

Ueber Entwicklung von *Sipunculus nudus*.

Von

Dr. B. Hatschek.

Mit sechs Tafeln.

Einleitung.

Unter den Theorien, die auf dem Gebiete der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Thiere in den letzten Jahren veröffentlicht wurden, hat besonders die „Coelomtheorie“ der Brüder Hertwig allgemeine Aufmerksamkeit erregt und auch wohl von der Mehrzahl der Fachgenossen ganz entschiedene Anerkennung gefunden.

Wie bedeutsam und anregend mir nun auch diese mit so viel Scharfsinn, Gewandtheit und Kenntnissen aufgestellte Theorie erscheint, so kann ich doch wieder in vielen und wichtigen Punkten mit den Ansichten der Brüder Hertwig nicht übereinstimmen.

Man muss mindestens, wie ich glaube, viele bestimmt ausgesprochene Anschauungen noch für unentschieden, und die Discussion noch lange nicht für abgeschlossen erachten. Eine solche objectiv geführte Discussion wird gewiss auch den Begründern der Theorie erwünscht sein.

Ich hoffe aber, dass man auf einem anderen Wege noch sicherer der Lösung der Fragen näher kommen wird. Ich glaube nämlich, dass gerade jetzt eine Erweiterung unserer Erfahrungsbasis in Bezug auf die Entwicklung der wirbellosen Thiere noththut, und in dem gegenwärtigen Zeitpunkte scheint mir mehr noch als das tiefere Eindringen in schon beobachtete Entwicklungsprocesse, die Erforschung jener Ontogenien, welche bisher noch nicht zur Beobachtung gekommen sind, Nutzen zu versprechen. Wir können namentlich bei Untersuchung der bisher unbekannten Entwicklung von Formen, welche im Systeme ziemlich vereinzelt stehen, solche Thatsachen zu finden hoffen, die zu einer rascheren Lösung der erwähnten Probleme führen.

Von solchen Gesichtspunkten geleitet, ergriff ich mit Begierde die sich mir darbietende Gelegenheit, die Entwicklung von

Sipunculus zu studiren. Ich hegte beim Herantreten an diese Untersuchung vor Allem die Erwartung, der Lösung der oben erwähnten Fragen näher zu kommen. Erst in zweiter Linie stand das Interesse an der Erforschung der Verwandtschaftsbeziehungen des Sipunculus und an dem Ausbau des phylogenetischen Systemes.

Die von mir bei der Sipunculusentwicklung beobachteten Thatsachen erwiesen sich aber nicht als entscheidend für die Beantwortung der oben angedeuteten Fragen; denn die diesbezüglichen Vorgänge stimmen ganz mit jenen bei den Anneliden überein, so dass sich daraus keine neuen Folgerungen ergeben können. Immerhin gewinnen diese Vorgänge durch den Nachweis ihrer noch weiteren Verbreitung an Bedeutsamkeit.

Ich werde die Folgerungen, welche sich in Bezug auf die Verwandtschaftsbeziehungen des Sipunculus ergeben, und einige andere Punkte in dem theoretischen Abschnitte dieser Arbeit eingehender erörtern. Jene allgemeinen Fragen aber, welche die wesentlichste Veranlassung dieser Untersuchungen bildeten, will ich aus dem angeführten Grunde hier nicht besprechen. Ich beabsichtige, dieselben in einer späteren Abhandlung ausführlich zu behandeln, welche den Schluss meiner Studien über die Entwicklung des Amphioxus bilden wird. Ich werde demnächst den zweiten Theil der Beobachtungen über die Entwicklung des Amphioxus veröffentlichen und in dem darauffolgenden allgemeinen Theile jene theoretischen Fragen, welche ja zu der Entwicklungsgeschichte des Amphioxus in inniger Beziehung stehen, mit Rücksicht auf den Stand unserer jetzigen ontogenetischen Kenntnisse besprechen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung will ich also in zwei Abschnitten behandeln, von welchen der erste die Beobachtungen und historische Bemerkungen über unsere bisherige Kenntniss der Sipunculusentwicklung enthält, der zweite einigen theoretischen Erörterungen gewidmet ist.

I. Abschnitt. Beobachtungen.

Wir wollen zunächst einen kurzen historischen Ueberblick der bisher vorliegenden Beobachtungen über die Entwicklung des Sipunculus geben. Ich werde später bei der Beschreibung der einzelnen Entwicklungsvorgänge noch ausführlichere Citate der diesbezüglichen älteren Beobachtungen anführen.

Die Larve von Sipunculus wurde zum ersten Male von Max Müller, dem Sohne des grossen Johannes Müller, schon im Jahre

1850 beschrieben und abgebildet.¹⁾ Max Müller vermuthete, dass diese von ihm in Triest pelagisch gefischten Thierchen Sipunculiden-Larven seien, doch schrieb er sie nicht dem *Sipunculus*, sondern der nahe verwandten Gattung *Phascolosoma* zu. Müller hatte solche Stadien vor sich, an denen die Larvencharaktere noch vollkommen ausgeprägt sind, die aber auch schon beinahe alle wesentlichen Organe des entwickelten Thieres besitzen. Er schildert das Räderorgan (postoraler Wimperkranz), welches mit dem vorderen Körperende eingezogen werden kann, ferner das Gehirn (Scheitelplatte) mit Augenflecken, den Verlauf des Darmcanales, die eigenthümliche, unterhalb des Oesophagus liegende Drüse, die Excretionsorgane, welche der damaligen Auffassung entsprechend als Hoden bezeichnet wurden. Er beobachtete auch den Bauchstrang, hielt denselben aber irrthümlicher Weise für einen unpaaren Retractor, der das vordere Körperende zur Einstülpung bringen könne; die wirklichen Retractoren, welche zum Theil denjenigen des entwickelten Thieres entsprechen, wurden von ihm übersehen. Die wohl ausgebildete Ringmuskulatur des Körpers und die Pigmenteinlagerungen der Haut wurden ebenfalls schon von Müller beschrieben.

