

904/13

**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.

143., 144., 145. u. 146. Lieferung.

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



zusammenstoßen. Die Excretvacuolen lassen nur den äußersten Teil frei, die Endvacuolen sind gut ausgeprägt.

Schließlich möchte noch auf das gleichzeitige Schwinden von Urniere und Kopfblase hinzuweisen sein. Die Nachbarschaft deutet, wie bei Lunge und Niere, die physiologische Zusammengehörigkeit an; die Harnsäurekonkremente scheinen irgendwelche Abfallprodukte des Atemprozesses zu sein. So wird die respiratorische Funktion der Kopfblase und des entsprechenden Velarfeldes von *Oncidiella* gestützt, selbst bei *Succinea*, wo doch, bei mangelnder Blase, das Ectoderm abgeflacht ist.

#### 4. Die Nuchalzellen (XLII. 1. 2).

Die charakteristischen, von Lereboullet 1862 entdeckten Zellen in der Nackengegend, „cellules nuchales“ Fol, sind wiederholt wieder beobachtet und beschrieben worden. Fol untersucht sie bei *Ancylus*, *Limnaea* und *Planorbis*. Er bleibt, nach den Differenzen zwischen Text und Tafelerklärung, im Zweifel, ob sie zum Ectoderm oder zum Mesoderm gehören, ebenso was ihr schließliches Schicksal und ihre Bedeutung ist, Reste eines rudimentären Organs oder dergl. Sonst scheinen sie lediglich bei Prosobranchien gesehen zu sein (s. diese). Wierzejski hat sie etwas genauer bei *Physa* verfolgt. Hier treten sie bereits auf, wenn die Radula kaum angedeutet ist, als zwei Zellreihen an den dorsalen Rändern der Scheitelplatten, wo sie gegen die Medianlinie ziehen, um sich in ihr zu vereinigen. Von den benachbarten Mesodermzellen unterscheiden sie sich durch ihre Größe und Struktur. Ihre Entfaltung und schließliche Rückbildung geht parallel mit der der Urniere, die sie in einem Bogen verbinden. Große Vacuolen mit glänzenden Körnern sollen vielleicht eine excretorische Tätigkeit andeuten, verwandt mit der der Urnieren. Doch ist die Übereinstimmung nicht übermäßig scharf. Sie entstammen sicher dem Mesoderm. Es scheint, daß sie später durch Phagocytose abgebaut werden, indem sich kleine Mesodermzellen an sie anlegen. Aber es bleibt unsicher, ob der Prozeß zu ihrer völligen Vernichtung führt.

Man irrt wohl nicht, wenn man ihre Deutung in einer besonderen und ganz bestimmten Richtung sucht. Die Beschreibung und Lage paßt am besten zu den Phyllaciten, welche André bei *Hyalina* entdeckt hat, (Taf. IX), große Zellen, die aus dem Innern durchbrechen, mit einer großen Vacuole und glänzenden Körnern, die sich dann eigenartig umbilden. Sollte sich die Vermutung bestätigen, woran ich kaum zweifle, so läge der Ursprung wieder bei einem primitiven Stylommatophoren, um dessen Ontogenie sich leider bisher niemand gekümmert zu haben scheint.

#### 5. Die Schale der Soleoliferen.

Es ist sicher, daß die Schale der Vaginuliden und Oncidiiden ein rein embryonales Organ ist, das nachher, und zwar bei den ersteren be-

stimmt schon im Ei, abgeworfen wird. Wir besprechen sie indes naturgemäß bei der folgenden Gruppe.

### b) Die bleibenden Organe.

So übereinstimmend die ganze Anlage erscheint, wenn man von Kopf- und Schwanzblase absieht, übereinstimmend sowohl untereinander als mit den Prosobranchien, so viel Schwierigkeiten und Unklarheiten ergeben sich bei der Betrachtung des Einzelnen, namentlich bei den Stylommatophoren, bei der Schale, beim Darm, beim Fuß usw.

#### 1. Die Schale.

Durchweg scheint die erste Anlage der Schale, mit der nach Fol die Asymmetrie beginnen soll, mit einer kleinen dorsalen Einsenkung, der Schalendrüse, verknüpft. Soweit würde mithin Übereinstimmung mit den Prosobranchien oder schlechtweg mit den übrigen Mollusken herrschen. Von da aber gehen die Wege auseinander.

Soleoliferen. Von den Soleoliferen, die durchweg und allein nachher schalenlos sind, wird dieser Zustand am frühesten erreicht bei *Vaginata*, wo auch die Schalendrüse am flachsten zu bleiben scheint. Sarasins sahen dann das Mantel- oder Rückenfeld von einem Cuticularhäutchen bedeckt, das ohne Kalk bleibt. Es wird bald von den nach dem Rücken zu sich ausdehnenden Mantelrändern abgehoben und geht verloren. Hier kommt es also weder zu Kalkablagerung, noch zu Aufwindung (s. S. 709 Textfig. 227).

Von den Oncidiiden bringt es die *Oncidiella celtica* nach Joyeux-Laffaie zu einer etwa kugligen, schwach asymmetrischen Schale von ungefähr einem Umgang (S. 697 Textfig. 220). Sie wird dann gleichfalls abgeworfen.

#### Basommatophoren.

Der normalen Schalenbildung ohne Heterostrophie oder dergl. entspricht, soweit bekannt, eine direkte Entwicklung des Schälchens, das man einfach an das der Oncidien anreihen kann, wenn man es bleiben und weiterwachsen läßt. Schwierigkeiten macht höchstens *Planorbis*, wo man, ähnlich wie bei den erwachsenen, die Windungsrichtung, ob dexio-, ob laeotrop, ohne Kenntnis der Weichteile nicht immer gleich erkennen kann.

Die erste Anlage der Schale ist ein hyalines Häutchen, das sich leicht von seinem Mutterboden ablöst und dann in zahlreiche Falten legt (Rabl), genau wie die Schale der erwachsenen Ostracolethe.

Über postembryonale abweichende Weiterbildung sind wir nur z. T. unterrichtet, beim Septum von *Ancylus-Gundlachia* etwa, nicht dagegen über die verschiedene Verschlüßbildung innerhalb der Schale von *Segmentina*. Diese Anpassungen scheinen noch nicht bis ins Embryonalleben hinauf verschoben zu sein.

Von besonderer Bedeutung müßte die noch ausstehende Untersuchung von *Amphipeplea* aus, nämlich die Entscheidung, ob die Umbüllung durch den Mantel erst während des Lebens eintritt oder bereits während der Embryonalentwicklung, wie bei der nächsten Gruppe.

#### Lissopode Stylommatophoren.

Die auffälligste Tatsache ist vielleicht die von F. Schmidt festgestellte, an Gegenbaurs Beobachtungen anknüpfende, daß die Schalendrüse mit der Schale vom Mantel überwachsen und zu einer Schalentasche geschlossen wird, nach Art der Nacktschnecken also. Leider fehlt uns noch viel zu einer systematischen Übersicht, wir kennen die Entwicklung nicht von den einfachen Formen des Systems, Achatinen, Puppen, den Endodontiden, Vitrinen, Hyalinen, Testacelliden, Glandiniden u. a. Aber es scheint doch schon jetzt, als ob ein Nacktschnecken-, ein Limacidenstadium den Gehäuseschnecken vorausgegangen wäre, etwa in der Form von *Ostracolethe*, wo ein echter Eingeweidebruchsack von Schale und Mantel eingehüllt ist.

Zunächst beschrieb Gegenbaur die Schale von *Clausilia similis* so, daß sie, bereits aufgewunden, noch vollständig von einer Epithelschicht bedeckt ist. Auch bei *Helix* sah er sie vom Mantel überzogen. Meisenheimer verfolgt den Hergang bei *Limax* genauer (XLIII 2—5). Die Schale wird überwachsen, die Tasche schließt sich, das Epithel ihres inneren Daches flacht sich ab und legt sich eng an das äußere, gewöhnliche Mantelepithel an, bis sich Mesodermgewebe dazwischen schiebt; kurz wir erhalten die Verhältnisse der erwachsenen Schnecke. Freilich bleibt dabei ungewiß, ob noch am Hinterende ein medianer Schalengang sich erhält, wie ihn Täuber entdeckte. Dazu müßte Sicherheit gegeben sein, daß die Figuren auch strengen Medianschnitten entsprechen. Die Wahrscheinlichkeit, so weit sie sich auf die Morphologie der erwachsenen gründet, spricht dafür, daß ein vollständiger Abschluß der Schalentasche nur bei den Janelliden erreicht wird. Ebenso unsicher ist der Hergang bei den beschalteten Formen wie *Clausilia*, d. h. die Frage, ob das Zurücktreten der äußeren Hülle, also die Freilegung der anfangs eingeschlossenen Schale, von einem bleibenden Porus ausgeht oder nicht. Die beste Parallele zu den Vorgängen bieten wohl die Urocycliden mit ihrem bisweilen kaum bemerkbaren, bisweilen weit offenen Mantelporus in allen Übergängen, nächst dem etwa die Parmariongruppe.

Die moderne Betonung abweichender Strukturen am Apex, die man allgemein auf das Embryonalleben zurückführt (s. o.) und für die Beurteilung des Verwandtschaftsgrades für besonders wichtig hält, ist doch nur an der Untersuchung der vollendeten Schalen gereift. Der ontogenetische Beweis steht noch aus, so gut wie bei Mündungsverschlüssen auf jüngeren Stadien, die unter Umständen erhalten bleiben, unter Umständen wieder resorbiert werden.

Es liegt auf der Hand, daß hier äußerst wichtige Grundlagen für das System vorliegen. Wie zu bemerken ist, geht die Schalenbildung durchweg kontinuierlich vor sich, abgesehen von nachherigen stärkeren Erweiterungen wie bei *Parmacella* und *Daudebardia* etwa. Aber die Entwicklung vollzieht sich nirgends in den Sprüngen, wie sie bei Prosobranchien vorkommen, wo ein endogastrisches und exogastrisches Stadium durch plötzliche Drehung der Schale sich ablösen.

Die ursprünglichste Form ist die von *Vaginula*, sie liegt auf dem Lande. Die nächst dem einfachsten Schalen, aufgewunden und durchweg unbedeckt, sind ins Wasser geraten, Basomatophoren und Oncidiiden, der nächste Schritt auf dem Lande führt, soweit die Untersuchungen reichen, zur Überdeckung der Schale, zur Nacktschneckenbildung. Damit werden Formen mit aufgewundener oder kugelig innerer Schale, wie *Ostracolethe*, *Parmacella*, die Parmarioniden, besonders altertümliche, am weitesten geht der Prozeß bei den Janelliden, wo die Schalentasche sich völlig abschließt, Boden und Decke verwachsen und die Schalenreste abkapseln. Von hier aus scheint ein Zweig durch Umformung der Schale an die flache Spaltform der Schalentasche zu den Nacktschnecken im gewöhnlichen Sinne überzuleiten, ein anderer durch sekundäre Befreiung der gewundenen Schale zu den Gehäuseschnecken. *Amphipeplea* würde einen Einwanderer im Süßwasser darstellen, der vermutlich bis zur Überwachsung der Schale auf dem Lande gediehen ist.

Diese Betrachtungen gelten selbstverständlich unter den beschalteten Formen nur für die, deren Ontogenese bekannt ist. Weitere Bemerkungen s. am Schluß der Genitalorgane.

## 2. Der Spindelmuskel.

Der Columellaris ist am genauesten beschrieben bei *Oncidiella*, d. h. merkwürdigerweise gerade von der Form, bei der er nachträglich wieder verschwindet, wenigstens als Schalenmuskel. Joyeux-Laffuie läßt ihn aus einer Gruppe von Mesodermzellen, die sich etwa an die Mitte der Schale anheften, hervorgehen.

Im übrigen wissen wir von seiner Anlage, seiner Verzweigung an den Pharynx, die Tentakel und den Fuß, von seinen wechselnden Beziehungen zu den Copulationsorganen bisher nichts; es scheint durchaus unbekannt, wieweit eine einheitliche Grundlage zur Aufspaltung führt, wieweit umgekehrt gesonderte Elemente verschmelzen, und wie weit einzelne Retraktoren als Reste eines gemeinsamen Systems oder als Sondererwerbungen zu gelten haben. Hier kann vorläufig nur nach der Anatomie geurteilt werden.

## 3. Das Operculum.

Von der Entwicklung des bleibenden Deckels bei *Amphibola* ist nichts bekannt. Es wird wie bei den Prosobranchien entstehen.

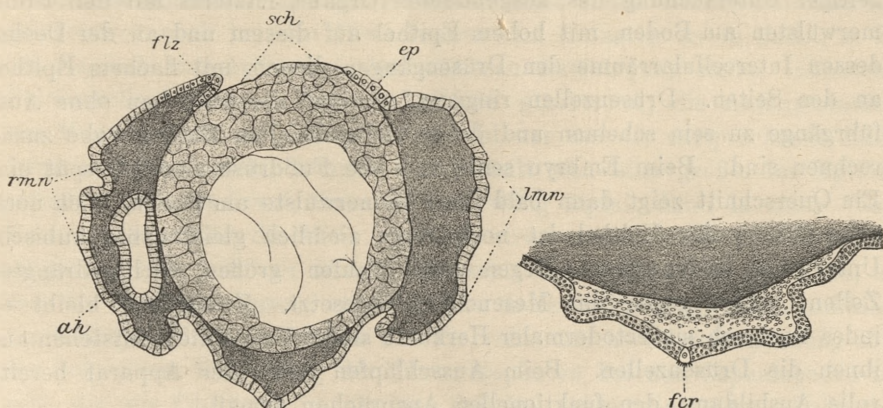
Das einzige Pulmonat, das ein embryonales Operculum beim Ausschlüpfen abwirft, ist demnach *Parmacella*.

Höchst auffällig ist, daß *Oncidiella*, die ihre Embryonalschale abwirft, keinen Deckel anlegt. Danach sind die Soleoliferen die einzigen Gastropoden, welche die Jugendschale verlieren und völlig nackt werden, ohne zugleich ein Operculum anzulegen.

#### 4. Der Fuß.

Der Fuß legt sich zunächst als Höcker unter dem Munde an, nach F. Schmidt durch Zusammenschluß zweier Seitenvorsprünge. Sie sind bei *Succinea* zuerst durch eine mittlere Furche geschieden, die durch den spaltförmigen Urmund bedingt scheint. Doch kommen auch Abweichungen vor, wo sich der Höcker gleich als breite Scheibe quer herüber anlegt,

Fig. 227.



*Vaginula boviceps*, Querschnitte links durch die Mitte, rechts durch den Fuß eines Embryos. ah Kloake (Atemhöhle?). ep Epithel. fcr Fußcrista. flz Schalenfalz. lmw linker, rmw rechter Mantelwulst. sch Schale. Nach P. und F. Sarasin.

oder den noch verlängerten Blastoporus hufeisenartig umfaßt. Von hier schreitet die Entwicklung nach hinten, die zur Podocyste führt. Rabl beschreibt auch bei dem Basommatophoren *Planorbis*, daß der Fuß mit seinen Schwellungen sich nach hinten verlängert. Für *Vaginula* geben Sarasins an, daß er bei seiner Verlängerung eine mittlere Wimperleiste trägt, die sich auf die mediane Zellenreihe beschränkt. Vorn erweitert sie sich zu einem dreieckigen Kissen unter dem Munde, das über und über mit Cilien bedeckt ist. Hier liegt auch zeitlich der Anfang, denn das Kissen geht auf jenen Flimmerwulst zurück, der schon früher im unteren Umfange der Mundöffnung auftaucht (s. o. unter Velum). Querriefen machen sich bald bemerklich als Beginn der Soleolae.

