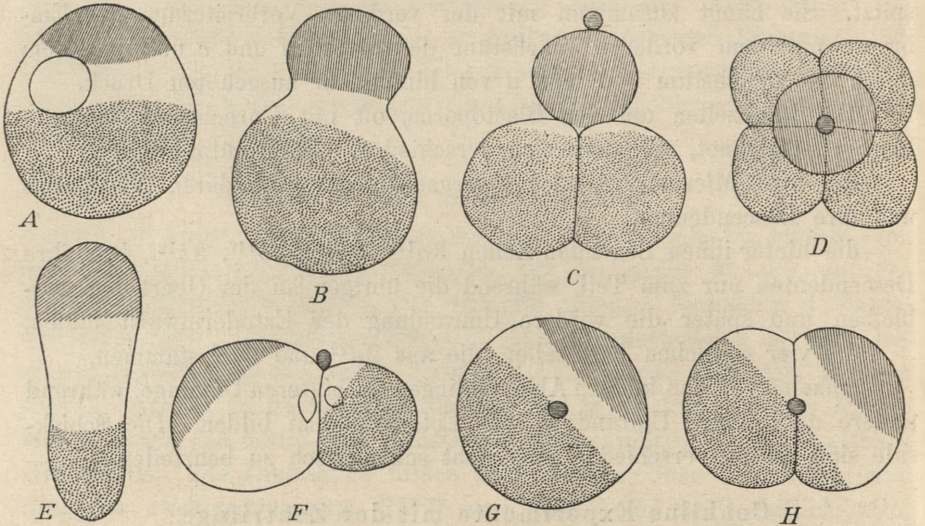
Conklin unterwarf nun, um die näheren Beziehungen der verschiedenen Dottersubstanzen zur Furchung zu erforschen, Laich von *Physa* und *Limnaea* der Zentrifuge. Da zeigte sich zunächst eine Differenz der spezifischen Gewichte, der gelbe Dotter ist am schwersten. Der Unterschied muß wohl gering sein, da die Eier im Laich keineswegs nach der

\*) E. G. Conklin, The effects of centrifugal force upon the organisation and development of the eggs of freshwater Pulmonates. Journ. of experim. zool. IX. 1910.



Schwerkraft orientiert sind, sondern beliebig durcheinander liegen. Der Laich der Basommatophoren ist für das Experiment besonders günstig, nicht nur wegen der Durchsichtigkeit, sondern weil die Eier durch die äußere Schleimmasse vor gegenseitigem Druck bewahrt werden. Höchst auffallend ist nun das abweichende Verhalten, je nachdem der Versuch vor den Reifeteilungen oder nachher angestellt wird, mit allerlei Abstufungen:

Fig. 219.



Eier einer *Limnaea* (A, B, C, D, G, H) und einer *Physa* (E, F), zentrifugiert. A und B frische Eier. C und D geteiltes Ei mit riesigem zweiten Richtungskörperchen, während dessen Ausstoßung sie zentrifugiert wurden, von der Seite und von oben. E und F nach den Aufteilungen zentrifugiert, F inaequal geteilt. G und H Eier, bei denen die Schichtung der Dottersubstanzen schief steht zur Eiachse. Nach Conklin.

1. Vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens bildet der gelbe Dotter nach dem Zentrifugieren die Hälfte des Eies, unmittelbar vor der ersten Furchung nur ein Achtel. Im ersten Fall besteht er nach gründlichem Zentrifugieren fast nur aus Dotterkörnchen, mit dem Verschwinden des Keimbläschens wird wahrscheinlich viel gelöst, während eine feinkörnige gelbe Masse um die Furchungsspindel auftritt.

Vor den Reifeteilungen ist die graue Substanz spärlich und feinkörnig und läßt sich leicht vom weißen Dotter trennen, nachher nimmt sie zu, wird grobkörnig oder schaumig, entgegengesetzt dem gelben, und ist schwer zu trennen. Umgekehrt verhält sich der weiße Dotter. Ob dieses Zäherwerden auf Wasserverlust beruht, wie bei *Fulgur*, ist nicht ausgemacht.

2. Die drei Dottersubstanzen haben ein verschiedenes spezifisches Gewicht, der gelbe Dotter ist am schwersten und wird beim Zentrifugieren am weitesten nach außen geschleudert, der graue ist am leichtesten.



3. Die Zentrifuge wirkt nicht auf die Achse des Eies. Die erste Furchungsspindel liegt immer in der mittleren weißen Zone, während das Keimbläschen des eben gelegten Eies exzentrisch dem animalen Pole genähert ist. Wird vor den Reifeteilungen zentrifugiert, dann liegen die Richtungskörperchen an der mittleren weißen Zone, höchstens an der Grenze der grauen oder gelben Calotte, nicht aber am apicalen Pol, d. h. gemessen nach der Form, die das Ei bei der Schleuderbehandlung eingenommen hat. Denn es gleicht jetzt mehr einem Vogelei, dessen stumpfer, beim Schleudern nach außen liegender Pol vom gelben, dessen spitzer vom grauen Dotter eingenommen wird; bisweilen werden beide Pole sogar durch eine flache Einschnürung um den weißen Dotter voneinander getrennt. Wird während der ersten Reifeteilung zentrifugiert, dann tritt die erste Polzelle im Gebiete des grauen Dotters aus. Erfolgt das Schleudern nach beiden Reifeteilungen, dann können die Richtungskörperchen an jeder beliebigen Stelle liegen. Das heißt aber nichts anderes, als die völlige Unabhängigkeit der durch die Zentrifuge bewirkten Schichtung von der Längs- oder Furchungsachse des Eies. Solche Eier können sich unter Umständen normal weiter entwickeln ohne irgendwelche Schädigung des Embryos bis zum Ausschlüpfen.

4. Wenn somit bewiesen ist, daß die Furchungsfolge im Bau des Eies selbst liegt und nicht in äußeren Einwirkungen, so können doch durch die Zentrifuge auffallende Veränderungen bewirkt werden. Einmal lieferte die erste Furchung zwei Blastomeren von sehr verschiedenem Umfange, und doch entwickelte sich daraus eine normale Schnecke. Wirklich tiefgreifend und von morphologischem Einfluß schienen dagegen die Folgen der dextiotropen Schleuderbewegung auf einige Physa-Eier. Diese normal linksgewundenen Embryonen schienen in der Tat rechts gewunden, also in das Gegenteil umgeschlagen zu sein. In einem Falle entstand wenigstens eine einfach konische, weitmündige, nach rechts gerichtete Schale, in einem andern wurde der Apex geradezu dextiotrop angelegt. Das Herz, normal rechts gelegen, lag bei einem Embryo in der Mitte, bei einem anderen auf der linken Seite. Leider behandelt Conklin gerade diesen Erfolg seiner Experimente mit Unsicherheit und Vorsicht, ja er hat die entsprechenden Abbildungen, trotz der Beschreibung in der Figurenerklärung, ausgelassen.

5. Das Schleudern wirkt um so schädlicher, je später es vorgenommen wird, immer nur vom frisch gelegten Ei bis zur ersten Furchungsteilung gerechnet. Eier, die vor der ersten Reifeteilung zentrifugiert werden, entwickeln sich im allgemeinen alle normal; wird während der Reifeteilungen geschleudert, dann geht etwa die Hälfte zugrunde; geschieht es noch später, steigt der Prozentsatz noch höher. Das beweist also, daß während dieser Periode die Differenzierung schnelle Fortschritte macht, und das entspricht der bereits bei den Vorderkiemern festgestellten Tatsache, daß das Molluskenei scharf umschriebene Keimbezirke hat und



daher isolierte Blastomeren nur entsprechende Teilstücke liefern, aber keine Vollembrionen von verkleinerten Körperproportionen.

6. Als das Hauptergebnis seiner Versuche faßt Conklin den Nachweis auf, daß lediglich das klare Protoplasma seinen Namen verdient, während sowohl der graue wie der weiße Dotter bloß Nahrungssubstanzen von verschiedener Schwere sind. Das Protoplasma allein liefert die Kerne, es nimmt während der Furchung fortwährend zu auf Kosten der anderen, die hauptsächlich bei der Kernbildung verbraucht zu werden scheinen. Dafür, daß auch der graue Dotter morphologisch ohne jeden Belang ist, brachten einige Schleuderversuche einen exakten Beweis. Denn wenn dabei, wie erwähnt, gelegentlich der graue und gelbe Dotter durch eine eingeschnürte Protoplasmazone getrennt werden, so konnte es geschehen, daß der ganze graue Dotter ins zweite, nunmehr riesige Richtungskörperchen geriet, ohne daß dadurch der weitere Furchungsverlauf alteriert worden wäre. Der allgemeine Beweis für den morphologischen Unwert des gelben und grauen Dotters liegt in der Entwicklungsmöglichkeit ganz verschiedener Kombination des aus zwei Blastomeren gebildeten Eies, mag die eine allen gelben, die andere allen grauen enthalten, mögen beide die eine und die andere Substanz einschließen, aber in ganz verschiedenen Verhältnissen.