Ein Jahr später veröffentlichte A. Krohn Beobachtungen über die Entwicklung von *Sipunculus*.²⁾ Er stellte fest, dass die schon von Müller beobachtete Larve nicht zu *Phascolosoma*, sondern zu *Sipunculus* gehöre. Er schloss dies aus der Beschaffenheit der Eihaut bei den ihm ebenfalls vorliegenden zugehörigen Embryonalstadien. — Krohn hatte ein viel umfassenderes Materiale vor sich, da er nicht nur Embryonen, sondern auch Larven verschiedener Altersstadien beobachtete. Seine Angaben über die noch in der Eihaut befindlichen embryonalen Stadien sind wohl gänzlich unzureichend. Genauer ist seine Darstellung des Ausschlüpfens der Larve und des Abwerfens der Eihaut. In Betreff der Organisation der Larve haben wir Krohn wichtige Aufschlüsse zu verdanken und darin liegt der wesentliche Fortschritt seiner Arbeit. So berichtigte er den Irrthum Müller's in Betreff des Bauchstranges und fand die vier definitiven Retractoren schon in den frühesten Larvenstadien. Andere Punkte seiner Darstellung wollen wir weiterhin noch specieller berücksichtigen.

¹⁾ Max Müller: Ueber eine den Sipunculiden verwandte Wurmlarve. Müller's Archiv 1850, p. 439—452. Taf. XI.

²⁾ A. Krohn: Ueber die Larve des *Sipunculus nudus* nebst Bemerkungen etc. Müller's Archiv. 1851.

Zehn Jahre später, im Jahre 1861, wurden von W. Keferstein und E. Ehlers¹⁾ neue Beobachtungen über die *Sipunculus*larve veröffentlicht; doch wurden den Angaben Krohn's nur unbedeutende Details hinzugefügt, und die Abbildungen der Larven sind weniger naturgetreu als die älteren von Müller und Krohn.

Meine eigenen Studien über die Entwicklung *Sipunculus* wurden in Faro bei Messina ausgeführt. Dort findet sich ein kleiner mit dem Meere nur durch einen engen Canal zusammenhängender Salzsee, „Pantano“ genannt, an welchem ich aus Anlass meiner Studien über *Amphioxus* sechs Monate zubrachte, wobei ich die Gelegenheit auch zu anderen embryologischen Studien benützte. So habe ich dort auch die vorliegende Untersuchung ausgeführt.

Sipunculus nudus wird von den Fischern, welche die Cultur kleiner Muscheln im „Pantano“ betreiben, häufig im Sande gefunden. Bei Untersuchung der Thiere fand ich schon in den Frühlingsmonaten die Leibeshöhle der Weibchen voll von weit entwickelten Eiern, die aber sämmtlich noch mit der Follikelhülle versehen waren. In der Leibeshöhle der Männchen fand ich zu dieser Zeit nur unreife Geschlechtsproducte, nämlich Entwicklungsstadien der Spermatozoen in dem Maulbeerstadium.

Das schöne, recht durchsichtige *Sipunculus*-Ei verspricht recht günstige Verhältnisse zur Beobachtung der Embryonalentwicklung. Wir haben ein Ei vor uns, das arm an Dotterelementen ist und genau dieselbe Grösse besitzt, wie das Ei des *Amphioxus*. Wie mag hier die Bildung der Keimblätter vor sich gehen? Ich hoffte erwartungsvoll auf das baldige Eintreten der vollkommenen Reife der Geschlechtsproducte des *Sipunculus*. Zu meinem Erstaunen musste ich aber noch Monate lang auf das Eintreten der Laichung warten, die erst mit der heissesten Jahreszeit sich einstellte.

Einige früher angestellte Versuche der künstlichen Befruchtung misslangen.

Bei täglich fortgesetzter pelagischer Fischerei fand ich am 1. Juli zum ersten Male Embryonen von *Sipunculus* im Auftrieb.

Nachdem einige Tage hindurch die Embryonen im Auftrieb wieder fehlten, wurden sie eines Morgens wieder in grosser Menge gefunden. Es hatte des Nachts die Hauptlaichung für dieses Jahr

¹⁾ W. Keferstein und E. Ehlers, zoologische Beiträge. Leipzig 1861.

und diese Oertlichkeit stattgefunden. ¹⁾ In den nachfolgenden Tagen waren nur noch einige weniger bedeutende Laichungen zu beobachten.

Die Laichung des *Sipunculus* scheint nicht von der Witterung beeinflusst zu werden; vor und nach derselben waren längere Zeit hindurch gleichmässig wolkenlose heisse Tage.

Ich fischte stets in den frühen Morgenstunden mit dem pelagischen Netze und fand, wenn in der Nacht eine Laichung stattgefunden hatte, die Embryonen alle auf demselben frühen Stadium, nämlich auf dem Endstadium der Furchung, welches in Fig. 1 u. 2 zur Darstellung gekommen ist.

Da ich mich mehrmals überzeugt hatte, dass an dem vorhergehenden Abend zu später Stunde die Laichung noch nicht erfolgt war, so kam ich zu dem Schlusse, dass die Eier des Nachts ausgeworfen wurden, und zwar mag dies ungefähr um die Mitternachtszeit stattfinden.

Da ich die Tageszeit zur Untersuchung der Entwicklung benutzen musste, war es mir nicht möglich, auch noch regelmässig zur Nachtzeit zu fischen, um bei einer etwa eintretenden Laichung die ersten Stadien zu finden. So entgingen mir die früheren Furchungsstadien.

Die Periode der Embryonalentwicklung, als deren Ende ich das Abwerfen der Eihaut betrachte, dauert ungefähr sechzig Stunden. Die pelagisch gefischten Embryonen entwickeln sich sehr gut in den grossen Auftriebläsern weiter. Doch habe ich das am Morgen gefischte Materiale stets nur einen Tag lang zur Untersuchung benutzt, und habe es vorgezogen, die Embryonen des zweiten und dritten Tages an immer wieder frisch gefischtem Materiale zu studiren. Die Laichperiode war in den ersten zehn Tagen des Monats Juli beendet. Im weiteren Verlaufe des Monats Juli wurden Embryonen nur ganz vereinzelt gefischt, dagegen fanden sich regelmässig die verschiedenen Larvenstadien im Auftrieb. Nach Ablauf dieses Monats verschwanden auch die ältesten Larvenstadien aus dem Auftrieb. Dieselben waren als junge *Sipunculus* zu Boden gesunken, wo sie im Sande nur mit grosser Mühe aufzufinden sind. Leichter kann man die Verwand-

¹⁾ Nach M. Müller und Krohn ist sowohl in Triest als auch in Neapel die Laichzeit eine andere, als die im vorliegenden Falle beobachtete. Ich selbst habe im Jahre 1882 zum zweiten Male am Faro die Laichung wieder unter ähnlichen Verhältnissen beobachtet, so dass die angegebene Zeit für diese Oertlichkeit wenigstens als normale gelten kann.

lung der Larve in das kriechende Thier studiren, wenn man die ältesten Larven auswählt und in den Gläsern aufzieht.