Der wimpernde Fuß der Basommatophoren wird, nachdem er sich einheitlich angelegt hat, nachträglich zweilappig, wie zuerst Ray Lankester beschrieb, und Fol bestätigte. Die Mitte sinkt ein. Ray Lankester wollte daraus die Flossen der Pteropoden ableiten. Übrigens

zeigt sich weiter hinten eine wimpernde Längsleiste, die vor dem After aufhört, ähnlich wie bei *Vaginula*. Die Lappenbildung bei *Ancylus* fehlt.

Der Mittelleiste von *Vaginula* entspricht wohl eine Bildung des Embryos von *Oncidiella*, bei ihm wimpert die ganze Oberfläche des Fußes, aber die Zellen am Hinterende, ebenfalls in der Mittellinie, haben ein körnchenreiches Protoplasma und längere Cilien. Allerdings sucht Joyeux-Laffuie die Anknüpfung in anderer Richtung, wenn er den Vergleich mit dem Feld sucht, das sonst den Deckel abscheidet.

#### 5. Die Fußdrüse (XLII 3).

Sie entsteht als eine mediane Einstülpung am vorderen Fußrande, nach Joyeux-Laffuie, Meisenheimer, André u. a. Am genauesten hat ihre Entwicklung Brock an der Ackerschnecke verfolgt, unter gleichzeitiger Untersuchung des ausgebildeten Organs, letzteres mit den Flimmerwülsten am Boden, mit hohem Epithel auf diesem und an der Decke, dessen Interzellularräume den Drüsengängen dienen, mit flachem Epithel an den Seiten. Drüsenzellen ringsum, wiewohl die seitlichen ohne Ausführgänge zu sein scheinen und daher vielleicht dem Bindegewebe zuzurechnen sind. Beim Embryo senkt sich die Fußdrüse ziemlich spät ein. Ein Querschnitt zeigt dann bald die Flimmerwülste am Boden, doch noch ohne Cilien; das Epithel ist noch rings ziemlich gleichmäßig kubisch. Unter den Bodenwülsten liegen zwei Haufen großer, dichtgedrängter Zellen, scharf gegen das Mesenchym abgesetzt. Zweifelhaft bleibt es indes noch, ob sie ectodermaler Herkunft sind. Vermutlich entstehen aus ihnen die Drüsenzellen. Beim Ausschlüpfen zeigt der Apparat bereits volle Ausbildung, den funktionellen Ansprüchen gemäß.

#### 6. Der Mantel.

Der Mantelwulst legt sich in üblicher Weise als Verdickung vor der Schale an, er ist natürlich bloß als Mantelrand zu bezeichnen, während der Mantel s. s. vom Boden der Schalendrüse gebildet wird. Ohne hier auf die Pallialorgane einzugehen (s. u.), ist doch wieder darauf hinzuweisen, daß sich der Mantelrand aller oder der meisten lissopoden Stylommatophoren und unter den Basommatophoren der von *Amphipeplea* über die Schale hinwegschlägt und zur Nacktschneckenbildung führt, dauernd oder vorübergehend (s. o.).

Unter den Soleoliferen zieht sich der Mantelwulst von *Vaginula* nach Sarasins bilateral-symmetrisch von vorn bis hinten um die Schale herum. Die medianen Ränder, welche durch ihr Vorrücken gegen den Rücken die Schale abheben, vollführen diese Verschiebung in der Richtung von vorn nach hinten, so daß sie vorn zuerst zusammenstoßen. Ihr Zusammenschluß bildet dann eine mittlere Raphe, die bei den erwachsenen meist noch als medianer hellerer Längsstrich zu erkennen ist.

Diese Linie entspricht dem Rückenkiel der Atopiden.



Bei den Onchidiiden vollzieht sich die Umwandlung naturgemäß erst, wenn die Larve von der schwimmenden zur kriechenden Lebensweise übergeht, d. h. wenn sie, zugleich unter Verlust der Wimpern am Fuß, die Schale abwirft. Dann findet eine schnelle Umwandlung des Mantel-epithels statt, die sich namentlich im Vordringen des Pigments bemerklich macht. Gleichzeitig aber führt der Mantel eine Rotation aus, indem der Mantelrand sich in der Richtung des Uhrzeigers nach rechts dreht, als wenn man den Hut auf dem Kopfe entsprechend verschiebt. Diese Rotation führt offenbar die definitive Körperform der Familie herbei, d. h. die Verlagerung des Afters, des Pneumostoms und der Niere an das Hinterende: Detorsion im Sinne Pelseneers.

Von Interesse sind die Angaben über die komplizierten, vielzelligen Manteldrüsen der Soleoliferen. Sarasins zeigen, daß in gleichmäßigen Abständen solche Drüsen im Perinotum eine Reihe bilden, wie man sie gelegentlich noch bei den Erwachsenen der kleinsten Arten findet, z. B. bei *Vaginula minuta*.\*) Um den mittleren Ausführgang stehen zahlreiche Phiolenzellen herum. Joyeux-Laffuie glückte es, die Anfangsstadien von Manteldrüsen zu verfolgen, die wohl nur auf die entsprechende Endform bezogen werden können. Hier teilt sich eine große, im Epithel gelegene Zelle in zwei, dann in vier völlig äqual, dann in acht. Von diesen nimmt eine die Mitte ein und wird von den anderen kreisförmig umgeben. Die mittlere senkt sich vermutlich nachher in die Tiefe, so daß der Ausführungsgang entsteht. Das merkwürdigste an dieser auffällig regelmäßigen Bildung scheint mir die vollkommene Übereinstimmung mit der bekannten Entstehung der Chromatophoren bei den Cephalopoden zu sein, die wir Chun verdanken, nur daß bei diesen die centrale Zelle zur Farbzelle, die peripheren zu Muskelzellen werden.

Heyders Angaben über die Bildung des Mantelrandes oder Mantelwulstes von *Arion empiricorum* beanspruchen besondere Beachtung wegen der Zeitangaben. Die Urnieren sind bereits fertig, ja die Lunge hat sich eingestülpt, ehe der Mantelrand als Verdickung hervortritt, zuerst rechts, dann links, dann ringsherum beide Teile verbindend, und zwar zunächst im hinteren Umfange.

#### 7. Nervensystem und Sinneswerkzeuge (XLIV 6—16).

Von Chilinen mit der langen Visceralkommissur ist die Entwicklung nicht bekannt. Es kommen mithin bloß Formen in Betracht, bei denen die Cerebralganglien über, die Pedal- und Visceralganglien unter dem Schlunde liegen, letztere durchweg in enger Nachbarschaft. Da zeigt sich nach den gewissenhaften Untersuchungen von Annie Henchman, daß die Ganglien sich als solide Wucherungen jeweils vom Ectoderm ab-

\*) Simroth, Beitrag zur Kenntnis der Nacktschnecken Columbiens, zugleich eine Übersicht über die neotropische Nacktschnecken-Fauna überhaupt. In Fuhrmanns Reisewerk Mém. soc. neuchâteloise V. 1913.

spalten, während sie früher vielfach, mindestens teilweise, für mesodermal gehalten wurden. Dazu kommen bei den Cerebralganglien noch die akzessorischen Lappen, die durch Einstülpung vom Ectoderm aus entstehen als Cerebraltuben, ein Umstand, der bei manchen während des ganzen Lebens andauert, wie beim Nervensystem bereits erörtert wurde.

Am eingehendsten sind die Untersuchungen an Stylommatophoren, bei denen allein sämtliche Ganglien auf ihren Ursprung verfolgt wurden, nicht ohne Fehler von F. Schmidt, am gründlichsten bei *Limax maximus* von Annie Henchman, dann nachuntersucht von Meisenheimer. Sie alle kommen zu dem Ergebnis, daß die Ganglien ectodermaler Herkunft sind. Dennoch hegt Wierzejski Zweifel, denn es soll sich bei *Physa* wahrscheinlich das Mesoderm beteiligen. Auf jeden Fall sollen die Scheitelplatten ihre Verdickung zunächst nicht durch eigene Wucherung, sondern durch feste Anlagerung mesodermaler Elemente erhalten, und auch Henchman bemerkt, daß sich die nach innen wuchernden Ectodermzellen oft kaum von den mesodermalen, die nachher die Bindegewebshülle der Ganglien liefern, unterscheiden lassen. Auch die Beteiligung der Cerebraltuben am Aufbau des Hirns läßt Wierzejski bei *Physa* unbestimmt. Die Frage soll übrigens, in Übereinstimmung mit Fols Auffassung, irrelevant sein, solange außer dem eigentlichen Urmesoderm noch ein sekundäres vorkommt.

Die Entstehung von Cerebraltuben und ihre Beteiligung am Nervencentrum wird bestimmt in Abrede gestellt von Joyeux-Laffuie bei *Oncidiella*, allerdings nur nach sorgfältiger Untersuchung des lebenden Embryos. Umgekehrt geben die Vettern Sarasin bereits bei *Vaginula* Cerebraltuben an unter genauer Beschreibung. Sie treten jedenfalls sehr früh im System auf, und man würde sie bereits bei den untersten Formen zu erwarten haben nach der Beschreibung derselben Autoren, wenn man sie als ein Erbteil von den Würmern her betrachtet, aus deren Riechgruben sie hervorgegangen sein sollen.

Diese Beziehung wird sogleich erweitert, wenn Sarasins die Scheitel- oder Sinnesplatten der Stylommatophoren, die sie ihrer häufigen Form wegen auch als Sinnespfannen bezeichnen, zunächst mit dem Velum der Prosobranchien homologisieren, dann aber auch, bei *Helix Waltoni*, von Seitenorganen reden, die sich namentlich in demselben Bezirk finden und die Brücke zu anderen Typen des Tierreichs schlagen sollen. Die Anschauung trifft wohl mit meiner Auffassung zusammen, welche das Velum als ein verkürztes Epipodium nimmt, worauf wir zurückkommen. Die Scheitelplatten liefern nicht nur die Cerebralganglien samt dem Lobus accessorius, sondern ebenso die drei Tentakelpaare. Für die pleuralen und visceralen Ganglien bildet die Furche den Ausgangspunkt, welche beim *Limax*embryo seitlich und hinten unter dem Mantel ringsherumgreift und von Henchman als Pleuralfurche bezeichnet wird. Sie verdankt wohl ihre starke Ausprägung der riesigen Nackenblase, welche den

Oberkörper aufbläht und um so schärfer vom Fuß absetzt. Von ihr aus entstehen seitlich wieder die Visceralganglien, davor die beiden Pleuralganglien, im hinteren Umfange dagegen das unpaare Abdominalganglion. Die Pedalganglien gehen aus der Sohle hervor, die buccalen endlich an der Stelle, die sie definitiv einnehmen, zwischen Schlund und Radulatasche, aus dem Stomodaeum, das ja ebenso ectodermaler Natur ist. Mit hin entstehen alle Ganglien einzeln für sich, was von Meisenheimer bestätigt wird. Damit ist wohl F. Schmidts Angabe, als bildeten sich Visceral- und Abdominalganglien zusammen am Hinterende als paarig-symmetrische Anlagen, aus denen erst nachträglich durch weitere Gliederung die einzelnen Knoten hervorgehen sollten, widerlegt.

Von Einzelheiten etwa folgendes:

Die Verdickung des Epithels zu einem Ganglion, das sich nachträglich ablöst, bekundet im Epithel so gut wie in der nach innen gerichteten Auftreibung durch reichliche Mitosen eine zusammenhängende Wucherung, aber sie behält gegen die Leibeshöhle keine scharf umschriebene Grenze, sondern der Zellhaufen löst sich gewissermaßen auf, so daß amöboide oder sternförmige Zellen oft nur mit ihren Ausläufern netzartig verbunden erscheinen und die Grenze gegen das ähnlich aufgebaute Mesoderm sich verwischt. Erst nachträglich erfolgt die Absonderung. Möglicherweise soll die Entstehung der Centren, zum mindesten wohl beim Cerebralganglion, nicht von einem indifferenten Ectodermepithel, sondern von allgemein verbreiteten Hautsinnesorganen ausgehen. Diese Organe sind die Sinnesknospen mit einer oder mehreren centralen, birnförmigen Sinneszellen und schmalen Deckzellen, deren Natur, ob nervös oder nicht, nach Meisenheimer zweifelhaft sein soll. Sarasins sprechen bei *Helix Waltoni* von Seitenorganen, nach ihrer vorwiegenden Verbreitung, Meisenheimer findet sie am Körper des Limaxembryos weithin zerstreut, auch am Fuß usw. Beide führen sie auf die von Haller bei niederen Mollusken in der Mundhöhle beschriebenen Geschmacksbecher und auf die ähnlichen Organe an den Epipodialtastern von Rhipidoglossen zurück. Es sind wohl schlechtweg die von Flemming beschriebenen Hautsinnesorgane, vielleicht mit dem Unterschiede, daß die zentrale Sinneszelle oder auch einzelne von den Stütz- oder Deckzellen mit einem freien Stäbchen oder Stiftchen enden, anstatt mit einem Büschel von Sinnesborsten. Sie finden sich auch im Epithel der Cerebraltuben. Meisenheimer sah sie bei Limaxembryonen, wie gesagt, weithin zerstreut, aber schon vor der völligen Reife wieder verschwunden. Es kommt nun vor, daß ein solches Organ sich einsenkt, am weitesten die große Centralzelle, die nun zu einer Ganglienzelle werden soll, durch Substitution der Organe oder Funktionswechsel. Schließlich handelt sich ja bei Sinneszellen, die subcutan liegen und nur die Endfibrillen im Epithel lassen, um dieselbe Sache. Es käme nur noch auf die Untersuchung an, wieweit dieser Hergang, auf einem differenzierten Wege Ganglienzellen aus dem Epithel in

die Nervenknotten zu liefern, noch verbreitet ist. Nach F. Schmidt zeigen die Ganglien des Schlundrings von *Limax* noch nach dem Ausschlüpfen kaum gröbliche Differenzierung, die vielmehr erst nachträglich und spät einsetzen soll. Aus dem Abdominalganglion beschreibt indes A. Henchman schon früh Zellen von wesentlich verschiedenem Umfange, in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß dieses Ganglion endlich auch die größten Nervenzellen enthält.