Für eine feinere Struktur des weißen, echten Protoplasmas und die Möglichkeit ihrer Änderung haben die Schleuderversuche keinen Anhalt erbracht, es wäre denn die Umstimmung eines laetropen Physa-Embryos in einen dexiotropen. In dieser Richtung verdienen sie die höchste Aufmerksamkeit und Wiederholung. Ebenso wäre die genaue Verfolgung der Regulation der Dottersubstanzen, nachdem durch die Zentrifuge eine ungleiche Verteilung in den beiden ersten Blastomeren bewirkt ist, von großem Interesse. Denn es müßte sich zeigen, wie die richtige Verteilung des gelben Dotters und die Verdrängung seiner Reste auf das Meso- und Entoderm bewirkt wird, vermutlich durch ein relativ freies Spiel amoeboider Bewegung auf chemotaktische Reize.

### III. Entwicklung der Organe.

Von Embryonalorganen, die gewöhnlich mit Unrecht als larvale bezeichnet werden, haben die Pulmonaten vor den übrigen Gastropoden lediglich die Schwanzblase oder Podocyste voraus, und auch diese ist auf die Stylommatophoren beschränkt, denen sie keineswegs in vollem Umfange zukommt. Bei ihnen erreicht die Kopfblase ihr Maximum. Die allgemeine Anlage des Körpers gleicht der der Vorderkiemer.

#### a) Die Embryonalorgane.

##### 1. Das Velum.

Nach Rabl zeigen sich bei *Planorbis* Cilien bereits vor dem deutlichen Hervortreten des Velums an seiner künftigen Stelle. Mit ihnen



beginnt das Rotieren des Embryos, die über der Mundöffnung strudeln zudem Eiweiß in ihn hinein. Nachher tritt das Velum als ein Band blasser Zellen hervor, über dem Munde reicht es jederseits bis zu den Seiten unterhalb der Scheitelplatten. Hier schließt es mit einigen großen Zellen ab, die durch Vacuolen aufgequollen sind, ohne Cilien zu tragen. Nach Rabl besteht das Band bei *Planorbis* aus zwei Zellenreihen nebeneinander, nach Wierzejski bei *Physa* aus einer Reihe, deren Herkunft er genauer verfolgt hat. Es sind vom ersten Ectomerenquartett die vier vorderen Trochoblasten  $1a^{21}$ ,  $1a^{22}$ ,  $1b^{21}$  und  $1b^{22}$  (die hinteren gehen, wie erwähnt, in die Kopfblase über), vom zweiten  $2b^{121}$ ,  $2b^{122}$ ,  $2b^{211}$ ,  $2b^{212}$ , dazu die vordere Tipzelle  $2b^{11}$ . Die Trochoblasten des ersten Quartetts rücken auseinander und bilden, übereinander gelagert, die genannten großen Zellen. Die übrigen teilen sich, so daß das Velum bei völliger Anlage der einzelnen Körperteile, Kopfblase, Fuß usw. aus 20—23 Zellen besteht. Bei *Planorbis trivolvis* sind es nach Holmes nur 11.

Die schwächste Entwicklung hat das Velum bei den lissopoden Stylommatophoren, wo es meist gar nicht als solches beachtet wird, die stärkste umgekehrt bei *Oncidium celticum*, wo es nach Joyeux-Laffuie nicht nur den ganzen Kopf und Nacken kranzförmig umgibt, sondern sich noch dazu in seitliche Lappen auszieht und biskuitförmig wird wie bei *Hydrobia* u. a., in offener Anpassung an den marin-litoralen Aufenthalt. Im Vergleich mit *Hydrobia* und *Rissoa* möchte man zweifelhaft sein, ob die Wimperschnur oben wirklich ein ununterbrochenes Band bildet, wie es der Autor nach dem lebenden Embryo zeichnet. Hier können leicht die langen Wimpern, die von rechts und links nach der Mitte zu schlagen, Kontinuität vortäuschen.

Ist schon das Velum der Basommatophoren nach Fol ziemlich rudimentär, so tritt es am stärksten zurück bei Ancyclus.

Bei den Basommatophoren wird als Rest des Velums gelegentlich noch der Rand der Mundlappen betrachtet. Ich selbst habe es, in erweiterter Auffassung, als das nach dem Kopf zu verschobene und verkürzte Epipodium genommen\*), in der Weise, wie dieses bei Rhipidoglossen vorn über die Stirn hinweggreifen kann (s. u.). Unter den Stylommatophoren wird das am deutlichsten bei manchen Janelliden, wo, wie bei *Aneitea*, eine scharfe Leiste vorn am Kopfe herumgreift, die über sich die Augenträger hat, unter sich die beiden Lippenwülste.

Von Stylommatophoren melden Sarasins bei *Helix Waltoni* einen kurzen Querwulst über dem Munde, nach welchem seine Mitte sich herabzieht. Die hier stehenden Cilien sollen weit an der Decke in den Mundeingang hineinreichen und Eiweiß hineinspülen. Weit auffälliger aber ist ihre Angabe, daß bei *Vaginula* eine Wimperwulst an der unteren Mundlippe vorhanden ist und vermutlich die Rotation im Ei bewirkt. Ihm

\*) Simroth, Über das System der Gastropoden. Verhdlg. d. d. zool. Ges. 1911.



steht eine mediane wimpernde Crista über dem Mund, auf der Stirn, gegenüber. Die erstere hat natürlich mit dem Velum nichts zu tun. Für die letztere kann man zweifelhaft sein. Sie zieht sich auch bei *Limax* an der Decke des Oesophagus hinein, nach F. Schmidt bei *Ancylus* u. a., ähnlich bei *Vaginula* (s. u.). Meisenheimer spricht daher *Limax* jede Spur eines Velums ab. Fol will bei *Helix* seitliche wimpernde Reste erkennen, während, wie erwähnt, Sarasins bei *Helix Waltoni* einen mittleren Querwulst dafür beanspruchen. Die Frage erhält ein ganz anderes Gesicht, wenn man mit ihnen das Velarfeld jederseits der Scheitel- oder Sinnesplatte gleichsetzt (s. u.).

Als allgemeine Regel für das Velum der Pulmonaten darf gelten, daß es als Locomotionsorgan auf den Embryo beschränkt bleibt. Denn auch bei *Oncidiella* verschwindet es bereits längere Zeit vor dem Ausschlüpfen, so daß der Embryo zuletzt mit Hilfe des wohlausgebildeten Fußes auf der Innenseite der Eischale entlang kriecht. Dennoch muß wohl dieser Fall als eine sekundäre Verschiebung gelten, durch niedrige Temperatur veranlaßt, denn *O. celtica* stellt nur einen nördlichen Ausläufer dar. Vermutlich schlüpfen die Oncidiiden der Tropen auf einem früheren Stadium aus und bewegen sich noch mit Hilfe des Velums frei im Meerwasser.

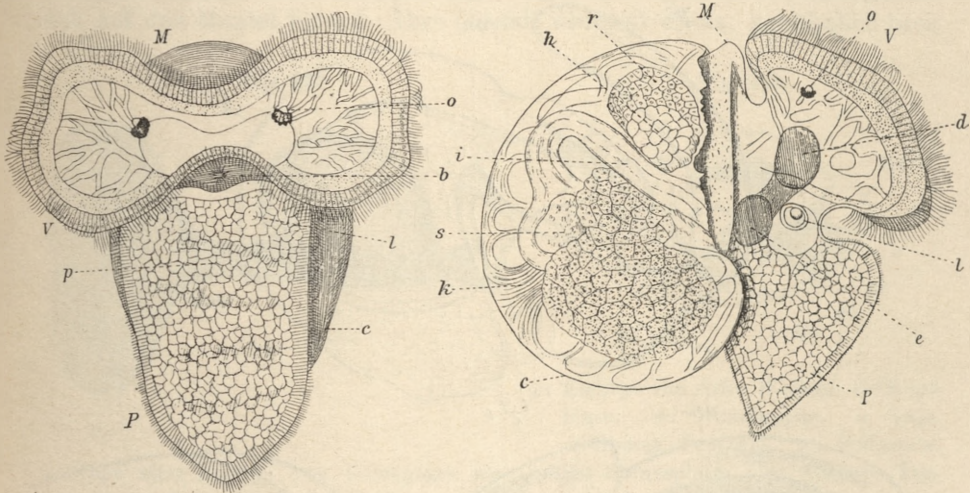
## 2. Cephalocyste und Podocyste, Kopf- oder Nacken- und Schwanzblase.