Die Embryonalentwicklung dauert also ungefähr sechzig Stunden, die Larvenentwicklung und Metamorphose aber nimmt ungefähr einen Monat in Anspruch.

Embryonalentwicklung.

Von der Embryonalentwicklung des Sipunculus hatten wir bis jetzt noch keine nennenswerthe Kenntniss. Krohn hatte das Materiale wohl in Händen, doch sind seine Beobachtungen über diesen Entwicklungsabschnitt in Bezug auf unsere derzeitigen Anforderungen ganz unzureichend. Er schreibt hierüber: „Man findet zuweilen Eier ohne allen Wimperbesatz, die daher im Wasser ohne selbstständige Bewegung flottiren. Der Dotter solcher Eier zeigt sich aus dicht nebeneinander gedrängten grösseren und kleineren kugeligen Massen, in welchen man oft einen Kern unterscheidet, zusammengesetzt. Das Ganze gleicht einem in der Theilung oder Furchung begriffenen Dotter. In anderen Eiern, deren Oberfläche schon Cilien trägt, ist die Dottermasse in eine noch grössere Zahl ähnlicher, aber schon kleinerer kugelig Massen zerfallen. Dieses Stadium ist auf eine spätere Periode der Dottertheilung zu beziehen. Dann kommen noch Eier vor, in welchen die ganze Dottermasse in eine Menge deutlicher, mit einem Kern versehener Zellen sich umgewandelt hat. Hier haben wir ohne Zweifel schon die Anlage des Embryo. Im weiteren Fortschritt der Entwicklung erscheinen im Leibe des Embryo vier farbige Flecken, zwei einander quer gegenübergestellte grössere, gelbliche, und bei tieferer oder höherer Einstellung des Focus je nach der jedesmaligen Stellung des Embryo gegen den Beobachter zwei ebenfalls in gleicher Linie gelegene kleinere, dunkelrothe Flecken. Die gelben Flecken deuten auf die Anlage der Respirationsschläuche, die dunkelrothen sind die beiden Augen, mit welchen die Larve in der ersten Lebenszeit nach der Geburt versehen ist; denn später kommt noch ein zweites Paar hinzu. Kurze Zeit vor der Geburt lassen sich schon einzelne Theile der innerhalb ihrer Eihülle mit zusammengekrümmtem Leibe liegenden Larve unterscheiden, namentlich das Kopfstück, oder vielmehr die Anlage des künftigen Rüssels.“

Ich will bei Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen die Embryonalentwicklung in mehrere Abschnitte theilen. Diese Abschnitte sind nicht etwa durch natürliche Ruhepunkte in der

Entwicklung bezeichnet, oder durch andere physiologische Momente begründet, wie dies bei dem Gegensatz von Embryonalentwicklung und Larvenentwicklung der Fall ist, sondern diese Eintheilung ist eine künstliche und einerseits aus Zweckmässigkeitsgründen, zur Uebersichtlichkeit der Darstellung, andererseits von rein theoretischen (morphologischen) Gesichtspunkten aus aufgestellt. Wir wollen folgende Perioden der Embryonalentwicklung unterscheiden:

1. Periode: Furchung.
2. Periode: Gastrulabildung.
3. Periode: Sonderung des Mesoderms, Schliessung des Gastrulamundes und Bildung der Embryonalhülle.
4. Periode: Ausbildung der Larvenorgane und Verwachsung der Embryonaltheile.
5. Periode. Abwerfen der Eimembran und der Embryonalhülle.

Ich will einige Zeitangaben zum Ueberblick über die Entwicklungsdauer geben, ohne dabei zu sehr in's Detail einzugehen.

Die Eier werden des Nachts ausgeworfen. Am ersten Morgen ist die Furchung beendet und damit das in Fig. 1 u. 2 abgebildete Stadium erreicht.

Im Verlaufe des ersten Tages erfolgt dann die Sonderung der Keimblätter, die Bildung der Embryonalhülle, die Schliessung des Gastrulamundes und die Bildung des Oesophagus, so dass nach Ablauf der ersten 24 Stunden ungefähr das Stadium der Fig. 23 erreicht ist.

Innerhalb der zweiten 24 Stunden erreicht der Embryo das Stadium der Fig. 37. Es sind dann die wichtigsten Larvenorgane angelegt, aber die durch die Embryonalhüllenbildung von einander getrennten Theile sind noch nicht vollständig mit einander verwachsen.

Obzwar nun die wesentlichsten Organe der ausschlüpfenden Larve gebildet sind, so braucht der Embryo doch noch eine Nacht und einen Theil des Vormittags zu seiner vollkommenen Ausbildung. Der Gang der Entwicklung ist in dieser Zeit bedeutend verlangsamt, denn während dieser Zeit hat sich das Aussehen und der Bau des Embryo nur wenig geändert, es sind nur die ursprünglich getrennten Theile des Embryo zur vollständigen Verwachsung gekommen. Am Vormittag des dritten Tages, also noch lange vor Ablauf der dritten 24 Stunden, beginnt das Ausschlüpfen der Larve. Das Abwerfen der Eimembran und der Embryonal-

hülle ist aber ein sehr langwieriger Vorgang und nimmt noch den grössten Theil des Tages in Anspruch.

Die Entwicklungsdauer ist von der Temperatur abhängig. In den Versuchsgläsern, in welchen das Wasser eine etwas höhere Temperatur erlangte, ging die Entwicklung etwas rascher vor sich als im Pantano. Die oben angeführten Daten beziehen sich auf die Entwicklung unter den natürlichen Verhältnissen im Pantano.