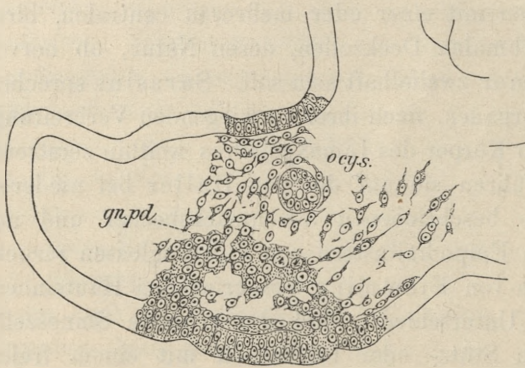
Die Commissuren und Connective gehen aus den gleichen anfänglichen Zellen hervor, welche, mehr weniger spindelförmig, die Ganglien einander zusenden.

Es entspricht der sekundären Natur des Lobus accessorius, der sich nachträglich aus den Centrantuben bildet, daß seine Zellen gleichmäßig und klein bleiben.

Als auffallende Eigentümlichkeit der *Helix Waltoni* muß es gelten, daß sie nach Sarasins jederseits zwei Cerebraltuben hat; die Kanäle liegen dicht nebeneinander. A. Henchman glaubt, einen Übergang in gelegentlichen Vorkommnissen von *Limax*embryonen zu finden, bei denen der Eingang zu den Cerebraltuben nicht kreisförmig, sondern zu einer halbmondförmigen Spalte verengert ist.

Am wenigsten deutlich ist die Ablösung der Pleuralganglien vom Epithel der Pleuralfurche zu erkennen, viel klarer die der beiden Visceral-

Fig. 228.



Schnitt durch einen neun Tage alten *Limax*-Embryo parallel zur Sagittalebene. *gn.pd.* Pedalganglion. *ocys.*

Linke Statocyste. Nach Annie Henchman.

ganglien und des Abdominalganglions. Bei ihnen zeigt sich sehr früh die Asymmetrie.

Die Pedalganglien scheinen besonders merkwürdig dadurch, daß sie nicht als ein symmetrisches Paar von Verdickungen an der unteren Fußfläche auftreten, sondern als zwei nahe hintereinander gelegene Paare. Die vier kurzen Säulen treten im Innern bald zu einer einzigen Masse zusammen. Wer im Anschluß an die Pallial-

organe von *Nautilus* die Ableitung von einem aus zwei Metameren gebildeten Vorfahren sucht, findet hier wohl eine wichtige Stütze. Die Anlage entspricht der doppelten Commissur, welche nachher die Pedalganglien verbindet. Nach einer Zeichnung von A. Henchman (Textfig. 228) scheint es aber, als wenn zu den Zellen dieser Herkunft noch andere einwanderten von der Pleuralfurche aus (mit der Otocyste), die sich mit den

aus der Sohle stammenden verbinden. Liefern sie nicht die seitlichen Abschnitte der Pedalganglien, die ich als epipodiale aufgefaßt habe? Dann hätte jedes Pedalganglion drei Wurzeln, zwei metamer geordnete in der Sohle, die dritte in der Pleuralfurche. Es liegt nahe, die beiden metamer geordneten Wurzeln mit den beiden Pedalcommissuren in Beziehung zu setzen.

F. Schmidt weist auf die relative Lageveränderung des Schlundrings hin. Bei seiner Anlage finden sich die Cerebralganglien am Vorderende, die Abdominalganglien am Hinterende des Embryos, nachher liegt der ganze Ring eng um das Vorderende; und doch hat er selbst sich nicht verschoben, sondern mit seiner Loslösung aus dem Epithel Lage und Größe beibehalten, unter entsprechender Zunahme der einzelnen Ganglien. Er bleibt beständig, während die übrigen Körperteile ihre Proportionen verschoben.

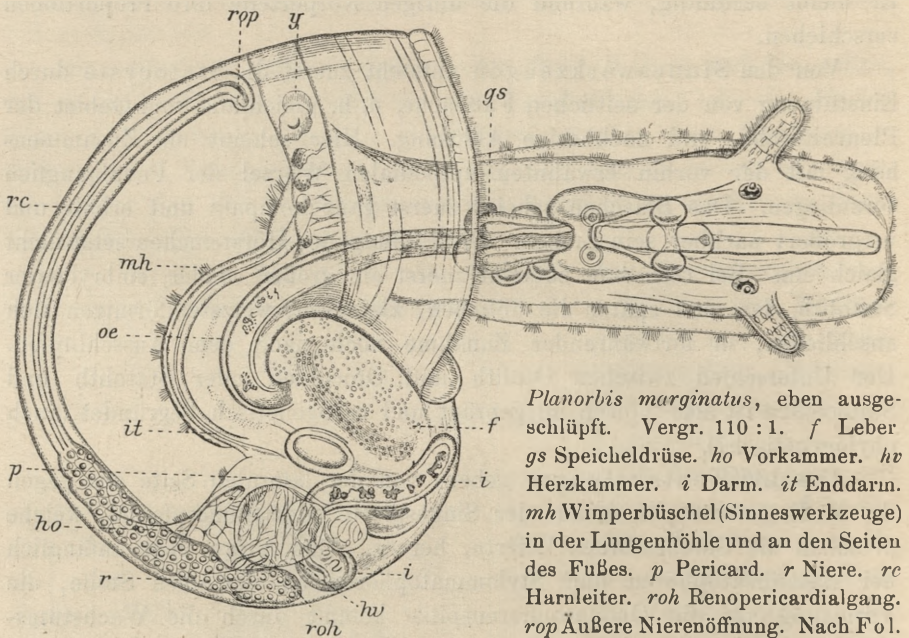
Von den Sinneswerkzeugen entsteht zuerst die Statocyste durch Einstülpung von der seitlichen Fußfläche, d. h. gleichfalls vom Gebiet der Pleuralfurche, und nachherige Ablösung. Hier scheint ein Zusammenhang mit der vorhin erwähnten epipodialen Wurzel der Pedalganglien vorzuliegen. Das Bläschen scheint zuerst ganz kompakt und erhält und vergrößert nachher sein Lumen. Die Bildung der Hörsteinchen setzt nicht gleich ein. Bei *Oncidiella* entsteht zuerst ein großer runder, embryonaler Statolith, dem erst später die üblichen, kleineren, wetzsteinförmigen sich anschließen, in fortwährender Zunahme noch nach dem Ausschlüpfen. Der Unterschied zwischen Otolith und Otoconien oder Statolith und Statoconien ist also typisch ausgeprägt und ontogenetisch begründet (auch phylogenetisch?).

Die drei Tentakelpaare gehen, von der lateralen Seite aus gegen die Mediane vorrückend, aus der Sinnesplatte oder Sinnespfanne, welche ja schon die Cerebraltuben lieferte, hervor. Das Auge liegt anfänglich bei Basommatophoren und Stylommatophoren an derselben Stelle, die Verlegung auf die Ommatophorenspitze kommt durch die Wachstumsrichtung dieses Tentakels. Das Auge entsteht durch Einstülpung und Abschluß zur Blase in üblicher Weise, wobei gelegentlich etwas Eiweiß mit hineingezogen wird, das Blasenepithel wird vorn zur inneren Corneaschicht, hinten zur Retina. Das äußere Corneae epithel ist einfach das äußere Körperepithel, da das Auge an der Oberfläche bleibt, außer bei einigen Basommatophoren. Das Pigment tritt ziemlich spät auf. Die Linse wird als cutikulare Abscheidung erzeugt. Wolfsons Angabe, daß sie aus einer Zelle hervorgehe, beruht wohl auf demselben Beobachtungsfehler, der bei den ersten ontogenetischen Studien an Schnecken auftauchte. Das zweite kleine Tentakel und das dritte oder die Mundlappen sind noch nicht durchweg getrennt, bei den Basommatophoren kann davon nicht die Rede sein, auch nicht bei den Janelliden. Bei den Vaginuliden fassen Sarasins den nach üblicher Beschreibung gespaltenen unteren Fühler als die noch unvollkommen durch eine Furche ge-

trennten Organe auf, die kleine, beim Gebrauch aus- und eingestülpte tastende Spitze als zweites Tentakel, den Abschnitt mit der komplizierten Drüse als Mundlappen. Das Tentakelganglion sah zuerst Sarasin bei *Ancylus* noch im Zusammenhange mit dem Ectoderm. Bei den Stylommatophoren entstehen sie ebenso als selbständige Epithelwucherungen, unabhängig vom Schlundring, mit dem sie sich erst sekundär verbinden. Sie werden mit dem Auswachsen des Fühlers mit emporgehoben.

Sowohl F. Schmidt als Meisenheimer machen die Beobachtung, daß der mediale Teil der Sinnesplatten durch Faltung das Sempersche Organ ergibt, beide wohl in der Annahme, daß es zu den Perception-

Fig. 229.



*Planorbis marginatus*, eben ausgeschlüpft. Vergr. 110 : 1. *f* Leber *gs* Speicheldrüse. *ho* Vorkammer. *hw* Herzkammer. *i* Darm. *it* Enddarm. *mh* Wimperbüschel (Sinneswerkzeuge) in der Lungenhöhle und an den Seiten des Fußes. *p* Pericard. *r* Niere. *rc* Harnleiter. *roh* Renopericardialgang. *rop* Äußere Nierenöffnung. Nach Fol.

werkzeugen gehöre. Wenn es jetzt für einen Kranz von Hautdrüsen gehalten wird, so folgt aus den Angaben nur seine Entstehung an Ort und Stelle vom Ectoderm aus, anfangs in einigem Abstände vom Munde. Die Differenzierung der einwandernden Zellen ist ja erst ein späterer Hergang, die Unterscheidung von Mesodermelementen anfangs schwierig genug, wie oben erwähnt.

Somit scheinen alle die Sinneswerkzeuge des Kopfes und Fußes, soweit sie am letzteren noch bei Gastropoden differenziert bleiben, auf eine einheitliche morphologische Grundlage zurückzugehen, d. h. auf die Sinnesplatten, die vorn als Flimmerband, bei *Vaginula* und *Limax* als flimmernde mediane Kopfleiste verbunden, zum Munde und an dessen Decke in ihn hineinziehen; sie entsprechen dem Velarfeld, dessen seitliche Zipfel in die Epipodiallinie sich ausziehen. Dieses ganze Epipodialfeld ist ein

zusammenhängendes Gebilde, das sich bei den marinen Formen als Velum nach dem Kopfe zu zusammenschiebt und verkürzt.

Merkwürdig scheint hier ein Befund Fols an *Planorbis marginatus*, der abgebildet wird, ohne im Text Erwähnung zu finden. Die junge Schnecke trägt, kurz nach dem Ausschlüpfen, jederseits entlang dem Fuß, von oben gesehen, zwei Reihen von Wimperbüscheln (Textfig. 229). Es liegt wohl nahe, sie als Tastborsten zu deuten. Dann hätten wir wohl hier ganz regelrecht angeordnete epipodiale Sinnesorgane. Hier scheint geradezu die Grundlage für die von Sarasins und Meisenheimer beschriebenen vorübergehenden Hautsinnesorgane (s. o.) gegeben.

Hierzu kommt noch ein besonderes Ganglion am Eingang der Atemhöhle, das speziell dem Geruch dient. Bei den Stylommatophoren bleibt es mit dem ectodermalen Mutterboden, von dem es sich abspaltete, in Verbindung, so daß als Osphradium eine Geruchsleiste entsteht, während es bei den Basommatophoren mehr in die Tiefe rückt und das Epithel an der Berührungsstelle nach sich zieht und einstülpt. So entsteht das Lacazesche Organ nach Fols Beobachtung.

Noch unklar scheint ein besonderes Sinneswerkzeug, nämlich das postpalliale. Bis jetzt ist von seiner Anlage in der Literatur nicht die Rede. Vermutlich ist aber auch dafür die erste Differenz zu finden in den Analzellen, die beim Darmkanal gelegentlich erwähnt werden (S. 721).

### 8. Der Darmkanal.

Da frühere Angaben über die Beteiligung von Ecto- und Entoderm am Aufbau des Darmkanales ziemlich unsicher lauteten, hat Meisenheimer der Frage bei *Limax* besondere Sorgfalt gewidmet und nachher Wierzejski bei *Physa*, so daß wir wenigstens über je einen Vertreter der Stylo- und Basommatophoren genaue Auskunft haben. Sie lautet keineswegs übereinstimmend.

Folgen wir zunächst Meisenheimer, der am meisten abweicht, bei

#### *Limax maximus* (XLIII 8—10).

Der entodermale Teil des Limaxdarms ist das Archenteron oder die Gastrulahöhle, sie liefert die Leber und einen Teil des Mitteldarms, namentlich den Magen. Der Vorderdarm, Enddarm und größere Teil des Mitteldarms sind ectodermaler Herkunft.

Gleich nach Beendigung der Gastrulation nehmen die Entodermzellen sehr viel Eiweiß auf, das sie in großen Vakuolen ablagern. Dadurch werden die Kerne ganz zur Seite gedrängt. So wird das Archenteron zum runden Eiweißsack. Nur im weiteren Teil behalten die Zellen ihre normale Form und Größe bei, es ist die Darmplatte der früheren Autoren. Die entodermalen, vakuolisierten Eiweißzellen entfernen sich sehr früh schon vom Gastrulamund, d. h. es stülpen sich Ectodermzellen ein, welche das Stomodaeum bilden. Die Grenze gegen das Entoderm ist allerdings

nicht leicht zu ziehen, am wenigsten auf der ventralen Seite, während auf der dorsalen der Ösophagus scharf gegen den Eiweißsack abgesetzt ist. Die dorsale Wand des Schlundes ist also bestimmt ectodermal, die ventrale nur zum Teil. An diesem ventralen Ectoderm erfolgt eine Erhöhung des Epithels und eine Ausstülpung zum Blindsack, d. h. zur Radulatasche, unter starker Beteiligung des Mesoderms, das die Muskulatur des Zungenbalkens liefert. Zuerst wölbt sich der Boden vor und wird zum eigentlichen Radulaträger. Dann bilden sich oben die Subösophageal- und unten die Sublingualfalten. Bevor noch in der Radulatasche die Odontoblasten sich differenziert haben, erscheint bereits auf der ventralen Seite eine gleichmäßige cuticulare Abscheidung. Die ersten Zähnnchen treten in der Zahl von 4 und 5 auf. Diese Verhältnisse, von Schnabel ausführlich beschrieben, wurden schon beim Darmkanal geschildert (s. Prosobr. S. 702). Noch fehlt allerdings die Verfolgung der Radula bei den Raublungenschnecken bis zur ersten Anlage zurück, die vermutlich noch nicht mit der pfriemenförmigen Zahnplatte einsetzt, da wir doch die enorme postembryonale Vergrößerung des Pharynx namentlich bei *Daudebardia* kennen. An der Decke der Pharynxhöhle erhebt sich eine wimpernde Crista mit vakuolisierten Zellen, wie sie Sarasins ähnlich bei *Vaginula* beschreiben. Sie scheint allgemein bei Basommatophoren und Stylommatophoren verbreitet, bei ersteren gibt Fol außer der Mittelreihe noch je einen seitlichen schwächeren Wimperstreifen an. Die Cilien strudeln das Eiweiß in den Darm. Übrigens meldet Meisenheimer solche vakuolisierte Zellen auch von der Ventralseite des Ösophagus hinter der Radula. Von der Mundhöhle aus entstehen neben der Einmündung des Schlundes die Speicheldrüsen als zwei Einstülpungen, die sich rasch neben jenen verlängern und zu den gelappten Organen auswachsen, wie sie dem reifen *Limax* zukommen.