Die Stirnanschwellung oder Kopfblase macht bei manchen Stylomatophoren, Heliciden, Limaciden usw. zeitweilig bei weitem den größten Teil des Embryos aus. Dadurch, daß die Zellen zunächst vakuolisiert werden und ein reichliches Secret nach der Leibeshöhle, die von der Furchungshöhle nicht zu trennen ist, ergießen, platten sie sich immer stärker ab unter gleichzeitiger Dehnung in der Fläche und Verlust der Zellgrenzen, wobei gleichzeitig die anfangs um die Kerne befindlichen Fetttröpfchen schwinden. So wird das Epithel zu einem dünnen Häutchen, das schließlich auf späteren Stadien durch Resorption wieder verschwinden soll. Im Innern der Höhle finden sich anfangs spärliche, später etwas reichlichere Mesodermzellen, in lockerer radiärer Anordnung. Die frühere Anschauung, daß durch sie rhythmische Kontraktionen der Blase bewirkt würden, scheint sich nirgends zu bestätigen. Meisenheimer konnte bei *Limax* nicht einmal ein durch das Spiel der Podocyste erzeugtes An- und Anschwellen beobachten, ebensowenig Heyder bei *Arion*. Wenn also das Organ auch nicht zur Anregung der Zirkulation der Körpersäfte dienen kann, so deutet doch wohl die besonders dünne Außenwand auf ihre Befähigung zur Atmung hin, und die Beziehung scheint auch begründet in der Beteiligung der hinteren Trochoblasten, die bei *Oncidium* vermutlich mit ins Velum übergehen. Das Wimperspiel aber hat doch wohl nicht nur die Rotation zu leisten, sondern mag ebenso durch Wechsel des Mediums zur Respiration in Beziehung stehen, wie ja



die Cephalocyste schlechtweg dem Velarfeld entspricht. Die Cephalocyste bildet sich im späteren Embryonalleben zwar einschließlich des Mesodermgewebes wieder zurück, läßt sich aber bisweilen auch noch nach dem Ausschlüpfen erkennen. So sah ich junge, freilebende *Geomalacus maculosus* noch mit erweiterter, dünnhäutiger und blasser Stirn, während der übrige Körper bereits die definitive Ausfärbung zeigte.

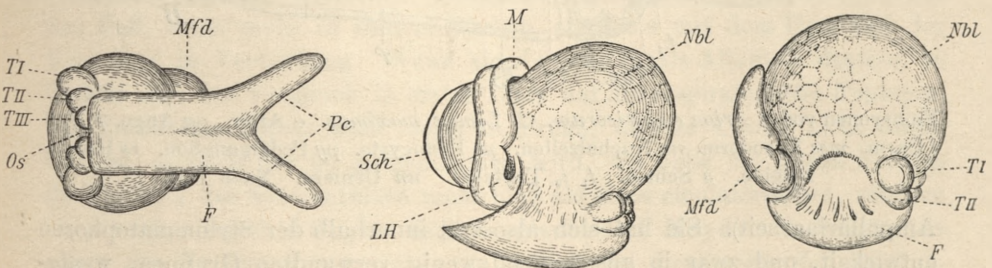
Fig. 220.



Veliges von *Oncidiella celtica* links von unten, rechts von rechts. *b* Mund. *c* Schale. *d* Cerebralganglion. *e* Pedalganglion. *l* Statocyste. *M* Mantel. *o* Auge. *P* Fuß. *V* Velum. Nach Joyeux-Laffuie.

Auch bei den Basommatophoren soll die kleinere Kopfblase nur passiv bewegt werden vom pulsierenden Fuß aus. Sie fehlt ganz bei

Fig. 221.



Embryonen von *Clausilia* sp. (links) und *Succinea* (Mitte und rechts). *F* Fuß. *LH* Lungenhöhle. *Mfd* Mantel. *Nbl* Nackenblase. *Os* Mund. *Pe* Podocyste. *T<sub>I</sub>*, *T<sub>II</sub>*, *T<sub>III</sub>* Tentakel. Nach F. Schmidt.

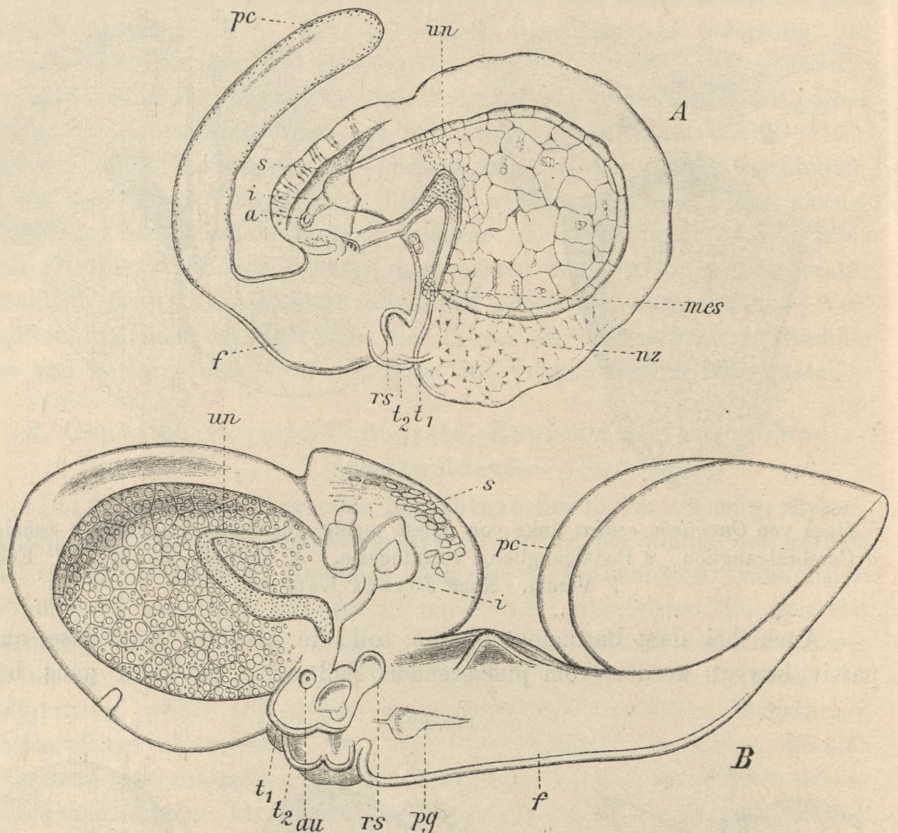
*Oncidium* und *Succinea*. Bei *Vaginula* dagegen glauben Sarasins das Organ, wenn auch durch Reagenzien geschrumpft, wieder zu erkennen. Ja sie nehmen an, daß es hier, wo eine Podocyste fehlt, selbständig zu



pulsieren fähig ist. Dem entspricht die Angabe Joyeux-Laffuies, daß das Velum von *Oncidiella* mit dem Fuß zusammen pulsierende Kontraktionen ausführt.

Die Podocyste (Jourdain) fehlt den Basommatophoren ganz, ebenso unter den Stylommatophoren den Soleoliferen und unter den Lissopoden *Succinea* und *Bulimus citrinus* (nach F. Schmidt und Semper in der

Fig. 222.



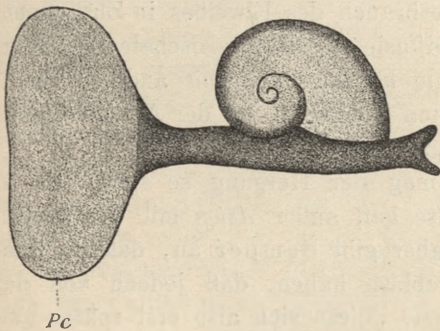
Embryonen von *A Arion empiricorum*. *B Limax maximus*. *a* After. *au* Auge. *f* Fuß. *i* Darm. *mes* Mesoderm. *nz* Nuchalzellen. *pc* Podocyste. *pg* Pedalganglion. *rs* Radulascheide. *s* Schale. *t<sub>1</sub>* *t<sub>2</sub>* Tentakel. *un* Urniere. Nach Fol.