I. Periode der Embryonalentwicklung. Furchung.

Wenn ich um 5 Uhr Morgens, unmittelbar nach beendeter Fischerei, den Auftrieb untersuchte, so fand ich, bei vorhergegangener Laichung, Embryonen im Endstadium der Furchung, welches in Fig. 1 u. 2 dargestellt ist.

Zur Erlangung früherer Stadien müsste demnach die Fischerei schon zur Nachtzeit vorgenommen werden. Vielleicht gelingt es auch, dieselben durch künstliche Befruchtung zu ziehen.

Ich fand nur ausnahmsweise unter diesen vorgeschrittenen Stadien ein ungefurchtes Ei, dessen Protoplasma sich ein wenig von der Eihaut zurückgezogen hatte, ferner noch ein zweizelliges Stadium mit ungefähr gleich grossen Furchungshälften und zwei Richtungskörpern an der Furche. Solche Stadien waren offenbar in der Entwicklung zurückgeblieben und vielleicht nicht weiter entwicklungsfähig.

Die Furchungsstadien von *Sipunculus* sinken in den Auftriebsgläsern zu Boden. Man findet sie leicht, indem man den Bodensatz aus den Gläsern mittelst einer Glasröhre heraushebt und im Uhrschälchen mittelst der Loupe durchsucht. Diese Stadien sind, so wie alle Embryonalstadien, leicht an der Eimembran, die durch ihre regelmässig gestellten Poren ein ganz charakteristisches Aussehen besitzt, sogleich als zu *Sipunculus* gehörig erkennbar. Die Follikelhülle, welche die noch nicht vollkommen reifen, in der Leibeshöhle der Weibchen flottirenden Eier umgab, ist abgeworfen.

Die poren durchsetzte Eimembran, welche anfangs dem Protoplasma des Eies dicht anlag, finden wir in den Furchungsstadien (wenigstens in den von mir beobachteten) stets durch einen Zwischenraum von den Furchungszellen getrennt.

Das von mir genauer untersuchte Endstadium der Furchung ist in Fig. 1 u. 2 dargestellt. Ich habe auch ein unbedeutend jüngeres Stadium, wo die Anzahl der Ectodermzellen eine etwas geringere war, beobachtet.

Obwohl die Anzahl der Zellen des vorliegenden Stadiums noch eine sehr geringe ist und dieselben noch eine bedeutende Grösse besitzen, so ist dasselbe doch mit Recht als das Endstadium der Furchung zu bezeichnen, denn unmittelbar darauf treten an den Zellen Veränderungen auf, durch welche sie die für die Furchungselemente charakteristischen primitiven Eigentümlichkeiten verlieren, wobei auch die zur Keimblätterbildung führenden Lagerveränderungen beginnen, nämlich die Invagination des Endoderms und die Sonderung des Mesoderms. Wir werden weiterhin auch sehen, dass in diesem Endstadium der Furchung die Elemente der drei Keimblätter schon zellig gesondert sind; es gibt nämlich hier keine Zelle mehr, welche Materiale für verschiedene Keimblätter in sich vereinigt enthielte.

In dem vorliegenden Stadium zeigen noch alle Zellen die charakteristische Form der Furchungselemente. Sie sind wohl in gewissem Grade gegeneinander abgeplattet, doch ist sowohl die äussere, gegen die Eimembran sehende, als auch die innere, gegen die Furchungshöhle gewendete Fläche jeder einzelnen Zelle stark sphärisch gekrümmt, und dadurch ist die relativ bedeutende Unabhängigkeit der einzelnen Zellen von einander scharf ausgeprägt.

Die Grösse der einzelnen Zellen weicht nicht bedeutend von einander ab. Dennoch kann man grössere Zellen in der vegetativen Hälfte, die in der weiteren Entwicklung als Endoderm sich erweisen, und kleinere Zellen, welche die animale Hälfte zusammensetzen und das Ectoderm bilden, unterscheiden. Die Furchung ist also in einem geringen Grade inäqual, wie sich dies wohl auch in allen jenen Fällen herausstellt, die früher als typische reguläre Furchung betrachtet wurden.

Ich hatte schon in früheren Arbeiten die Ansicht geäussert, dass bei allen Metozoen eine polare Differenzirung und bei den Bilaterien überdies eine bilaterale Differenzirung schon in der Eizelle vermuthet werden müsse, welche aber oft erst später durch die Verschiedenheit der Furchungselemente unserer Beobachtung leichter zugänglich wird. Auch in dem vorliegenden Falle können wir bei genauerer Analyse nicht nur die polare Differenzirung, sondern auch die bilaterale Symmetrie in diesem frühen Stadium nachweisen. Wir können nämlich unter den Endodermzellen eine grosse unpaare Zelle beobachten, welche in der Medianebene liegt. Diese Zelle ist die grösste Zelle des Keimes; sie liegt am hinteren Rande des Endodermbezirkes, also

dem Ectoderm angrenzend. Wir werden späterhin sehen, dass bei der Invagination diese Zelle sich zunächst, sowie die anderen Endodermzellen verhält, alsbald aber, nachdem sie sich früher in zwei symmetrische Hälften geteilt hatte, aus dem Verbande der Endodermzellen als alleinige Mesodermbildnerin sich sondert. Man muss diese Zelle als zum primären Endoderm gehörig betrachten, man kann sie aber zugleich schon jetzt als Urzelle des Mesoderms erkennen. Diese Zelle ist uns von Wichtigkeit zur Orientirung über die Lage der Medianebene, sie dient uns zur Bestimmung von Vorder- und Hinterende, da sie am hinteren Rande des Endodermfeldes liegt.