Der Enddarm entsteht als eine ectodermale Einstülpung zwischen Fußhöcker und Schalendrüse. Mit engem Lumen versehen, senkt sie sich rasch ein gegen den kleinzelligen entodermalen Teil des Mitteldarms im hinteren Teile des Eiweißsackes, wie es vorhin gemeldet wurde. Dann schnürt er sich vom Ectoderm ab, so daß er zeitweilig einen beiderseits geschlossenen, ziemlich kurzen Schlauch bildet. Nachher bricht er gegen den Mitteldarm durch und erst später am anderen Ende nach außen, so daß der After sich an der Einstülpungsstelle sekundär bildet. Aus dem ectodermalen Enddarm geht der ganze lange Dünndarm hervor.

Die Veränderungen des Mitteldarms betreffen besonders das kubische Epithel in seinem hinteren Abschnitt, die Darmplatte der Autoren. Es tritt mit dem Ösophagus dadurch in Verbindung, daß dieser sich verlängert und seine Mündung an der Ventralseite des Eiweißsackes nach hinten verlagert. So entsteht ein zusammenhängendes gewöhnliches Epithel vom Schlund in den Mitteldarm, der sich nach vorn erweitert und hier den weiten Eiweißsack ansitzen hat. Allmählich setzt er sich durch eine



Furche schärfer ab. Nun treibt der Mitteldarm aus seinem kubischen Epithel als Leberanlagen zwei Divertikel, an welche der Eiweißsack sich anschließt. So besteht die linke Leber, die anfangs dorsal in den Mitteldarm mündet, in ihrem vorderen Abschnitt aus den großen Eiweißzellen, im hinteren und im Ausführgang aus gewöhnlichem Darmepithel. Sie verschiebt sich allmählich nach links, während die rechte ebenfalls eine Drehung nach links und oben ausführt. Mag es nun dahingestellt bleiben, ob die Eiweißzellen imstande sind, auf das gewohnte Maß zurückzugehen und weiterhin ihre verdauende Tätigkeit fortzusetzen, auf jeden Fall liegt die ganze Verdauung beim Embryo, wie nach Biedermann bei der erwachsenen Schnecke, in der Leber. Hierin tritt also offenbar gar keine Änderung ein, und man mag wohl darauf hinweisen, daß auch in der ausgebildeten Leber die verdauenden Zellen noch von besonderer Größe sind.

Mittel- und Enddarm, anfangs nahezu in der Medianebene gelegen, liefern nun unter Verlängerung die Darmschlingen. Die erste wird dadurch bedingt, daß das Vorderende, d. h. der Magen oder Kropf und das an der Körperwand befestigte Hinterende zwei Fixpunkte bilden, welche den verlängerten Darm zwischen ihnen zur Biegung zwingen. Nun verschiebt sich aber die anfangs am Hinterende gelegene Öffnung der Atemhöhle um  $90^{\circ}$  nach rechts. Damit wird die erste Schlinge über die rechte Leber weg nach links geschoben, während gleichzeitig der Enddarm, der in seinem Wachstum fortfährt, weitere Krümmungen und Schlingenbildung erfährt. So kommen schließlich die sechs Darmschenkel von *Limax* zustande. Nur will sie Meisenheimer nicht als 1 bis 6 numerieren, sondern den Kropf als teilweise entodermal herausnehmen und die übrigen Dünn- und Enddarmschenkel mit 1 bis 5 bezeichnen, statt mit 2 bis 6.

Wesentlich an dieser Darstellung ist die Deutung des ganzen Darms als ectodermal, mit Ausnahme allein des entodermalen Mitteldarms, der den Magen oder Kropf, sowie Teile und Ausführgänge der Lebern bildet. Bei ihnen kommen dazu die Eiweißzellen, d. h. die allein verdauenden Zellen des Embryos.

Nach Heyder legt sich bei *Arion* der Enddarm median hinter dem Mantel an, später verschiebt er sich nach rechts zum Pneumostom (s. u.). Der Durchbruch des Afters erfolgt relativ spät.

Demgegenüber Wierzejskis Angaben von

#### *Physa* (XLI 9—12).

Er kommt mehrfach in scharfen Gegensatz nicht nur zu Meisenheimer, sondern auch zu anderen Vorgängern, selbst zu Rabl, dessen exakte Schilderung von *Planorbis* doch sonst so gut mit der von *Physa* harmoniert.

Bald nach der Gastrulation lassen sich dieselben drei Teile unterscheiden, welche Meisenheimer aufstellt. Der kurze Vorderdarm bildet ein enges, am Eingang wimperndes, kurzes Rohr mit gewöhnlichem

Epithel, — die großen, grob vakuolisierten, verdauenden Zellen des Eiweißsackes erreichen mit freien Ausläufern das Epithel des Nackens, um sich allmählich erst abzulösen und zu runden; der Hintergrund des Sackes enthält dagegen auch hier die gewöhnlichen, höchstens schwach vakuolisierten Zellen der Darmplatte, zunächst nur in einer Breite von 2 bis 5 Zellen, — der Hintergrund endlich ist durch einen soliden Zellstrang, die Anlage des Enddarms, mit dem Ectoderm hinten über dem Fußhöcker in der Mittellinie verbunden. Rabl zeichnet bei *Planorbis* an gleicher Stelle einen soliden Strang, höchstens mit dem Unterschiede, daß er unter den beiden großen Urmesodermzellen eingezeichnet ist, statt über denselben (Morph. Jahrb. 6, T. 29, Fig. 10). Darf daraus schon auf einen wirklichen Unterschied geschlossen werden, so klein er ist? Wir kommen darauf zurück.

Der Mundeingang oder Blastoporus, der sich nie ganz schließt, wird vorn vom Velum durch eine einzige Reihe von Zellen geschieden, sie stammen von  $2b^{221}$ . Sein Vorderende bilden die Blastomeren  $2b^{2221}$  und  $2b^{2222}$ , die nachher auch Flimmern ausbilden. An sie schließen sich seitwärts Zellen des dritten Quartetts an, ebenso vermutlich im hinteren Umfange. Seitlich liegen ectodermale Wülste, hauptsächlich aus den Descendenten von  $2a^{2211}$ ,  $2a^{2212}$ ,  $2c^{2211}$  und  $2c^{2212}$  zusammengesetzt. Sie sind zunächst durch eine mediane Furche geschieden; doch wachsen sie gegen diese, so daß sie sich in der Mitte berühren und zu einem medianen Wulst erheben, unmittelbar vor dem Fußhöcker. Von diesem Wulst geht die weitere Bildung des Stomodaeums, des Ösophagus und der Radulatasche aus. Der Ösophagus ist rein ectodermaler Natur, er verbindet sich erst nachträglich mit der ventral sich vorn ausdehnenden entodermalen Darmplatte. Die ganze Muskulatur des Vorderdarms wird vom sekundären Mesoderm geliefert. Das lagert sich auch in dicker Schicht unter dem erwähnten Wulst oder Wall an, der die Radulatasche erzeugt. Seine Wucherung liefert die ventrale Hälfte des Ösophagus, währenddessen die dorsale konstant bleibt, weiterhin die Radulatasche, zunächst unmittelbar in oder vor dem Mundeingange. Das Auffallende ist dabei, daß diese nicht als eine einheitliche, mediane Tasche entsteht, sondern als zwei Taschen nebeneinander, symmetrisch neben der Sagittalebene. Erst durch weitere Einstülpung ihres gemeinsamen Feldes vertieft es sich zu einer einheitlichen Tasche (XLI 12).

Hier haben wir vermutlich die Entstehung jener Radulatasche vor uns, wie sie für *Ostracolethe*, für die Janelliden, *Hyalimax* und viele Hinterkiemer charakteristisch ist, d. h. für jene Gastropoden mit hoher Zahnzahl in der Querreihe, wo sich nachher die Tasche nicht als einfacher Blindsack zeigt, sondern mit ihrem Blindende nach rechts und links einrollt, wie es im anatomischen Teil beschrieben ist.

Die Speicheldrüsen entstehen bei *Physa* sehr spät, nachdem der Embryo schon die Schneckengestalt angenommen hat.

Der Enddarm geht, wie erwähnt, aus einem soliden Strange hervor. Wo er sich in der Mittellinie hinter dem Mantel an das Ectoderm ansetzt, ist die Lötstelle durch zwei größere, vakuolisierte Epithelzellen gekennzeichnet, die Analzellen. Sie erhalten sich unverändert und deutlich an derselben Stelle bis zur vollen Ausprägung der Schneckengestalt. Ich habe vorhin bereits angedeutet, daß hier wohl der Ursprung des post-pallialen Sinnesorgans zu suchen sei.

Der Enddarmstrang selbst geht aus dem primären oder Urmesoderm hervor. Die ersten Micromeren, die von den beiden Urmesodermzellen nach der Mitte zu geliefert werden, legen sich aneinander und strecken sich in die Länge, unter weiterer Teilung. Weitere solche Micromeren legen sich an. So kommt der Strang zustande zwischen der entodermalen Darmplatte und den beiden Analzellen.

Bei *Planorbis* vermutet Wierzejski denselben Hergang, wenn auch Rabl den Enddarm vom Mitteldarm aus entstehen und nach außen durchbrechen läßt. Allerdings scheint eine Aussackung des Mitteldarms vorhanden und gegen den soliden Strang gerichtet, was bei *Physa* nicht der Fall ist.

Der Vorderdarm von *Physa* hat wenig Wandlungen mehr durchzumachen, die Wände der Mundhöhle verdicken sich, ziemlich spät erst verlängert sich der Ösophagus. An dessen Decke bildet sich die übliche wimpernde Längsleiste aus, außer schwächeren seitlichen Cilien. Im Mitteldarm breitet sich die Darmplatte aus, nicht nur durch mitotische Teilung ihrer Elemente, sondern auch durch die Einbeziehung benachbarter Eiweißzellen in ihr Areal, indem sie ihre Vakuolen verkleinern, vielleicht durch Abgabe ihrer Nahrungsstoffe an die stark wachsende Schalendrüse, und sich wieder zu normaler Größe erniedrigen. Der Vorgang ist wichtig, weil er andeutet, daß wohl auch noch in der fertigen Leber Eiweißzellen als Verdauungszellen fungieren mögen. Indem die sich vertiefende Schalendrüse den Eiweißsack von oben her eindrückt, wobei gleichzeitig die Darmplatte ventral und dorsal sich gegen den Ösophagus vergrößert, werden vom Eiweißsack zwei seitliche Räume abgegrenzt, deren laterale Wände nunmehr aus den Eiweißzellen bestehen: die Anlage der Lebern. Sie machen eine ähnliche Drehung in der Querebene durch, wie bei *Limax* (s. o.). Man kann in ihnen später neben den Eiweißzellen basal kleine Zellen wahrnehmen, die wohl von der Darmplatte stammen, sie ergeben mit den Eiweißzellen wohl die beiden aktiven Verdauungs-, d. h. Secretions- und Resorptionselemente des definitiven Organs. Ein Divertikel dieses Mitteldarmstücks wird später zum Magen. Der solide Strang des Enddarms erhält nachher sein Lumen, bricht aber erst ziemlich spät gegen den Mitteldarm durch. Der Durchbruch des Afters ist noch nicht erfolgt, wenn der Embryo schon die richtige Schneckengestalt angenommen hat. Dagegen hat sich der Enddarm bereits verlängert und einen Bogen beschrieben. Die Ausbildung der definitiven Darmschlingen erfolgt dagegen erst nach dem Ausschlüpfen.

Betreffs der Leber macht Meisenheimer, in Übereinstimmung mir H. Fischer, die Bemerkung, daß die Beteiligung des Eiweißsackes mehr oder weniger erst ein sekundärer Vorgang sein soll; vielmehr lassen sich, wenn auch nicht immer gleich deutlich, zwei Ausstülpungen oder Divertikel erkennen, von denen nachher das eine wieder schwindet, das andere aber die ganze Leberbildung übernimmt.

#### Vergleichendes.

Es lohnt sich kaum, die mehr oder weniger unsicheren Angaben früherer Autoren über die Darmbildung zu verfolgen, nachdem wir die beiden besonders auf diesen Teil der Ontogenese gerichteten Untersuchungen besprochen haben. Jene ergeben kaum bemerkenswerte, diese um so schärfere Differenzen.

Von besonderem Interesse ist zunächst die verschiedene Anlage der Radulatasche, paarig bei *Physsa*, dem Basommatophoren, einheitlich bei dem Stylommatophoren *Limax*. Damit sind die Unterschiede der Tasche zwischen niederen Formen, Janelliden usw., und höheren ausreichend erklärt.

Noch wichtiger sind die Abweichungen betreffend des ganzen Dünndarm- und Enddarms und des Afters: bei *Physsa* anfangs ein solider Strang, der später sich aushöhlt und noch viel später sich zum After öffnet, bei *Limax* eine Afteröffnung, die sich zum kurzen Enddarm einstülpt und wieder schließt, um sich viel später durch sekundären Durchbruch wieder zu öffnen. Eine andere Frage ist es, ob man auf die Ableitung dieses Abschnitts aus verschiedenen Keimblättern, bei *Physsa* aus dem Mesoderm, bei *Limax* aus dem Ectoderm, großen Wert zu legen hat. Sie hängt mehr zusammen mit der ganzen Diskussion über die Bedeutung der Keimblätter. Da aber *Limax* zunächst nach gewöhnlicher Auffassung nur das primäre Mesoderm besitzt, was sich aus 4d herleitet, *Physsa* aber noch dazu das sekundäre — bei beiden entstehen mindestens noch die aus dem Ectoderm einwandernden Ganglienzellen ganz nach dem Muster eines sekundären Mesoderms —, so ist es wohl am geratensten, diese Differenz nicht allzu sehr zu betonen, so wenig wie die ganze Keimblättertheorie. Dagegen sieht man sich zu dem Schlusse gedrängt, daß die einheitliche ursprüngliche Bildung des Afters und Enddarms jedenfalls arg verwischt ist. Ja, mir erscheint es bisher unmöglich, aus den Angaben Meisenheimers und Wierzejskis eine klare Anschauung zu entnehmen einmal über den definitiven Durchbruch des Afters, sodann über seine Verschiebung nach dem Pneumostom hin. Hier bestehen zum mindesten noch Beobachtungslücken. Man weiß nicht, wie bei *Physsa* der Anus von den Analzellen loskommt usw. So wird der Schluß kaum zu umgehen sein, daß an dieser Stelle sekundär stärkere Umbildungen und Verschiebungen vorgekommen sind.