Ampullariaarbeit). Sie hat sich also erst innerhalb der Stylommatophoren entwickelt, und zwar in anscheinend wenig verwandten Gruppen, wenigstens nach dem üblichen System. Wo sie vorhanden, entwickelt sie sich etwas später als die Cephalocyste, ohne die sie wohl nie vorkommt (?), durch Erweiterung des Fußhöckers nach hinten und seitwärts. Dabei werden die Epithelzellen in ähnlicher Weise abgeflacht, die mesodermalen Elemente ordnen sich regelmäßig dorsoventral an als echte Muskelfasern, die bald peristaltisch, bald ohne scharfe Ordnung sich kontrahieren und



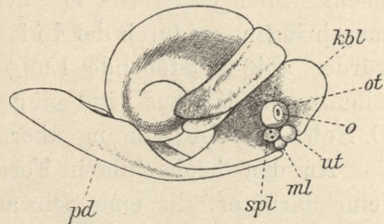
somit die Zirkulation im Embryo veranlassen, was bei den Basommatophoren zunächst der nicht nach hinten verlängerte Fuß übernimmt. Dessen Erweiterung steht wohl in Beziehung zum veränderten Medium, denn die Podocyste, die sich über den Rücken zurückschlägt, breitet sich unter der Eischale, d. h. an der Luft, aus, unter ständigem Ortswechsel mit dem Rotieren des Embryos. Sie findet sich ebenso bei viviparen Formen, bei *Clausilia similis* nach Gegenbaur, bei *Achatina zebra* und *Partula* nach Semper. Dabei rollen sich die Zipfel bald spiralig ein, bald schlagen sie sich auf den Mantel hinauf. Ihre Gestalt wechselt etwas; gewöhnlich breit

Fig. 223.



14 Tage alter Embryo von *Campylaea cingulata*. Nach Künkel.

Fig. 224.



Embryo von *Helix Waltoni*. *kbl* Kopfblase. *ml* Mundlappen. *o* Auge. *ot* Oberes Tentakel. *pd* Podocyste. *spl* Sinnesplatte. *ut* Unteres Tentakel. Nach P. und F. Sarasin.

und flach, wird sie zylindrisch bei *Arion* nach Fol (Textfig. 222), zweizipflig bei der von F. Schmidt untersuchten *Clausilia* (Textfig. 221), während sie bei *Cl. similis* nach Gegenbaur einfach bleibt. Sie kann enorm werden, den Embryo fast ganz einhüllen und sich flach an dem größten Teile der Eischale ausbreiten, so bei *Helix Waltoni* (Sarasin) und nahezu so bei *Campylaea cingulata* (Künkel). Durch zwei Bluträume, einen mitten durch den Fuß, einen mehr in seinem Rücken, steht sie mit dem Hirn und der Kopfblase in Verbindung. Wenn sie Jourdain als Allantois deutete, so bezieht sich der Vergleich in erster Linie auf die respiratorische Funktion; die Ernährung kommt wohl kaum in Frage, da das Eiweiß nicht durch Osmose, sondern per os aufgenommen wird. So nahe bei diesen Formen die Deutung der Schwanzblase nicht bloß als eines ciculatorischen, sondern auch respiratorischen Organs liegt, so glaubt doch Heyder die Respiration allein der Kopfblase zusprechen zu sollen, da diese stets der Eischale anliegt, während die Schwanzblase bei *Arion* nicht selten mitten im Eiweiß liegt, ohne die Oberfläche zu erreichen. Bei der viviparen *Helix studeriana* beschreibt Viguiet ein embryonales Organ, das wohl nur auf die Podocyste bezogen werden kann. Es kommt als große Blase vom Fuß, mit dem sie indes durch einen spiralig gedrehten Stiel verbunden ist. Es scheint nach der Beschreibung, als ob die Blase, bei minimaler



Eischale, mit der Wand der Uterusaussackung verbunden wäre. Die Spiraldrehung des Stieles könnte dann wohl Folge von der Rotation des Embryos sein, die zunächst noch nach der Placentabildung anhalten mochte. Die Sache bedarf genauerer Aufklärung (vgl. S. 669).

Die naheliegende Vermutung, daß die Ausbildung der Schwanzblase im umgekehrten Verhältnisse stehe zur Entwicklung des Velums, dessen Wimperspiel für die Respiration genügen könnte, wird namentlich unterstützt durch *Oncidium*, vielleicht auch durch die Basommatophoren. Doch reichen zur schärferen Begründung die Kenntnisse der Stylommatophorenentwicklung noch nicht aus.

Die Rückbildung der Podocyste gegen das Ende des Embryonal-lebens wollen Sarasins mit dem Verbrauch des Eiweißes in Zusammenhang bringen, wodurch der Luft die Diffusion durch die Eischale erleichtert würde. Die entstehende Lungenhöhle könnte dann mit anderen Hautteilen, etwa den aus- und eingestülpten Tentakeln bei der Ackerschnecke (O. Schmidt) die Atmung übernehmen.\*)

An den beobachteten Formen mag der Hergang so sein. Es ist keine darunter, die eine Schwanzdrüse hat, außer *Arion* mit der flachen Andeutung. Von *Microcystis myops* aber gibt Semper an, daß die Embryonen eine Nacken- und Schwanzblase haben, daß jedoch von der Schwanzdrüse noch nichts zu sehen ist, „diese sich also erst später umbilden muß“ (Reise, S. 44). Ich habe umgekehrt aus der vollkommen gleichen Lage beider Organe den Schluß gezogen (l. c.), daß die Schwanzdrüse aus der Podocyste hervorgeht, entweder durch einfache Abflachung wie bei den Arioniden (entsprechend der noch vorhandenen postembryonalen Abflachung der Cephalocyste von *Geomalacus* s. o.), oder durch Einstülpung. Auf den weiteren Schluß, daß beide Organe auf ein Proctodaeum zurückgehen, kommen wir zurück.

Im Anschluß an diese pulsierenden Larvenorgane könnte noch das Larvenherz erwähnt werden, das Fol von *Helix* beschrieb. Ich reihe es an das Herz an (s. u.).

### 3. Die Urnieren (XLII. 4—13).

Sie fielen schon den älteren Beobachtern auf, O. Schmidt, Gegenbaur usw.

Gemeinsam soll, wenn wir den umfassendsten Untersuchungen Meisenheimers von ganz verschiedenen Vertretern der Basommatophoren und Stylommatophoren, — *Ancylus*, *Physa*, *Flanorbis*, *Limnaea* — *Succinea*, *Limax*, *Helix*, *Arion* — folgen, allen Pulmonaten jederseits ein geknicktes Rohr sein, dessen blindes Ende vorn etwa zwischen Sinnesplatten und

\*) Ähnlich beschreibt Semper von der philippinischen *Paludina costata*, deren Embryonen keine Podocyste haben, das abwechselnde pulsierende Spiel der Tentakel.

Eine philippinische *Vitrina*, vermutlich ein *Helicarion*, läßt nach demselben Autor außer der Podocyste noch verschiedene Teile des Fußes pulsieren.



Eiweißsack liegt, und das am Mantel nach außen mündet, ebenso die Wimperflammen, die vom Blindende in das Rohr hineinschlagen, d. h. also die Übereinstimmung mit dem Excretionsorgan der Plattwürmer, speziell der Turbellarien. Doch ist die zweite Behauptung nicht unbestritten, wenigstens geben Jourdain, de Meuron, Sarasins für *Limax* und *Helix*, die letztgenannten für *H. Waltoni*, eine innere Öffnung an nach der primären Leibeshöhle zu, und selbst Meisenheimer läßt das Rohr sich vorübergehend, wenn auch nur für kurze Zeit, nach innen zu öffnen, daher Sarasins die Urnieren der Stylommatophoren mit den Segmentalorganen oder Schleifenkanälen der Anneliden homologisieren. Doch ist gerade die betreffende Figur bei Sarasins, auf die schließlich das meiste ankommt, wenig beweisend (Taf. VII, Fig. 9), da sie einen Schlußkontour gegen das Haemocoel zeichnen und die Wimperflammen in der Tat, wie es scheint, auch von Zellen, die zu einer dünnen Membran zusammengedrückt sind, ausgehen können (s. u.). Es scheint daher die Beziehung zu den Plathelminthen allgemeine Geltung zu haben, wie auch Pelseneer\*) neuerdings die Wimperflammen als charakteristisches Merkmal der Pulmonaturniere betrachtet. Bei *Arion* liegt, worauf Heyder aufmerksam macht, die linke Urniere weiter nach hinten als die rechte, da die Mantelhöhle, in welche die Urniere mündet, rechts durch die Anlage der Pallialorgane stärker entwickelt ist. Für andere Formen fehlt wohl ein entsprechender Nachweis.

Unterschiede betreffen die Anzahl der Zellen, aus denen sich das Organ zusammensetzt, und die sich bei den Basommatophoren auf vier beschränkt, bei den Stylommatophoren aber weit größer wird, die Form und Durchbohrung des Schlauchs und die Beteiligung seiner verschiedenen Abschnitte an der Sekretion, endlich die Ableitung aus dem Ecto- oder Entoderm, — zunächst die letztere.

Entstehung bei den Basommatophoren.