Wir haben zwei optische Schnitte dieses Furchungsstadiums abgebildet. In Fig. 1 ist ein optischer Medianschnitt abgebildet. Wir sehen da die kleine Furchungshöhle, um welche die Zellen in einfacher Schicht angeordnet sind. Die animale Hälfte nehmen in diesem Medianschnitt sechs Ectodermzellen ein; in der vegetativen Hälfte sehen wir drei Zellen, von welchen die grosse hintere, unpaare Zelle die Urzelle des Mesoderms, die zwei anderen Endodermzellen im engeren Sinne sind. In der vorliegenden Zeichnung konnte es nicht ersichtlich gemacht werden, dass die Ur-Mesodermzelle unpaar ist; es ist dies aber an dem nächsten Stadium durch eine besondere Zeichnung (Fig. 4) zur Darstellung gebracht. — An dem optischen Querschnitt (Fig. 2), der senkrecht auf die Medianebene und durch die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Achse geht, kommt die symmetrische Anordnung der Zellen sehr gut zur Anschauung. Wir sehen hier sechs Ectodermzellen; das Endodermfeld ist nur zwei Zellen breit.

Im Ganzen ist die Zellenanzahl des Ectoderms in diesem Stadium ungefähr 24, das Endoderm besteht aus sieben Zellen, nämlich der grossen unpaaren, hinteren Zelle, die wir als Urzelle des Mesoderms bezeichneten, und drei vorderen Zellenpaaren; das hinterste Paar ist durch die grosse Zelle seitlich auseinandergedrängt.

II. Periode der Embryonalentwicklung.

Gastrulabildung.

Das Endstadium der Furchung, welches wir eben genauer betrachtet haben, unterliegt alsbald einigen sehr rasch ablaufenden merkwürdigen Veränderungen, wodurch dasselbe in das Gastrulastadium übergeführt wird.

Während der Furchungsstadien bestand allseitig ein ansehnlicher Zwischenraum zwischen den Furchungskugeln und der

Eimembran. Nach Ablauf der Furchung legen sich diejenigen Zellen, welche von uns als Ectodermzellen bezeichnet wurden, sehr rasch mit ihrer äusseren Oberfläche der Eimembran dicht an. Sie senden zugleich durch die regelmässig gestellten Poren dieser Membran feine Flimmerhärchen, die an der Aussenseite derselben in Erscheinung treten. Diese Flimmercilien beginnen den Embryo mitsamt der Eihaut zunächst langsam in Bewegung zu setzen.

Es wird wohl nach den gegenwärtigen wissenschaftlichen Anschauungen Jedermann von vorneherein geneigt sein, anzunehmen, dass diese Flimmerhärchen nicht etwa von der Eimembran selbst gebildet werden, sondern von den der Eimembran innen anliegenden Zellen auswachsen. Doch scheint es mir nicht überflüssig, hervorzuheben, dass diese theoretisch begründete Anschauung auch noch durch folgende Thatfachen gestützt wird. Die Flimmerhaare finden sich in allen Stadien nur an solchen Stellen, wo die Zellen der Innenseite der Eimembran anliegen. Mit der weiteren Ausbreitung dieser der Eimembran anliegenden Zellen breitet sich auch die Flimmerung vollkommen übereinstimmend aus. Dort, wo der Innenseite der Eimembran keine Zellen anliegen, findet man auch aussen keine Flimmerhärchen. Beim Abwerfen der Eihaut wird der „Flimmerschopf“ durch die Poren der Eihaut nach innen zurückgezogen und bleibt an den Zellen des Embryo haften.

Dadurch, dass sich das Ectoderm an die Eimembran anlegt, wird eine excentrische Lagerung des ganzen Embryo innerhalb der Eimembran herbeigeführt; die Oberfläche des Endoderms entfernt sich nämlich mehr als dies Anfangs der Fall war von der Eimembran.

In diesem Zustande (Fig. 3), der sehr rasch vorübergeht, findet man den Embryo schon eine halbe Stunde, nachdem das Endstadium der Furchung beobachtet wurde.

Wie aus der Abbildung (Fig. 3) zu ersehen ist, hat die Anzahl der Zellen während dieser Vorgänge sich nur unbedeutend vermehrt. An einem optischen Schnitte, der senkrecht auf die Medianebene und durch die grosse Ur-Mesodermzelle geführt ist, kann man auch sehen, dass diese Zelle noch immer unpaar in der Medianebene liegt (Fig. 4).

Die endodermale Oberfläche, die sich von der Eihaut mehr abhebt, flacht sich zugleich auch ein wenig ab. Diese Abplattung schreitet dann immer mehr fort und wird in den nächsten Stadien eine vollständige. Diese Stadien erhalten dadurch ein charakteristisches Aussehen. Der Embryo erfüllt nämlich nicht die ganze

Eihaut, sondern lässt am vegetativen Pole einen Hohlraum frei, der genau die Form eines Kugelabschnittes besitzt.

In einem etwas späteren Stadium sehen wir die Endodermfläche schon concav vertieft (Fig. 6), und damit ist das Gastrulastadium erreicht.

Während dieser Abplattung und nachfolgenden Einsenkung des Endodermfeldes haben sich sämtliche Zellen des Embryo durch fortwährende Theilung vermehrt, und zwar sowohl die Zellen des Ectoderms, als auch die des Endoderms. Die Theilung der Endodermzellen erfolgte zunächst parallel mit der Medianebene, so dass die Anzahl der Zellen im Breitendurchmesser des Endodermfeldes verdoppelt erscheint (vergl. Fig. 2 u. 7). Besonders bedeutungsvoll ist die Theilung jener Zelle des Endodermfeldes, die wir als Urzelle des Mesoderms bezeichneten. Diese Zelle theilt sich in zwei symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene liegende Theile; dementsprechend erscheint die Zelle in Fig. 5, wo eine der zu den Seiten der Medianebene liegenden Theilzellen gezeichnet ist, kleiner als in Fig. 1 u. 2, wo sie als grosse unpaare Zelle in der Medianebene liegt. Man kann in den beiden Theilstücken der Ur-Mesodermzelle noch eine Zeitlang die radiäre Protoplasmastrahlung beobachten, die während der langsamen Gestaltung der neuen Kerne andauert.

Die Endodermzellen unterscheiden sich nur durch ihre bedeutendere Höhe von den Ectodermzellen. Im Uebrigen verhalten sich beide Zellenarten in Bezug auf Form und Structur sehr ähnlich. Sowohl Ectoderm- als Endodermzellen sind an ihrer äusseren Seite abgeflacht; an der inneren, der nicht vollkommen geschwundenen Furchungshöhle zugekehrten Seite sind die einzelnen Zellen convex vorspringend. Die Urzellen des Mesoderms zeigen in ihrer Form eine bedeutungsvolle Abweichung von allen übrigen Zellen. Sie behalten allein von allen Zellen eine sphärische Form.