Hier setzt die Auffassung ein, die ich über die ursprüngliche Lage des Enddarms und Afters vorgebracht habe. Danach ist der Blinddarm

von *Limax flavus* und *Agriolimax agrestis* der ursprüngliche Enddarm. Der Schluß stützt sich auf die Tatsache, daß dieser Blinddarm am meisten bei den innerasiatischen Limaciden erhalten ist und bei ihnen streng in der Mittellinie liegt unter dem Rückenkiel, während er bei den europäischen Ackerschnecken z. B. sich asymmetrisch aufkrümmt. Diese Formen Innerasiens sind aber nach der Pendulationstheorie die ursprünglichsten, die in der Breite der Mediterranländer am weitesten nach Osten ausgewichen sind während der Eiszeit. Dieser Blinddarm aber hat genau die Lage, wie die erste hohle Enddarmanlage bei *Limax maximus* und die solide bei *Physa*. Sie würde genau dem Enddarm von *Limax* entsprechen, nachdem der primäre After sich geschlossen, und der Schlauch sich aus dem Ectoderm gelöst hat. Leider ist noch keiner von den Limaciden mit Blinddarm untersucht. Aber die morphologischen Verhältnisse sind so deutlich, daß man über die Beziehungen kaum im Zweifel sein kann. Danach scheint es also, als wenn weder bei *Limax*, noch bei *Physa* die Stelle des ursprünglichen Afters, die in der Medianlinie lag, nachher durchbricht und sich nach dem Pneumostom verschiebt, sondern vermutlich betrifft der Durchbruch eine andere Stelle des nach der Seite gebogenen verlängerten Enddarms. Hier haben künftige Untersuchungen einzusetzen.

Unsicher mag es bleiben, wie lang dieser mediane Enddarm anfangs war. Nach dem Blinddarm von *Limax flavus* zu urteilen, reichte er bis zum Hinterende, wobei man allerdings nicht weiß, wie weit der Fuß sich über dem Mantel nach hinten erstreckte, oder wie weit, von einem anderen Gesichtspunkte aus betrachtet, der Mantel reichte. Damit liegt es aber nahe, die Schwanzdrüse (die eingestülpte Podocyste s. o.) als das eigentliche Proctodaeum anzusehen.

Noch mag die Lage der Analzellen betont werden; sie finden sich da, wo bei den Limaciden der mit Sinnesleisten versehene Eingang in die Schalentasche, bei den Janelliden das postpalliale Sinnesorgan liegt. Die Vermutung kausalen Zusammenhanges drängt sich auf.

Ein Versuch, die verschiedenen Stufen der Darmentwicklung herauszurechnen, dürfte etwa folgendermaßen ausfallen:

Die ursprünglichen Verhältnisse haben sich bei keinem Pulmonaten erhalten.

Ihnen kommen am nächsten die Limaciden mit medianem Blinddarm unter dem Rückenkiel.

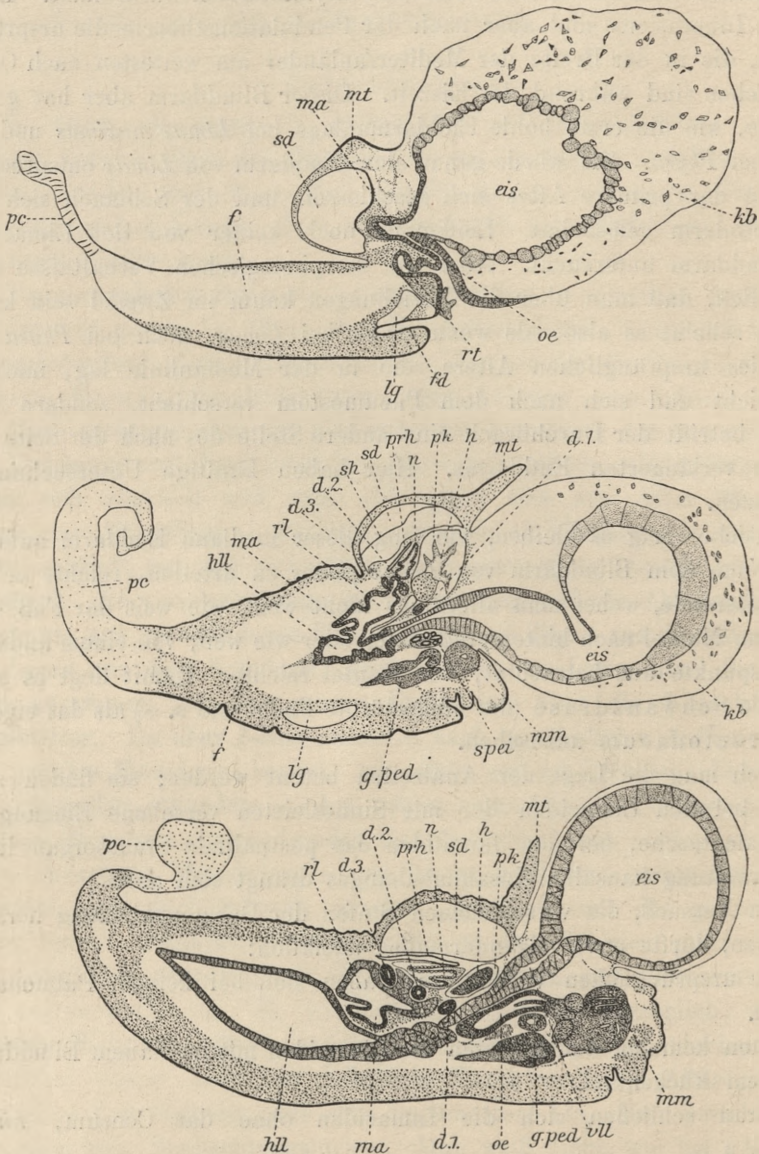
Daran schließen sich die Limaciden ohne das Coecum, *Limax maximus* u. a.

Viel weiter abgeändert sind in dieser Hinsicht *Physa* und *Planorbis*. Die Ersetzung aber ihres Enddarms durch Elemente des Urmesoderms, die von 4d, d. h. von der Macromere, die anfangs das Hinterende der Darmanlage und damit den Blastoporus bildet, würde zurückführen auf einen Gastrulamund, der durch Hereinwachsen und Zusammenschluß der

Seitenteile in eine vordere und hintere Öffnung zerlegt wurde, also zugleich Mund und After ergab wie bei *Paludina*.

Wie man sieht, würde die Entwicklung in diesem Punkte keines-

Fig. 230.



Verschiebung der Eingeweide aus den Rückenschild in den Fuß bei *Limax*embryonen.  $d_1$   $d_2$   $d_3$  Darmschenkel. *eis* Eiweißsack. *f* Fuß. *fd* Fußdrüse. *g.ped* Pedalganglion. *h* Herz. *hll* Hinterleber. *kl* Kopfblase. *lg* Blutgefäß. *ma* Magen. *mm* Mundmasse. *mt* Mantel. *n* Niere. *oe* Ösophagus. *pc* Podocyste. *pk* Pericard. *prh* Primärer Harnleiter. *rl* Rechter Leberlappen. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse. *sh* Schalenhäutchen. *spei* Speicheldrüse. *vll* Vorderleber. Nach Meisenheimer.

wegs dem üblichen System parallel gehen, sondern primitivere Verhältnisse hätten sich erhalten bei Formen, denen man gewöhnlich einen weit höheren Rang zuspricht, als ihnen nach ihrer Darmanlage zukommt.

Die Verlagerung des Intestinalsacks aus der Schale in den Fuß, wie wir ihn bei der Nacktschneckenbildung aus der Anatomie von Übergangsformen, wie *Parmacella*, *Parmarion* u. dgl. erschließen, hat Meisenheimer als ontogenetische Stufen demonstriert bei *Limax*. Zu Anfang enthält der Fuß noch nichts von Eingeweiden (Textfig. 230), bis er schließlich die ganze Summe aufnimmt und die Hinterleber die Spitze seiner Höhlung ausfüllt.

### 9. Die Pallialorgane.

Mantel, Mantel- und Lungenhöhle, Herz und Niere sind wenigstens in ihren Grundlagen festgelegt. Im einzelnen bleiben noch sehr viele und große Lücken bei der Beschränkung der Untersuchungen in systematischer Hinsicht.

#### α) Der Mantel.

Der Mantel als Schalenfeld mit dem Mantelrand macht in seiner Begrenzung wohl die geringsten Schwierigkeiten. Unsicher bleibt zunächst bei dem Eintritt der Asymmetrie und der Verschiebung des Afters auf die Seite, in der Regel nach rechts, das Schicksal der Analzellen (s. o.). Es scheint, daß die Schale ursprünglich frei lag: *Vaginula* und Basommatophoren mit Ausnahme von *Amphipeplea*, daß sie dann vom Mantel überwachsen wurde: lissopode Nachtschnecken, — und daß sie endlich wieder frei zutage trat; beschalte Stylommatophoren. Unter den lissopoden Stylommatophoren würden daher Formen, wie *Ostracolethe*, die Parmarioniden, Urocycliden u. dgl. noch die ursprünglichsten Verhältnisse gewahrt haben und den echten Nacktschnecken am nächsten stehen. Aber wir wissen gar nichts über die Entstehung der Nacken- und Schalenlappen. Sind die Schalenlappen von *Vitrina*, *Macrochlamys*, den Helicarioniden usw. Neuerwerbungen, durch deren Zusammenschluß die Schale überwachsen und die Nacktschneckenbildung bedingt wird, wie man es in der Literatur zumeist angegeben und ausgeführt findet? oder sind sie nicht vielmehr alte Reste von einem Nacktschneckenstadium her?

Bei *Limax* bildet sich der Mantelwulst zuerst hinten und unten aus an der Stelle, die sich dann nach rechts verschiebt. Er greift nach vorn über, und dieser vorderste Teil zieht sich zur Kapuze aus.

Unter den Soleoliferen zeigen Sarasins für *Vaginula*, daß der Mantel sich zuerst vorn hinter dem Kopf als Wulst anlegt und verdickt, und daß die Seitenränder sich symmetrisch nach hinten ausdehnen, um sich von vornher nach der Rückenmitte zusammenzuschließen (s. o.). Bei den Atoipiden ist der gleiche Hergang anzunehmen wie bei den Vaginuliden, doch ohne Beeinflussung des Afters.

β) Mantel- und Lungenhöhle (XLIII 6 und 7).

Im ganzen sind die Unterschiede zwischen den verschiedenen Einstülpungen des Mantels so wenig geklärt wie die Entstehung der Lappen am Mantelrande, von denen ja der Anallappen bei Basommatophoren wiederholt im Dienst der Atmung sich differenziert. Alle unsere Kenntnisse über sekundäre Kiemen haben sich aus der Untersuchung erwachsener Formen ergeben. Aus der wechselnden Lage des pallialen Osphradiums, bald außerhalb, bald innerhalb der Atemhöhle (*Limaciden*, *Testacella*) folgt wohl ohne weiteres die verschiedene morphologische Bedeutung dieses Raumes. Das Kriterium ist indes auf wenige Formen beschränkt, und wir sind gezwungen, andere Argumente heranzuziehen, wie ich es im morphologischen Teile hinlänglich auseinandergesetzt zu haben glaube. Die embryonale Entwicklungsgeschichte hat zur Klärung dieser Verhältnisse bisher sehr wenig beigetragen. Wir erfahren im allgemeinen, daß sich an Stelle des künftigen Pneumostoms eine Vertiefung bildet. Eine genauere Beschreibung gibt Meisenheimer von *Limax* und besonders Heyder von *Arion*. Beide unterscheiden die primäre Einsenkung der ventralen, nachher nach rechts gedrehten Einsenkung, die zur Lunge wird, von der sekundären flachen Mantelhöhle. Diese behält ihr kubisches Epithel und nimmt nacheinander die Mündung der rechten Urniere, den After, die Mündung des Ureters und im Hintergrunde die Lunge auf. Sie unterscheidet sich sogleich durch die starke Abflachung ihres Epithels wie durch ihren Umfang. Denn sie dehnt sich bald bis auf die linke Körperseite aus und umfaßt Niere und Herz, wie bei der erwachsenen Schnecke. Sehr früh verbindet sie sich mit dem Gefäßsystem, indem ein Lymphraum sich gegen ihre Wand vorschiebt, sie vorwölbt und die Vorwölbung unregelmäßig einfaltet, um das respiratorische Netz zu bilden. Früh schon scheint die Atmung zu beginnen. Meisenheimer nimmt an, daß der Sauerstoff dem in die Lungenhöhle eingedrungenen Eiweiß entnommen wird. Man hätte dann an eine freilich noch unbeschriebene Abspaltung zu denken. Schärfer dringt H. P. Heyder bei *Arion* vor. Hier ist die Lungenhöhle bereits vorhanden, ehe ein Mantelwulst und eine Mantelhöhle sichtbar sind, wie auch Fol angibt. Letztere tritt zunächst als schmaler Schlitz oder Spalt auf, in den von vorn her die Urniere mündet. Nachher vertieft sie sich fingerförmig und nimmt im Hintergrund die Öffnung des primären Ureters auf, worauf wir bei der Niere zurückkommen. Später flacht sie sich wieder ab, so daß das Pneumostom, die Öffnung der Lungenhöhle in die Mantelhöhle, an den äußeren Rand tritt. Die Lungenhöhle vertieft sich zunächst vorn nach links oben, wobei das Epithel sich von rechts her abzufachen beginnt. Die Atmung scheint bereits einzusetzen, wenn dieser Lungsack, noch ohne Ausbildung von Lungengefäßen, in den Blutraum der Leibeshöhle reicht. Der Sauerstoff soll ebenso dem in die Lungenhöhle eingedrungenen Eiweiß entnommen werden. Bezeichnend ist, daß in der Entwicklung der Kopfblase ein Stillstand eintritt,



wenn die Lunge soweit gediehen ist, d. h. wenn das embryonale Atemwerkzeug durch das bleibende ersetzt wird. Zu dem vorderen Lungenraum tritt der rechte, der sich hinter der Niere nach links hinüber vertieft. Beide Räume umgreifen das Pericard und das Nephridium, um schließlich nach dem Ausschlüpfen links von der Medianebene aufeinander zu stoßen und zu der bleibenden ringförmigen Lunge zu verschmelzen.

Von den Soleoliferen ist Joyeux-Laffuies Mitteilung zu registrieren, daß sich die Mantelhöhle bei *Oncidiella* nachträglich ans Hinterende verschiebt nach dem Abwerfen der Schale (s. o.), also die definitive Lage nachträglich gewinnt. Von der Differenzierung einer Lungenhöhle sagt der Autor nichts, da er sie auch bei der erwachsenen übersehen hat. Wohl aber hat er die Entstehung der respiratorischen Rückenpapillen beobachtet. Sie erheben sich erst, nachdem die Schnecke ausgeschlüpft ist, und zwar zunächst am Rande des sich verdickenden Mantels, wo sie zeitlebens am größten sind.