Fol und Wolfsohn wollten das Organ aus dem Ectoderm herleiten. Rabl behauptete bei *Planorbis* rein mesodermalen Ursprung, im Anschluß daran Holmes, während Meisenheimer, von den Stylommatophoren ausgehend, wieder an ectodermale Ableitung dachte. Demgegenüber steht nun die gründliche Untersuchung von Wierzejski, die mit aller Bestimmtheit die Zellfolge des primären Mesoderms 4d bis zur Entstehung der Nephroblasten *N* klarlegt (s. o.), ungefähr zur Zeit der eben beginnenden Gastrulation. Diese Macromere *N* teilt sich jederseits äqual wieder in zwei gleich große Zellen, die anfangs in derselben Ebene liegen, nach vollkommener Durchtrennung rückt die hintere in eine tiefere Lage, sie wird zur späteren Riesenzelle, d. h. zur Hauptexkretionszelle. Aus der vorderen, höher gelegenen geht der innere, blinde Schenkel hervor, ohne daß indes über die einzelnen Vorgänge volle Klarheit zu gewinnen

\*) Pelseneer, Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. Bruxelles 1911.



war. Zunächst zwar teilt sich diese Zelle  $N_2$  inäqual, so daß der kleinere Abkömmling nach der Riesenzelle zu gerichtet ist; und die Annahme liegt auf der Hand, daß die größere Zelle zur Wimperzelle, die kleinere aber zur Zwischenzelle zwischen ihr und der Riesenzelle wird. Aber gerade hier treten erschwerende Umstände ein, welche klare Beobachtung verhindern, Zusammenpressung von seiten des wachsenden Entoderms auf der inneren und des Ectoderms auf der äußeren Seite, namentlich aber Herantreten kleinerer Mesodermelemente, von denen sich nicht durchweg ausmachen läßt, ob sie teilweise den Micromeren des primären Mesoderms, oder dem sekundären entstammen. Zeitweilig wird der innere Kanal, proximal von der Riesenzelle, nicht nur aus zwei, sondern aus drei Zellen gebildet, von denen eine wieder eliminiert werden müßte. Immerhin ist, trotzdem völlige Klarheit nicht zu gewinnen war, an der mesodermalen Natur aller dieser Zellen nicht zu zweifeln. Auch für die vierte Zelle, die, distal von der Riesenzelle, den Ausführungsgang bildet, glaubt Wierzejski mesodermalen Ursprung annehmen zu müssen. Wir erhalten also einen aus vier Zellen gebildeten Strang, der durch intracellulare Durchbohrung der drei distalen Zellen zum Schlauch wird.

#### Entstehung bei den Stylommatophoren.

Hier beginnt die Anlage deutlich mit der Einstülpung eines ectodermalen Blindsäckchens, an der Stelle der künftigen Mündung jederseits in der Mantelgegend. Der vielzellige Schlauch verlängert sich nach vorn und oben und biegt dann um, um in der Gegend der Scheitelplatte im Innern zu enden. Er verändert seinen Lauf verschiedentlich, indem sich zwischen die beiden Schenkel, die dann einander parallel ziehen, ein mehr horizontales Stück einschaltet, Schleifen werden wohl gebildet u. dergl. Schließlich lösen sich am geschlossenen Blindende einzelne Epithelzellen unter amöboiden Bewegungen aus dem Verbands los, um sich dann, das Ende erweiternd, wieder zusammenzuschließen, mindestens zwei, meist mehr. Während dieses Vorganges soll sich der Schlauch für kurze Zeit durch eine enge Öffnung mit der Leibeshöhle verbinden. Gleichzeitig sollen mesodermale Elemente herantreten, von ähnlicher Form, wie die amöboiden Epithel- oder Ectodermzellen, doch durch ihr histologisches Aussehen kenntlich. Treten hier nicht ähnliche Schwierigkeiten auf wie bei *Physa*? Ist eine Beteiligung dieser mesodermalen Elemente am Blindende völlig ausgeschlossen? Hier ist wohl die Stelle, wo Meisenheimers und Wierzejskis Untersuchungen noch einen offenen Punkt lassen. Jedenfalls werden die amöboiden Zellen schließlich zu Wimperzellen, deren Wimperflammen gemeinsam in den Schlauch hineinschlagen.

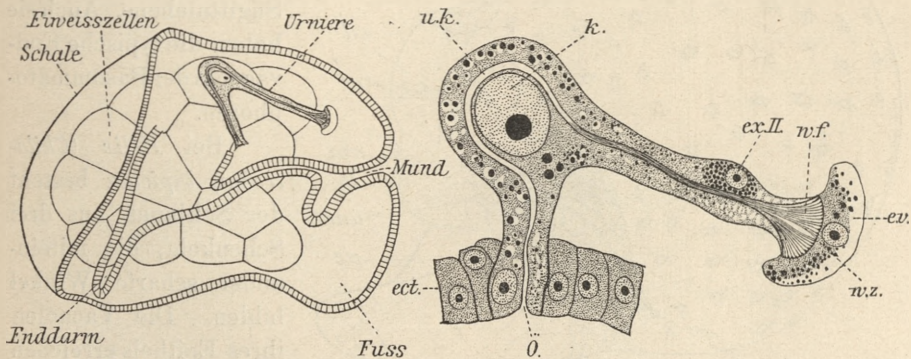
#### Form der Urniere bei den Basommatophoren.

Die Differenzen der untersuchten Gattungen sind nicht eben groß. Am einfachsten verhält sich *Ancylus*. Beim Embryo bilden nach Meisenheimer zuerst die beiden äußeren Zellen, die Ausführungs- und die



Riesenzelle, einen Strang nach innen, beide, zumal die zweite, beträchtlich größer als die Ectodermzellen; nachher wird der Strang noch um zwei Zellen nach innen vermehrt, in gerader Linie. Auch das funktionierende Organ ist noch ziemlich gestreckt, indem nur die vergrößerte Riesenzelle durch Vorwölbung und Verdrängung des intracellularen Lumens eine Biegung bewirkt. Die distale ausführende Zelle bezeugt durch ihre Excretkörner ihre Beteiligung an der Exkretion, die in erster Linie der Riesenzelle und der dritten Zelle obliegt. In der dritten liegt der Kern stets auf der entgegengesetzten Seite als in der Riesenzelle, wo er sich gegen den Kanal vordrängt. Die dritte Zelle läuft nach oben

Fig. 225.



Links *Planorbis*-Embryo (nach Rabl). Rechts Schema der Urniere der Basammatophoren. *ect.* Ectoderm. *ev.* Endvacuole. *ex.II.* Kleinere Excretionszelle. *k.* Kern der Riesenzelle. *Ö.* Äußere Öffnung. *u.k.* Urnierenkanal. *w.f.* Wimperflamme. *w.z.* Wimperzelle. Nach Meisenheimer.

mit trichterförmigem Lumen in einen feinen Saum aus, der durch die kappen- oder halbmondförmige vierte Zelle geschlossen wird. Sie trägt in der konvexen Hälfte eine Endvacuole, in die sich der Kern eindrückt, auf der konvexen sitzt die sehr lange Wimperflamme.

Bei *Planorbis*, *Physa* und *Limnaea* liegt die Hauptänderung in der stärkeren Knickung, die durch Vergrößerung der Riesenzelle mit ihrem großen Nucleus und Nucleolus bedingt wird. Entsprechend bildet der Kanal in ihr eine Schlinge. Auf Querschnitten zeigt er eine cuticulare Auskleidung, an der sich sogar Stäbchenstruktur erkennen läßt. Die dritte Zelle nimmt an Umfang ab.

Eigenartig ist die Wimperzelle bei *Physa* nach Wierzejski. Denn sie trägt auf ihrer konkaven Seite nicht nur die Wimperflamme innerhalb des Kanals, sondern daneben noch außerhalb mehr vereinzelte Cilien, die in die Leibeshöhle schlagen. Die konvexe Seite ist von Mesodermzellen überdeckt.

Form der Urniere bei den Stylommatophoren.

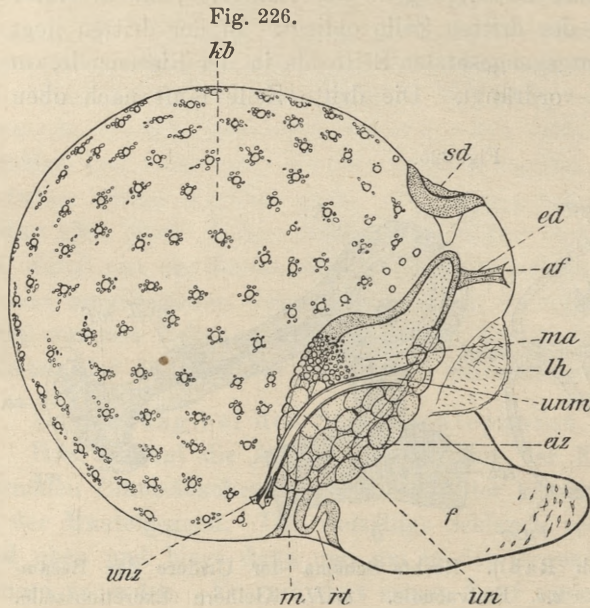
Folgen wir wieder der systematischen Untersuchung Meisenheimers.