Während alle übrigen Zellen durch die gegenseitige Abplattung einen epithelartigen Charakter gewinnen, bewahren diese Zellen mit ihrer sphärischen Form auch eine gewisse Selbstständigkeit; sie platten sich wohl gegen einander ein wenig ab, nicht aber gegen die anderen Zellen; die angrenzenden Ectoderm- und Endodermzellen müssen sich der Form der sphärischen Mesodermzellen anschmiegen.

Wir wollen hier hervorheben, dass sich während des Theilungsprocesses jede Zelle ähnlich wie die Mesodermzellen verhält. Wir sehen zum Beispiel in Fig. 5, dass die Endodermzelle, die an dem

entgegengesetzten Ende liegt und die eben aus einem Theilungsact hervorgegangen ist, ein ganz ähnliches Verhalten zeigt, wie die Ur-Mesodermzellen. Diese Endodermzelle (sowie die andere aus dem Theilungsact hervorgegangene, die bei tieferer Einstellung zu sehen war) gewann aber innerhalb fünf Minuten genau dasselbe Aussehen, wie die anderen Endodermzellen. Die sphärische Form der Ur-Mesodermzellen dauert aber nicht nur so lange als die Theilungserscheinungen, sondern diese Zellen behalten auch nach Ablauf der Theilung, wenn die neuen Kerne vollkommen ausgebildet sind, die sphärische Form.

Sowohl im Ectoderm als auch im Endoderm sind die gröberen Körnchen des Protoplasma in dem äusseren Theil der Zellen concentrirt, während der innere, dem Rest der Furchungshöhle zugewendete Theil aus hellerem, körnchenlosen Protoplasma besteht. In den Ur-Mesodermzellen sind die Körnchen feiner als in den anderen Zellen und im ganzen Protoplasma der Zelle gleichmässig vertheilt. Der Zellkern der Ur-Mesodermzellen ist grösser und deutlicher, als der aller anderen Zellen des Embryo.

III. Periode der Embryonalentwicklung.

Sonderung des Mesoderms, Schliessung des Gastrulamundes und Bildung der Embryonalhülle (Fig. 8—24).

In den nächsten Stadien rücken die Ur-Mesodermzellen aus der Reihe der Endodermzellen zwischen Ectoderm und Endoderm hinein (Fig. 10—12), ein Vorgang, den wir als Sonderung des Mesoderms bezeichnen.

Dann folgt die Schliessung des Gastrulamundes, indem die seitlichen Ränder desselben gegen die Medianlinie vorwachsen und dort mit einander verschmelzen. Sowohl die Ectoderm- als auch die Endodermsschichte kommt dabei zur Verwachsung (vergl. Fig. 9, 11 u. 20).

Diese Schliessung des Gastrulamundes geht nicht in der ganzen Länge gleichzeitig vor sich, sondern sie beginnt am hinteren Rande, der durch die Lage der Ur-Mesodermzellen gekennzeichnet ist, und schreitet nach vorne zu fort (vergl. Fig. 10, 15, 17, 18, 19, 22). Der letzte Rest des Gastrulamundes, der dem ursprünglichen vorderen Ende desselben entspricht, kommt in den Grund einer Ectodermeinstülpung zu liegen, welche die Anlage des Oesophagus bildet (Fig. 23). Der letzte Rest des Gastrulamundes fällt also mit der inneren Oesophagusmündung örtlich zusammen. Doch schliesst sich weiterhin auch dieser letzte Rest völlig (Fig. 25)

und erst zu Ende der Embryonalentwicklung bricht an dieser Stelle die innere Oesophagusmündung neuerdings durch.

Die Sonderung des Mesoderms und die Gastrulaschliessung werden von einer Reihe von Vorgängen begleitet, die zur Bildung der Embryonalhüllen führen. Dadurch werden die Verhältnisse bedeutend complicirt und das Verständniss dieser Stadien sehr erschwert.

Die Bildung der Embryonalhülle geht vom Ectoderm aus; nur ein Theil des Ectoderms wird zum Aufbau des Embryo (im engeren Sinne) verwendet; ein grosser Theil desselben wird zur Embryonalhülle aufgebraucht.

Die Ectodermgebilde des eigentlichen Embryo entstehen aus zwei getrennten Anlagen, erstens aus einer Zellgruppe am animalen Pole, zweitens aus den Ectodermzellen des Gastrulamundrandes. Die zwischen diesen beiden Theilen liegende Ectodermzone wird zur Bildung der Embryonalhülle aufgebraucht (vergl. Fig. 11, 20, 24). Die Zellen am animalen Pole bilden das Scheitelfeld der Larve. Die Ectodermzellen am Gastrulamundrande verwachsen bei der Gastrulamundschliessung zu einer medianen Ectodermplatte, welche die übrigen Ectodermtheile, die der oralen und postoralen Region des Kopfes und dem Rumpfe angehören, liefert. Wir wollen der Kürze halber, wenn auch nicht ganz zutreffend, den ersteren Theil als Kopfplatte, den anderen als Rumpfplatte bezeichnen. Die Embryonalhülle nennen wir kurz Serosa.

Die Rumpfplatte wird von der Serosa überwachsen, die sich über derselben vollkommen schliesst (Fig. 20, 24). Die Rumpfplatte hat dann mit dem von der Embryonalhülle überwachsenen „Keimstreifen“ oder „Embryonalstreifen“ der Insecten (Coleoptern, Hymenoptern, Lepidoptern) viel Aehnlichkeit. Doch fehlt bei *Sipunculus* das Amnion. Der Umschlagsrand, mittelst dessen die Serosa in die Rumpfplatte übergeht, zieht sich später nach Innen zurück und wird zur Bildung der Rumpfplatte mit aufgebraucht (vergl. Fig. 20 und 24).