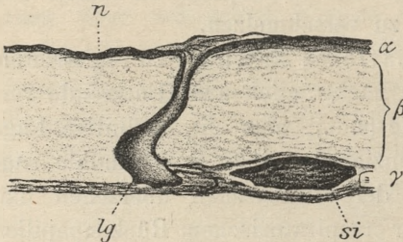
Eingehender sind die Untersuchungen der Sarasins an *Vaginula*. Sie sind bereits gewürdigt (S. 385 ff). Danach würde beim Embryo ein Kloakenraum vorhanden sein, der an seinem proximalen Ende den Darm und den Ureter aufnahm, ein Raum von ziemlich beträchtlicher Länge und Weite, der als Atemraum gedeutet wird. Er scheint seiner Lage nach als eine Verlängerung des Harnleiters, von dem er sich wieder durch plötzliche Erweiterung absetzt. Der Enddarm würde sich mit fortschreitender Entwicklung weiterhin von vorn nach hinten abspalten, wodurch die eigentliche Kloake immer mehr auf die unmittelbare Nachbarschaft des Pneumostoms eingeengt wurde. Der Lungenraum wäre schließlich nur noch das erweiterte Endstück des Ureters. Ob es sich hier wirklich um phylogenetische Beimengungen handelt, so daß in der Ontogenie eine Lungenhöhle auftritt, die jetzt nicht mehr funktioniert, oder ob die anfängliche Länge des Kloakenraumes etwa lediglich mit der Verschiebung des Afters ans Hinterende zusammenhängt, läßt sich schwer entscheiden. Ich will die Gründe gegen das Vorhandensein einer Lunge, die sich namentlich auf Pelseneer stützen, nicht wiederholen.

Ist wirklich *Vaginula*, mit ihrer allerursprünglichsten Schalenbildung (s. o.), noch nicht zur Lungenentwicklung vorgeschritten, so gewinnt ein Vorkommnis an der madagassischen *Vaginula* (*Rhopalocaulis madagascariensis*) desto höhere Bedeutung:

Die größeren Tuberkel auf den Notum dieser Vaginulide tragen auf der Spitze keineswegs Drüsen, vielmehr ist hier das Epithel abgeflacht, zur Erleichterung der Hautatmung. Bei der genannten Art sinken diese Tuberkel gelegentlich ein, und eins war zu einem dünnwandigen Säckchen vertieft, das die ganze dicke Muskelschicht des Integuments durchsetzte und sich mit dem Blindende in der darunter gelegenen Schicht von blutgefäßreichem Mesenchym abbog und ein wenig erweiterte. Hier kann über seine Umwandlung zu einer primitiven Lunge kaum ein Zweifel bestehen.

Von besonderer Bedeutung ist dazu seine Lage nahezu senkrecht über der weiblichen Geschlechtsöffnung, d. h. über der Stelle, an welcher bei eintretender Geschlechtsreife durch die Dehnung und Schwellung der Genital-

Fig. 231.



Anlage einer Lunge bei einer Vaginulide (*Rhopalocaulis madagascariensis*). Eine Rückenpapille ist zu einem Schlauch eingesunken, der das Integument durchsetzt. *lg* Lunge. *α* Die pigmentierte Drüsen-schicht. *β* Die Muskelschicht der Haut. *γ* Die lacunenreiche Schicht darunter. *si* Blutsinus. *n* Notum. Nach Simroth.

wege ein übermäßiges Wachstum stattfindet, dessen hoher Blutbedarf durch Massen von Blutgerinnsel in dem die Endwege umgebenden Mesenchym bezeugt wird. Hier scheint mithin eine Lunge erst lange nach dem Ausschlüpfen bei der reifenden Schnecke im Entstehen begriffen. Es muß noch dahingestellt bleiben, wie weit dieser Vorgang bereits zur Regel geworden, und wieweit er für die erste phylogenetische Ableitung des Atemorgans überhaupt theoretisch zu verwerten ist. Die ursprüngliche Nachbarschaft von Pneumostom und Genitalporus spricht wohl für die Annahme, daß auch die erste

Einstülpung einer Lungenhöhle durch erhöhten Blutverbrauch und dadurch gesteigertes Atembedürfnis in der Gegend der Geschlechtsöffnung zu erklären sein möchte.

#### γ) Niere und Herz.

Wie beide Organe durch den Renopericardialgang durchweg verbunden bleiben, so nehmen sie auch aus gemeinsamer Anlage ihren Ursprung. Über diese erhebt sich wieder der alte Streit, welchem Keimblatt sie entstamme. In Frage kommen die Zellanhäufungen auf einer Seite in der Nähe der Enddarmanlage. Sie deuten naturgemäß auf das sprießende Urmesoderm hin. Aber während der Ausbildung steht die betreffende Zellgruppe in so nahen räumlichen Beziehungen zum benachbarten Ectoderm, daß es kaum zu unterscheiden ist, inwiefern sich dieses an ihrem Aufbau beteiligt. Auch Wierzejski, der bei *Physa* die mesodermale Herkunft vertritt, leugnet doch die Verschmelzung mit dem äußeren Epithel (auch außer dem Nierenporus) nicht, meint aber, daß sie erst nach der vorgeschrittenen Ausbildung des Nephridiums sich bemerklich mache. Pötsch dagegen findet bei *Planorbis* schon ein frühes, schnell vorübergehendes Stadium, wo das Ectoderm an der betreffenden Stelle eine deutliche Lücke zeigt, an der sich die Zellgruppe von innen her mit einer großen Zelle herandrängt und sie ausfüllt, daher es nahe liegt, diese Zelle als eine eingesunkene und umgewandelte Ectodermzelle zu betrachten. Meisenheimer deutet bei *Limax* die ganze Gruppe, da sie mit dem Epithel innig zusammenhängt, und mithin die aus ihr hervor-

gehenden Organe als ectodermal unter peinlicher Beweisführung. Es ist die alte Unsicherheit der Keimblättertheorie, welche die Ablösung der inneren Organe von der Außenhaut, aus der sie doch schließlich allesamt stammen, in reinlicher Scheidung einheitlich auf ein früh einsetzendes Schema festlegen möchte. Es scheint aber, daß sie an verschiedenen Orten und zu verschiedener Zeit sich vollziehen könne. Eigentümlich ist es, daß *Limax*, das Stylommatophor, die ectodermale Herkunft am schärfsten bewahrt hat.

Beginnen wir mit

*Limax maximus* nach Meisenheimer (XLIV 3).

Scharf abgegrenzt rechts von der Mittellinie, der Anlage des rechten Visceralganglions genähert, tritt eine Ectodermverdickung auf. Meisenheimer zeigt aufs genaueste, wie Epithelzellen nach innen heraustreten und unmittelbar liegen bleiben, wie dieser Prozeß erst anschwillt, bis eine gewisse Erschöpfung des Epithels und damit eine Unterbrechung eintritt, wie dann im Epithel zahlreiche neue Teilungen einsetzen, worauf wiederum der Abschub nach innen zunimmt. So entsteht ein kompakter Zellhaufen, der sich in keiner Weise mit Mesodermzellen verbindet. Jeder Zweifel über die ectodermale Entstehung der Herznierenanlage wird damit beseitigt.

Im äußeren Teil dieses Zellhaufens differenziert sich die Niere dadurch, daß sich die Zellen zu einem noch kompakten Bläschen epithelartig ordnen. Der innere Teil, der sich gegen die Schalentasche vorschiebt, wird zum Herzen. Er wird stets durch seine Lage zwischen der Schalendrüse, gegen die er vorgedrungen ist, und der Lungenhöhle, die sich inzwischen nach rechts verschoben hat, fixiert und gekennzeichnet. In diesem kompakten Zellenhaufen entsteht nun ein Längsspalt, ein Lumen, das als gemeinsame Anlage für die Höhlung der Kammer und der Vorkammer zu gelten hat. So ist das Herz ein dickwandiger Schlauch mit unregelmäßiger Begrenzung. Dadurch, daß sich seine Wände in der Mitte seiner Länge nach innen zu verdicken und hier das Lumen (bis zu gegenseitiger Berührung) einengen, entsteht das Septum, das Klappenventil zwischen Atrium und Ventrikel. Die Tätigkeit des Herzschlauchs scheint bereits vor der weiteren histologischen Differenzierung einzusetzen, denn bei Konservierung des Embryos in Pikrin-Schwefelsäure zeigt sich das Herz ohne Lumen in Systole, bei Sublimat dagegen mit weitem Lumen in Diastole, so wie frühes Pulsieren etwa von Joyeux-Laffuie bei *Oncidiella* beobachtet ist. Durch diese Aktion scheint das Pericard zu entstehen, indem die inneren, dem Lumen zunächst gelegenen Zellmassen durch ihre Kontraktion ein Losreißen von den äußeren, peripherischen Zellen, die sich an der Aktion nicht beteiligen, bewirken. Das geschieht an zwei getrennten Stellen, es bildet sich ein Spaltraum an der Kammer und einer an der Vorkammer, wohl Beweis genug für die unabhängige

und abwechselnde Kontraktion der beiden Herzhälften. Die Spalträume erweitern sich, indem innere Brücken zwischen der äußeren Lage, dem Pericard, und dem Herzen zerreißen, bis schließlich ein einheitlicher Herzbeutel sich ergibt. Das Mesoderm beteiligt sich in keiner Weise, seine Zellen bleiben gleichmäßig in der Leibeshöhle verteilt. Inzwischen vollzieht sich die histologische Differenzierung am Herzen, dessen Kammer nach der Schalentasche, dessen Vorkammer nach der Lungenhöhle gewendet ist. Die äußersten Zellen flachen sich ab und werden zum endothelialen Überzug des Herzens, die inneren strecken sich zu Muskelfasern. Der Vorgang eilt an der Kammer dem an der Vorkammer voraus, offenbar, weil die Kammer das tätigere Organ ist.

Meisenheimer sucht dann noch in der Literatur die mancherlei Angaben, die mit ihm in der Entstehung des Herzens vor dem Pericard in Einklang zu bringen sind, van Beneden und Windischman für *Limax*, Lereboullet für *Limnaea* usw. Rein ectodermale Herkunft von Herz und Pericard hat keiner der Vorgänger erkannt. Als wesentliches Ergebnis seiner Untersuchung ist noch zu betonen, daß die Ontogenie von *Limax* für die Deutung des Pericards als Coelom keinerlei Anhalt bietet.

Bei *Arion* nimmt P. Heyder scharf Stellung gegen Meisenheimers Darstellung. Die Deutung der gemeinsamen Herznierenanlage als mesodermal beruht nicht auf der Untersuchung von Anfang an, ist daher nicht beweiskräftig. Das Pericard aber soll bestimmt als Coelom entstehen, als Spaltraum in dem innersten Abschnitt des Zellhaufens. Darin entsteht nachträglich, also in umgekehrter Reihenfolge das Herz durch Einstülpung seiner Wand von links her. Die Einstülpung, die mit dem Blut- oder Hämolympхраum der Leibeshöhle frei kommuniziert, richtet sich quer nach rechts, bis ihr rechtes Blindende auf die Pericardwand stößt und mit ihr verschmilzt, womit die normale Querlage des Arionherzens erreicht ist. Der Pericardraum soll also keinesfalls durch nachträgliche Spaltung der Herzwand entstehen. Freilich gibt auch Heyder für *Arion* die Gewebsbrücken zwischen Herz und Herzbeutel zu, ohne eine Erklärung dafür zu finden.

Die *Limax*-Niere wurde vorhin bis zu dem Stadium verfolgt, wo sie ein geschlossenes Bläschen bildet (s. o.). Dazu kommt eine Ectoderm-einsenkung, die Anlage des primären Ureters. Durch sie und die Lunge wird das Nierenbläschen nach innen gedrängt, unmittelbar unter dem Herzen. Nachdem die Uretereinstülpung weiter vorgedrungen ist und sich abgeplattet hat, treibt der bis dahin kompakte, etwa elliptische oder bohnenförmige Nierenschlauch zwei Äste, so daß er dreilappig aussieht, einen gegen den Herzbeutel, gegen den er nach entsprechender Verlängerung schließlich als Renopericardialgang durchbricht, den anderen gegen den primären Ureter. Jetzt erhält der Nierenschlauch ein entsprechend dreistösiges, spaltförmiges Lumen. Dann erfolgt der Durchbruch gegen den primären Harnleiter. Das Nierensäckchen erweitert sich zu einem weiten

Sacke, die Zellen seiner Wand nehmen unter Vakuolisierung ihre secretorische Tätigkeit auf, die Wand beginnt sich zu falten, ein Vorgang, der ja bis ins spätere Leben fort dauert und nach Krahelska selbst durch die Winterruhe nicht unterbrochen wird (s. S. 409 ff). Inzwischen wird durch die weitere Einrollung des Mantelrandes zur Mantelhöhe die äußere Öffnung des abgeplatteten primären Harnleiters nach innen und auf die Niere hinaufgeschoben, der sich der Harnleiter unter Verdrängung von Mesodermmaterial immer dichter anschmiegt. Die Verbindung seiner Öffnung nach außen wird durch eine Rinne bewerkstelligt, die sich durch allmähliche Überbrückung zum sekundären Harnleiter schließt, wie ja dieser Hergang seit Braun und Behme nicht nur in seinen individuellen Entwicklungsstadien, sondern in seiner Fixierung nach Gattungen und Arten der Stylommatophoren öfters geschildert worden ist.

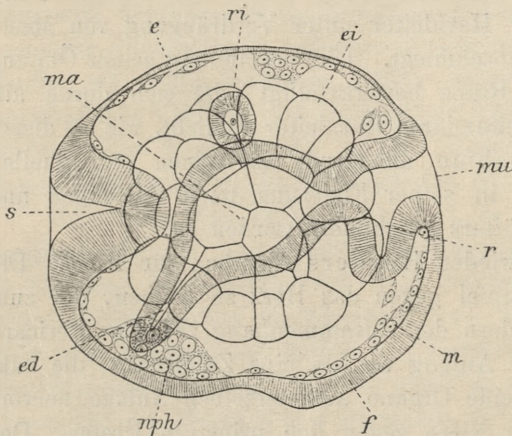
Etwas abweichend sind wieder Heyders Angaben für *Arion*. Die Niere soll nicht erst einen Zipfel gegen das Herz zu treiben, der zum Renopericardialgang wird, sondern der Zusammenhang zwischen Pericard und Nephridium entsteht von Anfang an als eine Zellbrücke, die bald ein Lumen gewinnt, wie ja beide Organe aus derselben Anlage hervorgehen. Dann öffnet sich die Niere gegen den primären Ureter. Der sekundäre, ebenfalls zuerst als Rinne angelegt, die sich von innen her überbrückt, gehört zur Mantelhöhle. Die Verschiebungen weichen natürlich nicht unwesentlich von denen bei *Limax*, *Helix* usw. ab, entsprechend der eigenartigen Topographie der Arioniden. Die Niere bildet zwei Schenkel, die das Herz umgreifen und nachträglich links verschmelzen, der Lunge ähnlich. Nachdem in der Niere und dann im Ureter Falten aufgetreten sind und die Oberfläche vergrößert haben, beginnt in jener die Vacuolisierung des Epithels, in diesem die Ausbildung der Calottenzellen.

*Planorbis corneus* nach Pötsch (XLIV 4 und 5).