Bei *Succinea* ist der Schlauch gebogen und liegt eingeeengt zwischen Eiweißsack und Ectoderm, da hier eine Kopfblase fehlt. Der ganze Schlauch ist mit einem kubischen Epithel ausgekleidet, das in ganzer Länge durch excretorische Vacuolen ausgezeichnet ist, also keine Differenzierung eines besonderen Ausführungsganges. Das Blindende wird durch zwei Wimperzellen gebildet, die durch eine feine Membran untereinander und

mit dem Schlauch verbunden sind. Sie sind von derselben Größe wie die kubischen Epithelzellen und liegen symmetrisch in einer Sagittalebene. Auch sie haben die typische Endvacuole der Basommatophoren.

Bei *Helix* (*Chilostrema*) *lapicida* besteht der Schlauch aus drei Schenkeln, die miteinander scharfe Winkel bilden. Die Vacuolen ihres Epithels erreichen die äußere Mündung nicht, bisweilen bleiben sie im mittleren Schenkel zurück. Das Blindende trägt eine Anzahl von Wimperzellen, die durch eine feine Membran zur Kapsel ver-



Jüngerer Embryo der Weinbergschnecke, etwa 10 Tage alt. *af* After. *ed* Enddarm. *ex* Eiweißzellen des Magens. *f* Fuß. *kb* Kopfblase. *lh* Larvenherz. *m* Mund. *ma* Magen. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse. *un* Urnieren. *unm* deren Mündung nach außen. *unz* deren innere Wimperzellen.

Nach Fol aus Meisenheimer.

bunden sind. Ihre Endvacuole ist schon reduziert, noch stärker bei *Helix pomatia*, wo die Wimperzellen noch an Zahl zunehmen. Der mittlere und äußere Schenkel tragen abgeplattetes Epithel mit nur spärlichen Vacuolen.

Weniger weit geht die Differenzierung bei *Limax agrestis*, das Epithel ist gleichmäßiger, die Endvacuolen sind weniger reduziert. Gemein ist ihm mit der Weinbergschnecke das unregelmäßige Lumen des Kanals, das zu Ausbuchtungen und Blindsäcken führen kann, wie sie schon Gegenbaur beschrieb. Am weitesten geht die Differenzierung bei *Limax maximus*. Der äußere Schenkel hat hohes Zylinder-, der mittlere abgeplattetes und nur der innere typisch excretorisches Epithel, der Wimperzelle fehlt die Endvacuole; nur vereinzelte Excretkörner (Harnsäure?) deuten noch auf die excretorische Tätigkeit. Bei *Arion empiricorum* endlich besteht der Schlauch nur aus zwei Schenkeln, die in spitzen Winkeln



## Erklärung von Tafel XXXVIII.

Bildung der Zeugungsstoffe.

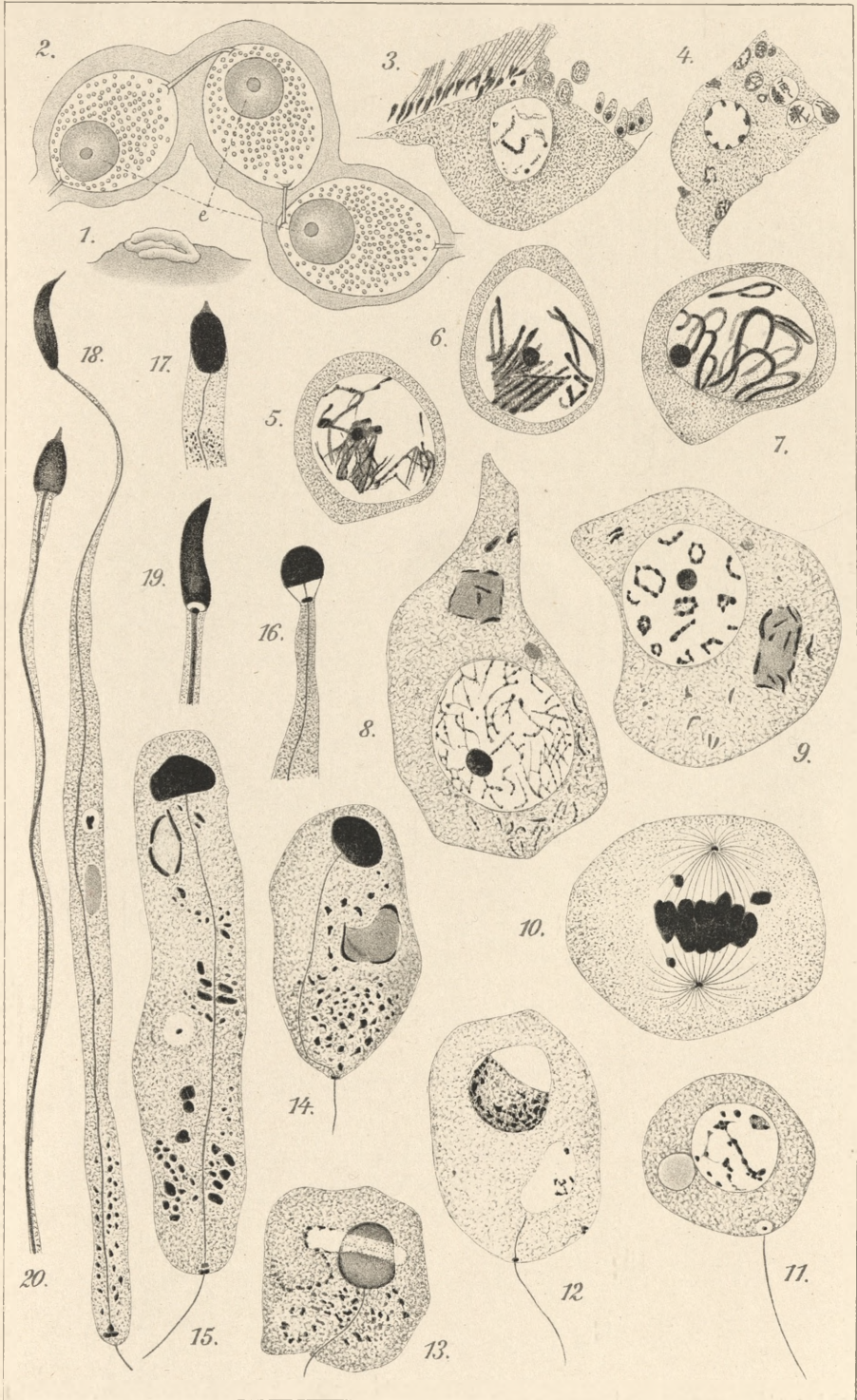


Fig.

1. Laich von *Siphonaria lepida*, nat. Gr.
2. Drei Eier daraus, vergr. e Eier.
3. In Degeneration begriffene Eizelle von *Succinea putris*, welche Spermatozoen (links) und Spermatiden (rechts) als Nährzelle dient.  
Die übrigen Figuren gehören zu *Arianta arbustorum*.
4. In Degeneration begriffene Eizelle, in welche Leucocyten (Amoebocyten) und Spermatocyten (unten rechts) als Phagocyten eingedrungen sind.
- 5—10. Primäre Spermatocyten.
5. Mit leptotemem Nucleus.
6. Mit pachytemem Nucleus.
7. Im Buketstadium.
8. Mit Spirem im Kern und Nebenkern im Cytoplasma.
9. Mit beginnender Chromosomenbildung und Nebenkern.
10. In der Metaphase.
- 11—20. Spermatiden.
11. Mit Endfaden.
12. Ebenso, etwas später. Der Endfaden dringt ins Cytoplasma ein.
13. Mit ringförmig austretendem Zellsaft, „Saturnring“.
- 14 und 15. Verlängerte Spermatiden.
16. Vorderende einer Spermatide.
17. Ein solches mit Perforatorium.
18. Nahezu reife Spermatide.
19. Vorderende einer Spermatide.
20. Vorderende eines Spermatozoons.

Fig. 1 und 2 nach Fujita, 3—20 nach Soós.











## **Erklärung von Tafel XXXIX.**

Reife und nahezu reife Spermatozoen.