Die Kopfplatte wird von der Serosa nicht überwachsen und die Serosa behält daher an dieser Stelle dauernd einen kreisförmigen Ausschnitt. Doch wächst die Kopfplatte an ihrer Peripherie unterhalb der Serosa der Rumpfplatte etwas entgegen, um sich mit derselben zu vereinigen. Auch die Kopfplatte geht mittelst eines amnionartigen Umschlagsrandes in die Serosa über (Fig. 24 etc). Dieser Umschlagsrand bleibt viel länger bestehen als derjenige an der Rumpfplatte. Doch wird er auch schliesslich zur Bildung der Kopfplatte mit einbezogen (vergl. Fig. 39, 41).

Wir haben die Entwicklungsvorgänge dieser Embryonalperiode nun im Wesentlichen gekennzeichnet und wollen sie nun specieller und schrittweise in den aufeinanderfolgenden Stadien betrachten.

In Fig. 8 und 9 sehen wir zwei optische Durchschnitte eines Stadiums dargestellt, welches nur wenig weiter entwickelt ist, als das Gastrulastadium. Wir können hier jedoch bei genauerer Beobachtung eine Anzahl wohl unscheinbarer, aber bedeutungsvoller Veränderungen nachweisen. Wir sehen, dass die Einstülpung der vegetativen Seite tiefer geworden ist. Dies ist aber zumeist dadurch bewirkt, dass das Ectoderm beinahe in der ganzen Peripherie des Gastrulamundes in die Tiefe vorrückt. Am optischen Medianchnitt (Fig. 8) sehen wir zunächst, dass am hinteren Gastrulamundrande die Ectodermzelle, welche hinter der Ur-Mesodermzelle liegt, nach Innen rückt; am vorderen Rande findet ein solches Hineinrücken noch nicht statt. — An optischen Frontalschnitten sehen wir, dass auch die Ectodermzellen der Seitenränder des Gastrulamundes sehr bedeutend nach Innen vorwachsen. Das Ectoderm stülpt sich also vom Hinterrande sowohl, als auch von den Seitenrändern des Gastrulamundes nach Innen ein. Dieses nach Innen vorrückende Ectoderm ist überall von einer einzigen Reihe grosser Zellen — dieselben sind voluminöser als die übrigen Ectodermzellen — gebildet. Diese Zellen sind es, die zur ectodermalen Rumpfplatte verwendet werden.

Am animalen Pole können wir folgende Erscheinungen beobachten. Die centralen Zellen des animalen Poles werden von einer tiefen, ringförmigen Furche umgrenzt. Diese Furche kommt dadurch zu Stande, dass im Bereiche derselben das Protoplasma der Zellen sich von der Eimembran zurückzieht. Alle Zellen, welche innerhalb der ringförmigen Furche liegen, und auch diejenigen, welche den Boden derselben bilden, liefern die Kopfplatte (Anlage des Scheitelfeldes). Die äussere Wandung der Furche bildet den Umschlagsrand, mittelst dessen die Kopfplatte in die Serosa übergeht; wir haben schon erwähnt, dass auch dieser Umschlagsrand später in die Bildung der Kopfplatte mit einbezogen wird. Die Ectodermzellen, welche die Zone zwischen den Anlagen der Kopfplatte und Rumpfplatte einnehmen, sind schon in diesem Stadium etwas abgeflacht; diese sind es, welche zur Embryonalhülle werden.

Die Flimmerhaare sind an der ganzen Oberfläche des Ectoderms länger und kräftiger geworden. Insbesondere ist aber zu

bemerken, dass sie am animalen Pole zu einem längeren Wimperschopf ausgewachsen sind. Dieser Wimperschopf wird von denjenigen Zellen getragen, die am animalen Pole innerhalb der ringförmigen Furche liegen. Der Wimperschopf, der bis zum Ausschlüpfen der Larve persistirt, ist ein sehr wichtiges und erwünschtes Orientierungsmittel, um die Achsenverhältnisse der Larve mit denjenigen der früheren Stadien zu vergleichen. Wir können zunächst bei Vergleichung der Fig. 8 mit den Fig. 5 u. 6 constatiren, dass die Stelle, wo der Wimperschopf sich bildet, ganz genau dem animalen Pole der Gastrula entspricht. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung sehen wir dort die Scheitelplatte, die Anlage des oberen Schlundganglions, entstehen. Wir können in diesem Falle mit Sicherheit nachweisen, dass die Scheitelplatte genau dem animalen Pole der Gastrula entspricht.

Mit der kräftigeren Ausbildung der Bewimperung wird die Bewegung des Embryo eine lebhaftere. Die Embryonen nehmen eine Art der Bewegung an, die sie bis zum Ausschlüpfen beibehalten. Sie schwimmen mit dem animalen Pol nach vorwärts und rotiren zugleich rasch um diese Achse.

Die Bewimperung des Embryo sichert ihn wahrscheinlich vor dem zu Boden sinken, denn in den Versuchsgläsern steigen die Embryonen, sobald sie die Bewimperung erlangen, vom Boden gegen die Oberfläche. Sie sammeln sich dicht unter der Oberfläche ringsherum am Rande des Glases, sowohl auf der Lichtseite als auch an der Schattenseite. Erst nach dem Auftreten der Augenflecken scheinen sie die Lichtseite zu bevorzugen.

In Fig. 10 und 11 sind zwei optische Durchschnitte jenes Stadiums dargestellt, wo sich die Sonderung des Mesoderms vollzieht. Bei Betrachtung des optischen Medianschnittes (Fig. 10) sehen wir, dass der hintere Rand des Endodermfeldes, der durch die Mesodermzellen markirt ist, viel weiter nach innen liegt als der vordere; er ist stark nach innen verschoben und zwar in Folge des Vorwachsens der hinteren angrenzenden Ectodermzellen.

Wichtige Veränderungen betreffen die Mesodermzellen; diese werden hier schon sichtlich aus der Reihe der anderen Zellen herausgedrängt, indem die angrenzenden Ectoderm- und Endodermzellen an der Oberfläche gegeneinander wachsen. — Bei genauerer Vergleichung der Fig. 8 mit Fig. 10 sehen wir ferner, dass in letzterer die Mesodermzellen eine geringere Grösse besitzen. Die Urzellen des Mesoderms gaben nämlich schon, während sie in die Tiefe zu rücken anfangen, Theilstücke in der Richtung gegen das

vordere Ende des Gastrulamundes ab. Die Zelle in Fig. 10 ist daher nicht mehr eine vollständige Urzelle. Wir können die abgeschnürten Theilstücke am besten an einem optischen Frontalschnitt nachweisen; sie liegen zwischen Ectoderm und Endoderm ganz nahe vom seitlichem Gastrula-Mundrande (Fig. 11).