Nachdem sich das durch Dotterkörnchen gekennzeichnete Urmesoderm in zwei Mesodermstreifen von etwa acht Zellen zu beiden Seiten des Ur- und Enddarms geteilt hat, scheint links, wie oben erwähnt, eine Zelle aus dem Ectoderm einzusinken. Wenn ihr Reichtum an Dotterkörnchen gegen ihre ectodermale Herkunft spricht, so zeigen doch auch einige Zellen, die dazu symmetrisch auf der rechten Seite im Epithel liegen bleiben, nahezu dasselbe Aussehen, so daß jene Zelle wohl als ectodermal zu deuten ist. Bei weiterer Teilung der Mesodermstreifen löst sich der rechte allmählich ganz in Mesenchym auf, der linke dagegen nur in der vorderen Hälfte; hinten bleibt eine kompakte Gruppe, die sich aber an der Stelle, wo jene Zelle einwanderte, dem Epithel so dicht anschmiegt, daß sich über den ecto- und mesodermalen Anteil nichts entscheiden läßt, um so weniger, als der Reichtum der Dotterkörnchen im Mesoderm immer mehr abnimmt. Es ist die gemeinsame Herznierenanlage, die immerhin noch histologisch von der Nachbarschaft scharf geschieden ist.

Der Zellhaufen verhält sich nun zunächst genau wie bei *Limax*, der untere, aus größeren Zellen gebildete Teil formiert sich zum anfangs kompakten Nierenbläschen, welches den oberen Teil, die Herzanlage, schräg nach oben durch die Leibeshöhle vor sich hertreibt. Am unteren

Fig. 232.



Embryo von *Planorbis corneus* mit gemeinsamer Primitivanlage von Niere, Pericard und Herz. *e* Ektoderm. *ed* Enddarm. *ei* Eiweißzellen. *f* Fuß. *m* Mesoderm. *ma* Magen. *mu* Mund. *nph* Nieren-Pericard-Herz-Anlage. *r* Radulatasche. *ri* Riesenzelle der Urniere. *s* Schalendrüse. Nach Pötsch.

Ende bildet das Ectoderm auch hier eine kurze Einstülpung, die Anlage des primären Ureters, der hier allein vorhanden ist. Das Nierenbläschen streckt sich in die Länge und bekommt dann ein geringes Lumen, das von der Mitte ausgeht und nach beiden Seiten fortschreitet. Sobald es unten angekommen ist, findet der Durchbruch zwischen der kurzen Uretereinstülpung und der Niere statt, so daß das Epithel glatt von dem einen in die andere übergeht. Entsprechend am oberen Ende, wo der Renopericardialgang durchbricht, unter Bildung starker Cilien,

die als Wimperflamme in den Gang hineinschlagen. Inzwischen hat die Dehnung den Nierenschlauch in eine Windung gelegt. Die weitere Differenzierung beruht in der Erweiterung des oberen Abschnittes zur Urinkammer, unter gleichzeitiger Vakuolisierung seines Epithels und Faltenbildung. Mit der Verschiebung des Intestinalsacks und der Vertiefung der Mantelhöhle rückt die äußere Nierenöffnung in diese und mit ihr nach vorn.

Die Bildung der Niere ist soweit die gleiche, wie bei *Limax*. Der Unterschied liegt im Harnleiter, wie es bereits die Anatomie ergab. Der Ureter aber wird beeinflußt durch die Unterschiede in der Lungeneinstülpung.

Differenzen finden sich auch beim Herzen. Hier kann man kaum von einem zeitlichen Unterschied zwischen der Anlage von Herz und Pericard reden, noch weniger die funktionelle Abhängigkeit der Entstehung erkennen. Das Herz entsteht vielmehr nicht als Schlauch oder Strang, der sich im Innern aushöhlt, sondern als eine Rinne in oder auf dem lockeren Zellhaufen, eine Rinne, die an beiden Seiten nach der Leibeshöhle zu weit offen steht und sich nach der Mitte, d. h. der Grenze zwischen Kammer und Vorkammer zu sich verengt. Die Wände der Rinne erheben sich als Falten, die einander sich nähern, sich berühren

und zum Rohr schließen, so daß jetzt ein sanduhrartiges Lumen vorhanden ist. Bevor der Abschluß erreicht ist, ist das Pericard als ein einheitliches Bläschen aufgetreten neben der künftigen Grenze zwischen Atrium und Ventrikel, immer auf der Seite des Eiweißsackes. Von hier dehnt sich das Bläschen aus und wächst oben über diese Grenze hinweg und um das Herz herum, bis es sich zum Ringe schließt. Die Differenzierung der Herzanlage zu Endothel und Muskulatur geschieht wie bei *Limax*. Das ganze Herz erscheint aber viel zarter und dünnwandiger und deshalb kaum aktionsfähig auf den Anfangsstadien. Eine Grenze zwischen diesen lockeren Zellen und dem Mesenchym ist nicht mehr zu ziehen. Die Drehung ist die gleiche wie bei *Limax*, natürlich nach links statt nach rechts.

Pötsch will die Herzbildung von *Planorbis* als eine Zwischenstufe zwischen der von *Limax* und der von *Paludina* aufgefaßt wissen. Bei jenem entsteht zuerst das Herz und dann das Pericard, bei *Planorbis* legen sich beide gleichzeitig an, bei *Paludina* soll nach Erlanger zuerst ein doppeltes Pericard vorhanden sein, rechts und links. Erst nachdem beide verschmolzen, soll sich das Herz herauschälen.

Mir erscheint der Hergang bei *Limax* als der ursprünglichste, mindestens als der verständlichste, dessen einzelne Phasen sich physiologisch funktionell auseinander ergeben und daher wohl das erste Anrecht haben, auch phylogenetisch gedeutet zu werden, wenigstens von dem Moment an, wo der innere Abschnitt des Zellhaufens sich zum Herzschlauch aushöhlt.

Betreffs der Niere von den Oncidiiden ist darauf hinzuweisen, daß Joyeux-Laffuie beim Embryo von *Oncidiella celtica* den wimpernden Renopericardialgang entstehen, aber auch wieder obliterieren sah. Hier muß wohl eine Unsicherheit der Beobachtung angenommen werden, da er auch bei der erwachsenen über die Pallialorgane, zumal die Lunge, nicht ganz ins Reine kam.

Die Zusammenfaltung des Ureters bei *Vaginula* beobachteten Sarasins (vgl. o. S. 286). Ähnliche Vorgänge müssen wohl bei den Janelliden u. a. angenommen werden; jedenfalls bleibt es vorläufig ganz dunkel, ob deren komplizierte Ausfuhrwege ganz auf den primären Ureter zurückgehen, oder ob sich ein sekundärer beteiligt. Die Divertikel, die sie aussenden, könnte man vielleicht zu solchen Bildungen in Parallele setzen, wie sie Gegenbaur an der Urniere von *Limax* beobachtete.

#### Larvenherz.

Fol beschreibt bei *Helix* ein Larvenherz, das den Nacktschnecken, *Limax* und *Arion*, fehlen soll. Es entsteht an der Bauchseite in der Nachbarschaft des Afters als eine ovale Vorwölbung, die allmählich nach rechts in die entstehende Lungenhöhle rückt. Das Epithel verdickt sich, das darunter liegende, aus Sternzellen gebildete Mesenchym wird unter, Streckung der Zellen muskulös. Es setzen regelmäßige Pulsationen ein,

die noch anhalten, nachdem schon das benachbarte definitive Herz zu schlagen begonnen hat. Bald darauf erlöschen sie. Das Verhältnis dieses provisorischen Organs zum definitiven bleibt aufzuklären. Ist es ausgeschlossen, daß hier Ventrikel und Atrium zeitlich und örtlich getrennt sich anlegen?

#### 10. Das Blutgefäßsystem.

Eine genaue Durcharbeitung steht noch aus. Fol gibt an, daß bei den Basommatophoren die Aorta als Verlängerung des Ventrikels entsteht. Sarasins beschreiben zwei Blutgefäße im Fuße von *Helix Waltoni*, die einerseits zur Podocyste, andererseits vom Fußrücken, von da zum Gehirn und schließlich zur Fußsohle ziehen. Die genauesten Angaben macht Meisenheimer bei *Limax*. Danach wird zunächst der Fuß dorsalwärts von einem geräumigen Blutsinus durchzogen, vorn bis zur Nackenblase, hinten bis zur Podocyste, oben bis zur Schalendrüse. Er ist die erste Anlage des Venensystems und löst sich unregelmäßig in die Lücken des Mesenchyms auf.

Etwas bestimmter grenzen sich früh die Arterien ab, da sie vom Mesenchym aus eine feine Wandung erhalten. Zuerst tritt jederseits im Fuß ein Gefäß auf. Hinten gehen beide in die Hämolympfräume über, vorn vereinigen sie sich über der Fußdrüse. Das gemeinsame Gefäß zieht rechts zwischen Pedal- und Visceralganglien hindurch und wendet sich nach links oben zur Herzkammer. Hiermit haben wir die *Arteriae pedales* und die *Aorta cephalica*.

Auffallend ist der Umstand, daß diese Kopfaorta auf jüngeren Stadien stets mit dem Lungengefäß, aus dem das Atemnetz hervorgeht (s. o. Lunge), in weiter Kommunikation steht. Meisenheimer schließt daraus, daß der Kreislauf noch wenig geordnet sein kann, schon wegen der starken Beteiligung der pulsierenden Podocyste. Vermutlich kommt der Tatsache eine tiefere Bedeutung zu. Wenigstens liegt die Annahme nahe, daß die Verhältnisse von *Paralimax* u. a., wo die Kopfaorta eine Strecke weit innig mit dem Diaphragma verschmilzt (s. S. 468), aus jener embryonalen Kommunikation durch nachträgliche Abtrennung und Ausbildung einer horizontalen Scheidewand sich erklärt. Das aber würde diesen kaukasischen Nacktschnecken und den beschalteten Formen, die sich ebenso verhalten, zum mindesten in dieser Hinsicht einen besonders altertümlichen Rang anweisen.

Bisweilen sieht man von der Wurzel der großen Aorta am Herzen ein schwächeres Gefäß zur Intestinalmasse ziehen, den Beginn der *Arteria visceralis*. Auf ganz jungen Stadien geht indes nur ein großes Gefäß vom Herzen nach unten, um sich bald im Mesenchym aufzulösen. Ja die in den Vorhof mündende Lungenvene besteht noch sehr lange einfach aus den benachbarten Lymphräumen, ohne festere Abgrenzung, entsprechend den Verhältnissen, die bei manchen Formen die bleibenden sind.



## 11. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane treten relativ spät auf, zum mindesten kann von einer frühzeitigen Ausschaltung und Determination der Urgeschlechtszellen bei der Furchung keine Rede sein. So ist es gekommen, daß die meisten Arbeiten, die von der Furchung ausgehen, gar nicht bis zur Untersuchung der Genitalanlage vordringen. Wir haben vielmehr besondere Abhandlungen zu verfolgen, die das Thema gesondert vornehmen. Sie liegen weit genug zurück, Eisig über *Limnaea* 1867, dann namentlich Rouzaud über die Stylommatophoren 1885, ebenso Brock, ich, Schiemenz, dazu Bemerkungen von Semper, und alle diese überholt und kritisch beobachtet durch Klotz an *Limnaea* 1888, Ancel 1902, dazu gelegentliche Bemerkungen in allgemeinen Ontogenien, worunter besonders die von P. Heyder bemerkenswert sind. Ein gut Teil der Argumente, die in diesen Arbeiten vorgebracht werden, stützt sich auf normale oder individuelle teratologische Vorkommnisse an erwachsenen, und es bleibt in erster Linie zu prüfen, wie sich die an solchen gewonnenen Ergebnisse zu den embryologischen stellen. Da ist aber in erster Linie eine erfreuliche Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der Embryologie und den Schlüssen, welche im morphologischen Teil gezogen wurden (s. S. 640), zu betonen, freilich nur im allgemeinen und noch ohne Einheitlichkeit.

Eisig war bereits auf dem richtigen Wege, als er für den Penis, den Spermovidukt und die Zwitterdrüse je eine besondere Anlage annahm, nur bleibt die Herkunft der drei Anlagen noch unsicher genug. Rouzaud läßt den Penis als eine seitliche Knospe des Genitalganges entstehen, die bei *Limnaea* nachträglich abwandert nach vorn. Im übrigen leitet er den ganzen Apparat als bourgeon primitif einheitlich vom Ectoderm ab, während Brock den Geschlechtsgang gesondert von der Zwitterdrüse entstehen läßt und beide, mindestens aber die letztere, durch einen Pigmentüberzug abgesetzt, auf das Mesoderm zurückführt. Über die Verbindung der getrennten Stücke, die Frage, ob der Geschlechtsgang zunächst als solider Strang oder als Rohr entsteht, gibt es weitere Differenzen.

Die Penisanlage entsteht nach Klotz unmittelbar hinter der Basis des rechten Tentakels als eine Einstülpung bereits bei Embryonen von *Limnaea ovata*, die zum Ausschlüpfen noch nicht reif sind. Die Einstülpung richtet sich etwa gegen das rechte Cerebralganglion. Derselbe Zellstrang, aus dem Opticus und Tentakelnerv hervorgehen, scheint auch den Penismerven zu liefern. Bald erfolgt durch innere Faltenbildung eine Gliederung des Penis in den von Eisig sogenannten großen und kleinen Schlauch samt der Glans. Zu dieser Penisanlage gehört das Vas deferens, soweit es distal in der Leibeshöhle liegt. Der proximale Teil, der im Integument verborgen ist, scheint durch Abschluß einer Samenrinne zu entstehen.

Der Spermovidukt fand sich auf den frühesten Stadien als ein hohler Schlauch etwa an der Stelle, die er später einnimmt. Da der Zylinder distal noch nicht bis zur Verbindung mit dem Epithel zu verfolgen war, sondern sich vorher in einiger Entfernung von dem künftigen weiblichen Porus verlor, muß er nach Klotz wohl mesodermalen Ursprungs sein, wie gleiches Brock für *Agriolimax agrestis* behauptet. Rouzaud, welcher ihn aus dem Ectoderm ableitet, hat nach Klotz sicher nicht hinlänglich frühe Stadien vorgehabt. Proximal soll der einfache Spermoviduktschlauch noch das untere Ende des Zwitterganges ergeben, das sich aber ähnlich, wie das distale Ende, im Mesenchym verlor, also nicht mit der Zwitterdrüse in Kommunikation stand.

Als dritter Abschnitt tauchte bei dem gleichen Embryo von *Limnaea* die Zwitterdrüse auf, nebst dem proximalen Teil des Zwitterganges, dessen vorderes Ende sich wieder im Mesenchym verlor, ohne das distale, das mit dem Ovidukt zusammenhing, zu erreichen. Die Zwitterdrüse, bei *Agriolimax* mit Pigmenthülle, bei *Limnaea* ohne solche, hat somit gleichfalls mesodermalen Ursprung, und manche Autoren nehmen an, daß sie aus demselben Haufen von Mesodermzellen hervorgeht, aus dem auf der anderen Seite die gemeinsame Anlage von Herz und Niere sich bildet (s. o.).