---

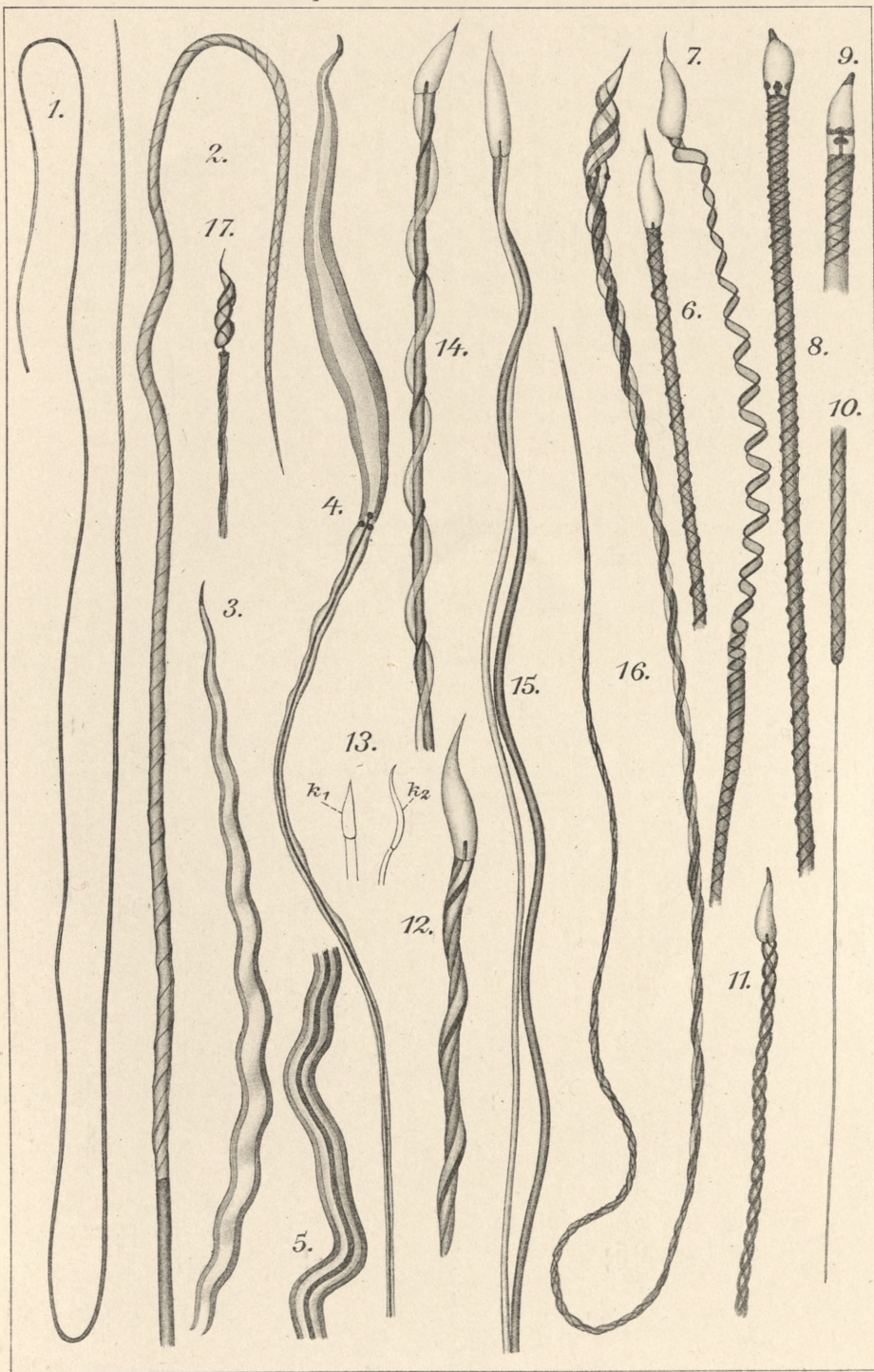


Fig.

- 1—5. Spermatozoen von *Ancylus lacustris*.
1. Ganzes Spermium.
2. Vordere Hälfte.
3. Kopfstück, etwas gequollen.
4. Unreifes Spermium.
5. Vorderende eines noch jüngeren Stückes.
- 6 und 7. *Planorbis corneus*.
6. Vordere Hälfte.
7. Dieselbe mit maceriertem Verbindungsstück.
- 8—10. *Limnaea stagnalis*.
8. Vordere Hälfte.
9. Das Vorderende, etwas gequollen.
10. Ende des Verbindungsstückes mit Endgeißel.
11. Vorderende eines Spermiums von *Physa*.
- 12 und 13. Vorderende der Spermien von *Succinea putris*.
12. Normales Spermium.
13. Köpfe der beiden Formen von Spermien,  $k_1$  des gewöhnlichen,  $k_2$  des längeren.
14. Vorderende des Spermiums von einem *Bulimus* (*Buliminus*?).
15. Vordere Hälfte des Spermiums von *Helix*, maceriert.
- 16 und 17. *Limax agrestis*.
16. Ganzes Spermium.
17. Vorderende.

Nach Retzius und Fig. 13 nach Rieper.





C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig







## **Erklärung von Tafel XL.**

**Ontogenese.**

**Furchungsstadien von Physa fontinalis.**

**Violett: primäres, rot: sekundäres Mesoderm.**

---

---



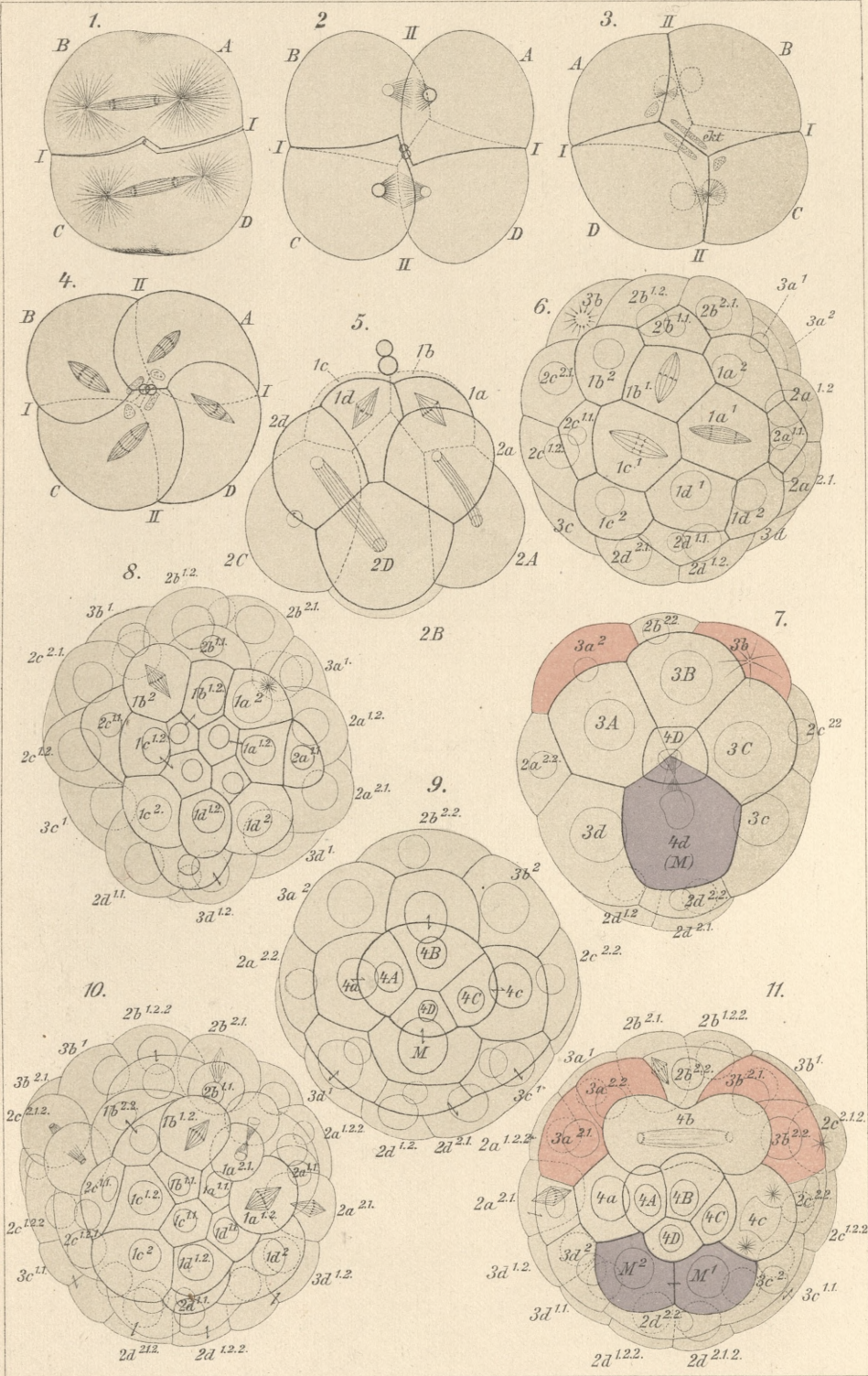
Fig.