Es ist somit leider auch von Klotz die erste Anlage der Zwitterdrüse nicht gefunden, so wenig wie die des Spermovidukts. Auch AnceI sah bei der Weinbergschnecke die Zwitterdrüse erst wenige Tage vor dem Ausschlüpfen entstehen als einen Zellhaufen im Mesoderm, erst rundlich, dann verlängert und mit dem Zwittergang sich vereinigend. Beide bekommen gleichzeitig ein Lumen, die Drüse schwillt zu einer Blase auf, d. h. zum ersten Acinus, der mit einem einschichtigen Keim-epithel ausgekleidet ist (das weitere s. o.). Die Schlüsse über die Herkunft kommen über eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht hinaus, sicher scheint nur die Sonderung der Genitalanlage in drei unabhängige Bezirke zu sein, nebst der nachherigen Verbindung, die sich aus dem zwischenliegenden Mesenchym herauschält.

Ebenso fehlt es noch an einer genauen Durcharbeitung der Gliederung im einzelnen, z. B. der Vesicula seminalis. Klotz schildert nur die Faltenbildung im Ovidukt, aus der schon frühzeitig bei den Basommatophoren die Zerlegung des einheitlichen Spermoviduktschlauchs in Ovidukt und Prostata sich herleitet; sie bleibt bei den Stylommatophoren natürlich nur unvollständig, so daß diese auch in dieser Hinsicht wieder auf einer primitiven Stufe stehen bleiben, daher auch Rouzaud die Basommatophoren von den Stylommatophoren abstammen läßt und nicht umgekehrt.

Auf einer ähnlichen, späteren Spaltung soll die Abtrennung der Bursa copulatrix beruhen.

Brock hat sich wohl bei der Ackerschnecke insofern geirrt, als er den Penis nicht als einheitliche getrennte Knospe, sondern als die erste

## Erklärung von Tafel XLI.

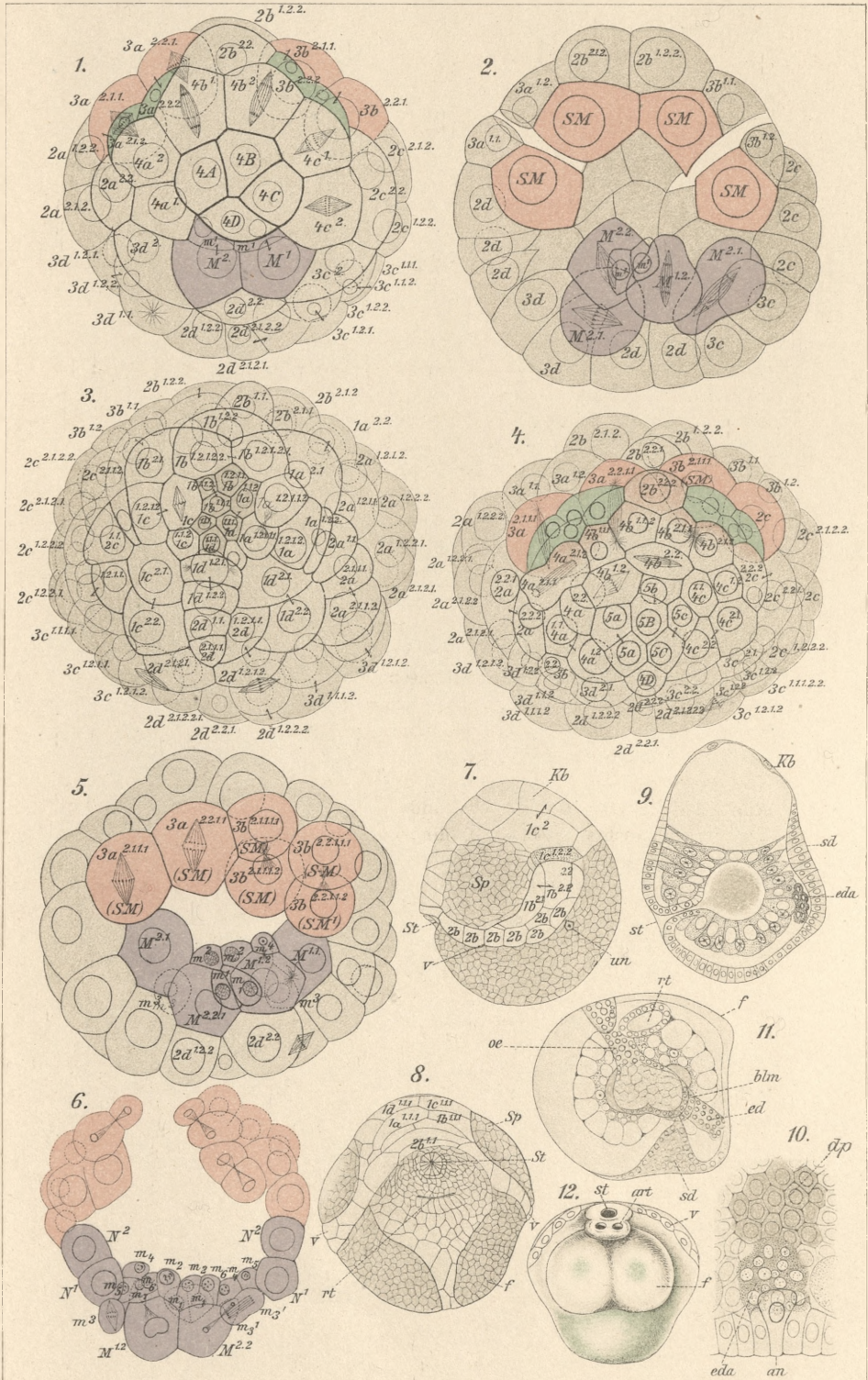
Aus der Ontogenese von *Physa fontinalis*.

Violett: primäres Mesoderm, rot: die großen Blastomeren (Macromeren) des secundären Mesoderms, grün: die ersten kleinen Blastomeren (Micromeren) des secundären Mesoderms.

Fig.

1. 78-Zellenstadium, vom vegetativen Pol aus. Das secundäre Mesoderm in zweiter Teilung begriffen. Zweite Teilung des vierten Quartetts.
2. Optischer Querschnitt durch ein 125-Zellenstadium, um die Lage des primären und secundären Mesoderms zu zeigen. Die vier Macromeren des ersteren in Teilung begriffen. Zwischen den Zellen des secundären treten radiale Spalten auf.
- 3—5. 134-Zellenstadium.
3. Animale Hälfte. Beginn der Längsteilung der Kreuzarme von den Basalzellen aus. Einsinken der Apicalrosette. Das Kreuz zählt 25 Zellen. An der Peripherie Teilungen im zweiten und dritten Quartett.
4. Vegetative Hälfte. In der Entodermplatte dritte Teilung der Zellen des vierten Quartetts; Teilung der Macromeren ( $3a^{2111}$  und  $3a^{2211}$ ) des secundären Quartetts.
5. Dasselbe. Optischer Querschnitt, mit Teilungen in beiden Mesodermanlagen.
6. Mesoderm bei Beginn der Gastrulation. Entstehung des siebenten Micromerenpaares. Das dritte ( $m_3$ ) in Teilung begriffen.
- 7 und 8. Embryo mit angelegter Schalendrüse und Radulatasche.
7. Seitenansicht. Zusammensetzung des Velums.
8. Ventralansicht. *f* Fuß. *rt* Radulatasche. *sp* Scheitelplatte. *St* Stomatodaeum. *un* äußere Öffnung der Urniere. *v* Velum.
9. Embryo mit hoher Kopfblase, von links gesehen. *eda* Enddarm. *kb* Kopfblase. *sd* Schalendrüse. *St* Stomatodaeum.
10. Von demselben Embryo die Gegend des Enddarms von hinten, stärker vergr. *an* Anzelle. *dp* Darmplatte. *eda* Enddarm.
11. Embryo von rechts. *blm* Magenblindsack. *ed* Enddarm. *f* Fuß. *oe* Oesophagus. *rt* Radulatasche. *sd* Schalendrüse.
12. Embryo mit erster Anlage der paarigen Radulatasche außerhalb der primären Mundhöhle, von unten gesehen. *art* Anlage der Radulatasche. *f* Fuß. *st* Stomatodaeum. *v* Velum.

Nach Wierzejski.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

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



## Erklärung von Tafel XLII.

### Ontogenese.

Nuchalzellen. Fußdrüse. Urniere.

Fig.

1. Nuchalzellen von *Physa fontinalis*, beim Beginn der Rückbildung.
2. Dieselben, gegen Ende der Rückbildung.
3. Querschnitt durch die Fußdrüsenanlage von *Limax agrestis*. *dx* Zellen, aus denen vermutlich die Drüsenzellen hervorgehen. *fd* Lumen der Fußdrüse. *g* untere Schlundganglien. *ms* indifferentes Mesenchym. *sch* Schlundkopf. *we* Anlage der Wimperwülste.
- 4 und 5. Urnieren von *Ancylus fluviatilis*.
4. Junges Entwicklungsstadium. *ect* Ectoderm. *ux I, ux II* Urnierzellen. *vx* Velarzellen.
5. Ausgebildeter Zustand. Erklärung wie in Fig. 4; dazu *ev* Endvacuole. *rx* Riesenzelle (= *ux II*). *wf* Wimperflamme. *wz* Wimperzelle.
6. Urnieren von *Physa fontinalis*. Erklärung wie vorher; dazu *äc* äußere Cilien. *anx* Anheftungszellen. *un* äußere Öffnung der Urnieren.
7. Inneres Ende der Urnieren von *Succinea Pfeifferi*. Erklärung wie vorher; dazu *ex* Excretionsvacuolen des Urnierenrohres. *m* Membran, von der die Wimperflamme ausgeht.
8. Inneres Ende der Urnieren von *Helix lapicida*. Erklärung wie vorher; dazu *m* Membran des Wimperapparates.
9. Dasselbe von *Helix pomatia*.
10. Dasselbe von *Helix Waltoni*. *dr* Drüsenzellen. *h* Hügel kleinerer Zellen. *or* innere Öffnung der Urnieren (Membran?).
11. Dasselbe von *Arion empiricorum*. Erklärung s. Fig. 5—9.
12. Dasselbe von *Limax agrestis*.
13. Querschnitt des in Zerfall begriffenen Urnierenrohres von *Limax maximus*.

Fig. 1, 2 und 6 nach Wierzejski, 3 nach Brock, 4, 5. 7—9. 11—13 nach Meisenheimer, 10 nach Sarasin.





C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

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



## Erklärung von Tafel XLIII.

Ontogenese.

Aus der Entwicklung von *Limax maximus*.

---

Fig.

- 1 und 2. Gastrula.
1. Querschnitt durch den vorderen Teil einer jungen Gastrula. *Bl.* Blastoporus. *M.str.* Mesodermstreifen.
2. Sagittalschnitt durch eine weit ausgebildete Gastrula. Blastoporus sehr verengt. Erste Anlage der Schalendrüse. *Mx* Mesodermzellen. *sd* Schalendrüse.
- 3—5 Sagittalschnitte durch die Schalendrüse in den verschiedenen Abschnürungsstufen, zuletzt mit abgeflachtem Deckenepithel. *äuss.* *sd* äußeres Epithel der Schalendrüse, an der Decke *ect* Ectoderm. *ent* Entoderm. *isd* inneres Epithel der Schalendrüse, am Boden. *mes* Mesoderm. *sd* Schalendrüse.
- 6 und 7. Anlage der Lungenhöhle.
6. Sagittalschnitt
7. Frontalschnitt. *d* Darm. *cis* Eiweißsack. *isd* inneres Epithel der Schalendrüse. *lf* Lungenfalten. *lg* Lymph- oder Blutgefäße. *lh* Lungenhöhle. *ma* Magen. *mes* Mesoderm. *mh* Mantelhöhle. *rl* rechte Leberanlage.
8. Totalansicht eines Embryos mit angelegter Podocyste, von links. Erklärung wie vorher; dazu *ed* Enddarm. *f* Fuß. *kb* Kopfblase. *m* Mund. *mt* Mantel. *oes* Oesophagus. *rt* Radulatasche. *sp* Scheitelplatte. *un* Urniere.
9. Sagittalschnitt durch einen Embryo. Erklärung wie vorher; dazu *d. e* Enddarm-einstülpung. *mx* Magenzellen.
10. Aus einem Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo, an dem sich die Enddarmeinstülpung vom Ectoderm gelöst und mit dem Entoderm verbunden hat.

Nach Meisenheimer.



C.F Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

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



# Erklärung von Tafel XLIV.

## Ontogenese.

### Embryonen und Organanlagen.

---

Fig.

1 und 2. Embryonen von *Vaginula boviceps*.

1. Von rechts.

2. Von unten, etwas von rechts. *ah* Atemhöhle (Kloakenöffnung). *fer* Fußcrista. *fu* Furche. *kwc* wimpernde Kopfcrista. *ml + ut* Mundlappen + unteres Tentakel. *mo* Mundöffnung. *mw* Mantelwulst. *o* Auge. *om* Ommatophor. *spf* Sinnespfanne. *ww* Wimperwulst.

3. Schnitt durch die Herzanlage von *Limax maximus*. *isd* inneres Epithel der Schalentasche. *h* Herzkammer. *lh* Lungenhöhle. *n* Niere. *pk* Pericard. *sept* Klappenanlage zwischen Kammer und Vorkammer. *vh* Vorkammer.

4 und 5. Schnitte durch die Herznierenanlage von *Planorbis corneus*.

4. Jüngerer Stadium.

5. Etwas älteres Stadium. *e* Ectoderm. *ei* Eiweißzellen. *h* Herz. *mch* Mesenchym. *n* Niere. *nph* Nieren-Pericard-Herzanlage. *p* Pericard.

6. Sagittalschnitt durch den Schlundring eines *Limax*-Embryos. *ab* Abdominalganglion. *buc* Buccalganglion. *ceb dx* rechtes Cerebralganglion. *ceb. pd* Cerebropedalconnectiv. *ocy* Statocyste. *oe* Oesophagus. *rad* Radulascheide.

7. Cerebraltuben von einer Hälfte eines Embryos von *Helix Waltoni*. *cgl* Cerebralganglion. *ct* Cerebraltuben.

8 und 9. Längs- und Querschnitt durch Hautsinnesorgane von *Limax maximus*.

8. Vom Fuß.

9. Aus einem Cerebraltubus. *cx* Zentralzelle. *ep* Epithel. *sg* Sinnesgrube. *st* Stiftchenzelle. *stx* Stützzelle.

10—12. Verschiedene Entwicklungsstufen der Statocyste von *Limax maximus*.

10. Einwucherung vom Ectoderm aus.

11. Abrundung zum kompakten Haufen.

12. Mit Lumen. *ep* Epithel. *mes* Mesoderm. *ot* Statocyste.

13—16. Verschiedene Entwicklungsstufen des Auges von *Limax maximus*.

13. Flache Grube.

14. Vertiefter Becher.

15. Der Abschluß zur Augenblase nahezu vollendet.

16. Der Abschluß vollendet. *ep* Epithel. *g. opt* Ganglion opticum. *l* Linse. *mes* Mesoderm. *aug. g* Augengrube.

Fig. 1, 2, 7 nach P. und F. Sarasin. Fig. 3, 8—15 nach Meisenheimer. Fig. 4 und 5 nach Poetzsch. Fig. 6 nach Henchman.





C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

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





In der **C. F. Winter's**chen 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 Seelilien**. 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—146.
- 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