1. Teilung in vier Blastomeren, vom animalen Pol aus gesehen. Polare Knickung der ersten Furche.
- 2 und 3. 4-Zellenstadium.
2. Vom animalen Pol aus gesehen. Ausbildung der Polarfurchen.
3. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol aus. Übergang ins Ruhestadium. Lage des Zwischenkörpers. *ect* Ectosomen.
4. Übergangsphase zum Achtzellenstadium. Die Spiraldrehung ist noch stark ausgeprägt. Ectosomen am vegetativen Pole.
5. Achtzellenstadium, in welchem ausnahmsweise alle acht Blastomeren gleichzeitig in Teilung begriffen sind, von der Seite.
- 6 und 7. 33-Zellenstadium.
6. Vom animalen Pole aus. Das erste Quartett ist in Teilung begriffen.
7. Dasselbe Stadium von der vegetativen Seite. Die eine der beiden Zellen des secundären Mesoderms in Teilung.
- 8 und 9. 44-Zellenstadium.
8. Vom animalen Pol. Die vorderen Trochoblasten ( $1a^2$ ,  $1b^2$ ) in Teilung begriffen.
9. Vom vegetativen Pole aus. Symmetrische Anordnung der Macromeren zur Polarrosette.
- 10 und 11. 57-Zellenstadium.
10. Vom animalen Pole aus. Teilungen im ersten und zweiten Quartett.
11. Vom vegetativen Pole aus. Erste Teilung des vierten Quartetts.

Nach Wierzejski.

---





C.F Winter'sche Verlagshandlung. Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke. Leipzig

rcin.org.pl









In der **C. F. Winter'schen** Verlagshandlung in Leipzig ist erschienen:

**Dr. H. G. Bronn's**

## **Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.**

*In kompletten Bänden resp. Abteilungen:*

- Erster Band. Protozoa.** Von Dr. O. Bütschli, Professor in Heidelberg. Kplt. in 3 Abtlgn. Abtlg. I. 30 Mk. — Abtlg. II. 25 Mk. — Abtlg. III. 45 Mk.
- Zweiter Band. I. Abteilung. Porifera.** Von Dr. G. C. J. Vosmaer. Mit 34 Tafeln (darunter 5 Doppeltaf.) und 53 Holzschn. Preis 25 Mk.
- Zweiter Band. III. Abteilung. Echinodermen** (Stachelhäuter). Von Dr. H. Ludwig, Professor in Bonn. Erstes Buch. **Die Seewalzen.** Preis 25 Mk. Fortgesetzt von Prof. Dr. O. Hamann, Berlin. Zweites Buch. **Die Seesterne.** Preis 19 Mk. 50 Pf. Drittes Buch. **Die Schlangensterne.** Preis 21 Mk. Viertes Buch. **Die Seeigel.** Preis 37 Mk. 50 Pf. Fünftes Buch. **Die Seelilien.** Preis 19 Mk.
- Dritter Band. Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. H. Simroth, Prof. in Leipzig. Erste Abteilung. **Amphineura** u. **Scaphopoda.** Preis 32 Mk. 50 Pf. Zweite Abteilung. **Gastropoda prosobranchia.** Preis 112 Mk.
- Dritter Band. Supplement. I. Tunicata** (Manteltiere). Von Prof. Dr. Osw. Seeliger. Fortgesetzt von Dr. R. Hartmeyer in Berlin. Preis 150 Mk.
- Dritter Band. Supplement. II. Tunicata.** Fortgesetzt von Dr. G. Neumann in Dresden. Preis 19 Mk.
- Vierter Band. Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. M. Braun. Abteilung I. a. Trematodes. Preis 47 Mk. Abteilung I. b. Cestodes. Preis 50 Mk.
- Vierter Band. Supplement. Nemertini** (Schnurwürmer). Von Dr. O. Bürger, Professor in Santiago. Preis 45 Mk.
- Fünfter Band. Gliederfüßler** (Arthropoda). Erste Abteilung. Von Prof. Dr. A. Gerstaecker. Mit 50 lithogr. Taf. Preis 43 Mk. 50 Pf.
- Sechster Band. II. Abteilung. Wirbeltiere.** Amphibien. Von Dr. C. K. Hoffmann, Prof. in Leiden. Mit 53 lithogr. Tafeln (darunter 6 Doppeltafeln) und 13 Holzschn. Preis 36 Mk.
- Sechster Band. III. Abteilung. Reptilien.** Von Dr. C. K. Hoffmann, Prof. in Leiden. Kplt. in 3 Unter-Abtlgn. I. 28 Mk. — II. 40 Mk. — III. 42 Mk.
- Sechster Band. IV. Abteilung. Vögel: Aves.** Von Dr. Hans Gadow in Cambridge. I. Anatomischer Teil. Mit 59 lithographierten Tafeln und mehreren Holzschnitten. Preis 63 Mk. II. Systematischer Teil. Preis 12 Mk.
- Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere: Mammalia.** Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. W. Leche. Band I. 1. Hälfte. Preis 45 Mk. 2. Hälfte. Preis 48 Mk.

*Ferner in Lieferungen à 1 Mk. 50 Pf.:*

- Zweiter Band. II. Abteilung. Coelenterata** (Hohltiere). Von Prof. Dr. Carl Chun und Prof. Dr. L. Will. Lfg. 1—21.
- Anthozoa.** Von Dr. O. Carlgren in Stockholm. Lfg. 1—6.
- Dritter Band. Mollusca** (Weichtiere). Von Dr. H. Simroth, Prof. in Leipzig. Dritte Abteilung. **Pulmonata.** Lfg. 95—142.
- Vierter Band. Würmer** (Vermes). Von Prof. Dr. M. Braun. Abteilung I. c. Turbellaria. Bearb. von Prof. Dr. L. v. Graff. Lfg. 63—144. Abteilung II. a. Nematodes. Von Prof. Dr. L. A. Jägerskiöld in Göttingen. Lfg. 1 u. 2.
- Fünfter Band. Gliederfüßler** (Arthropoda). Zweite Abteilung. Von Prof. Dr. A. Gerstaecker. Fortges. von Prof. Dr. A. E. Ortmann und Dr. C. Verhoeff. Lfg. 1—82.
- Sechster Band. I. Abteilung. Fische.** Von Dr. E. Lönnberg, Prof. in Stockholm. Fortgesetzt von Dr. med. G. Favaro in Padua u. Dr. B. Mozejko in Warschau. Lfg. 1—38.
- Sechster Band. V. Abteilung. Säugetiere: Mammalia.** Von Dr. C. G. Giebel. Fortgesetzt von Prof. Dr. E. Göppert. Lfg. 61—75.
- Sechster Band. V. Abteilung. I. Unterabteilung.** Von Prof. Dr. U. Gerhardt in Breslau. Lfg. 1—4.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung / Leipzig

In unserem Verlage erscheint:

# DIE DIPLOPODEN DEUTSCHLANDS

zusammenfassend bearbeitet

zugleich eine

**Allgemeine Einführung in die Kenntnis**  
der Diplopoden-Systematik, der Organisation,  
Entwicklung, Biologie und Geographie von

**Dr. KARL W. VERHOEFF**

Das Werk wird in zwei Bänden herausgegeben, deren jeder in mehreren Lieferungen erscheint. Der I. Band behandelt die allgemeine Diplopoden-Forschung nach mehreren Richtungen, der II. alle bisher aus Deutschland bekannt gewordenen Arten und Unterformen im Zusammenhang. — Die 1. Lieferung enthält 96 Seiten, 3 doppelte und eine einfache Tafel; dem ganzen Werk von voraussichtlich 600 bis 650 Seiten sollen außer den reichlichen Textabbildungen etwa 24 einfache und Doppeltafeln beigegeben werden.

Es sind bisher zwar schon einige zusammenfassende Bücher über **Diplopoden** erschienen, aber noch **keines, welches als allgemeines und nach mehreren Richtungen sich verbreitendes Handbuch** derselben gelten könnte; ebensowenig existiert ein allgemeines Buch über die **Diplopoden Deutschlands**.

In durchschnittlich 4—5 monatlichen Zwischenräumen werden also ca. 8 Lieferungen mit etwa 5 Bogen und 4—5 Tafeln Inhalt zum Preise von annähernd 3—4 Mark erscheinen.

Nach Vollendung des Werkes wird die Verlagshandlung Einbanddecken in zweckentsprechender und ebenso eleganter als dezenter Ausführung herstellen lassen, welche jedoch nur nach besonderer Bestellung geliefert werden.

Wir bitten Interessenten es nicht zu versäumen, sich die 1. Lieferung vorlegen zu lassen und alsdann möglichst umgehend ihre Entscheidung zu treffen.

== Bis jetzt sind 7 Lieferungen erschienen. ==

C. F. Winter'sche Verlagshandlung / Leipzig