Die Theilungsproducte jeder Urmesodermzelle sind ungleich gross; das an der ursprünglichen Stelle verbleibende Theilstück (M P Fig. 10) ist viel grösser, als das andere nach vorne zwischen die beiden primären Keimblätter hineinrückende (Fig. 11 mes). Die Anzahl der Mesodermzellen ist jetzt auf vier vermehrt. Wir können die hinteren, an der ursprünglichen Stelle verbleibenden Zellen, die noch nach vielen folgenden Theilungen eine überwiegende Grösse im Vergleich zu den übrigen Mesodermzellen bewahren, als „Polzellen“ des Mesoderms unterscheiden.

Es ist nothwendig, die Terminologie für diesen oftmals wiederkehrenden Modus der Mesodermentwicklung festzustellen. Wir wollen jene zwei Zellen, die paarig, je eine auf jeder Seite der Medianebene liegen (oder deren unpaaren Vorläufer), und welche die Anlage des gesammten Mesoderms bilden, als „Ur-Mesodermzellen“ bezeichnen. Jene grösseren Zellen, die nach Vermehrung der Mesodermzellen, oft längere Zeit an dieser Stelle persistiren und das Hinterende der „Mesodermstreifen“ bilden — von diesen Zellen kann ein oder auch mehrere Paare (*Tubifex*, *Clepsine*) vorhanden sein, — wollen wir als „Polzellen des Mesoderms“ bezeichnen.

Es sind Fälle denkbar, wo die Mesodermstreifen nicht von zwei Urzellen, sondern von einer Mehrzahl von Zellen ihren Ursprung nehmen, aber trotzdem sich durch den Besitz von zwei hinteren Polzellen auszeichnen. In jenen mehrfach beobachteten Fällen aber, wo die Mesodermbildung von zwei Urzellen ausgeht, sind die Polzellen die directen Nachfolger derselben in Bezug auf Lage, Beschaffenheit und bildnerische Fähigkeit, sie sind gleichsam persistirende Urzellen.

Betrachten wir nun ein etwas späteres Stadium (Fig. 12 bis 14). Wir sehen hier die Polzellen schon von der Begrenzung der Oberfläche ausgeschlossen aber noch immer zwischen die angrenzenden Zellen des Ecto- und Endoderms gewissermassen eingekeilt (Fig. 12). An einem optischen Durchschnitte, der senkrecht auf die Gastrulachse geführt ist, sehen wir, dass die Polzellen zugleich von der Medianebene durch dazwischen sich einschiebendes Endoderm abgedrängt werden (Fig. 13). Wir haben in derselben Fig. 13 auch

die zwei kleineren Mesodermzellen, die bei veränderter Einstellung, mehr dem animalen Pole genähert, zu beobachten sind, mit punctirten Linien angedeutet.

In diesem Stadium ist also die Sonderung des Mesoderms vollendet, der Gastrulamund ist aber noch vollkommen offen (Fig. 12).

Die Einwucherung des Ectoderms am hinteren Rande des Gastrulamundes ist nun noch weiter gediehen. Die Zellen derselben liefern den Rückentheil der Rumpfplatte; sie müssen, wie vorausszusehen ist, dabei noch bedeutende Lageveränderungen erfahren.

Der Bauchtheil der Rumpfplatte entsteht in der Folge speciell von den seitlichen Zellen des Gastrulamundes aus, indem dieselben bei der Gastrulaschliessung sich in der Mittellinie vereinigen. Die Polzellen des Mesoderms, die jetzt noch das hintere Ende des Gastrulamundes markiren, bezeichnen später ebenso die Grenze zwischen Rückentheil und Bauchtheil der Rumpfplatte, also das hintere Ende der Bauchseite, oder den hinteren Körperpol (vergl. Fig. 25).

Die Endodermzellen sind im Verlaufe der letzten Stadien (Fig. 8 bis 12) bedeutend niedriger geworden.

Wir können hier noch einige interessante Veränderungen beobachten, welche die Embryonalhüllenbildung betreffen. Die Zellen der Serosa wachsen über die Zellen, welche die Anlage der Rumpfplatte bilden, hinaus gegen den vegetativen Pol vor; sie bleiben dabei in stetem Contact mit der Eimembran. In Fig. 12 ist die offene Stelle, wo der Eimembran keine Serosazellen anliegen und wo dieselbe demzufolge flimmerlos ist, schon viel kleiner als in Fig. 10; zudem erfolgt das Vorwachsen der Serosa von den Seiten her rascher, so dass die offene Stelle einen ovalen Umriss gewinnt (in Fig. 14 mit punctirter Linie gezeichnet).

Wir sehen ferner eine Bildung auftreten, die zu den Embryonalhüllen in inniger Beziehung steht. Man kann nämlich eine Fortsetzung der ringförmigen Furche beobachten, die sich in Form eines engen Canales längs der ganzen Rückenseite erstreckt. Dieser Canal entsteht genau so wie die Ringfurche, indem das Protoplasma an dieser Stelle von der Eimembran sich zurückzieht. Wir können diesen Canal auf einem optischen Schnitte, der senkrecht auf die Gastrulaachse geführt ist, sehr gut beobachten (Fig. 13); an der Begrenzung desselben betheiligen sich zwei eigenthümlich geformte symmetrische Zellen. Auch bei Einstellung des Tubus

auf die Oberfläche kann man diesen Rückencanal sehr gut verfolgen. In Fig. 14 ist bei Ansicht des Embryos vom animalen Pole aus der Verlauf der Ringfurche und des Canales an der Oberfläche der animalen Seite dargestellt; dann ist auch der weitere Verlauf des Canales an der vegetativen Seite, der bei tiefer Einstellung verfolgt werden kann, in diese Figur mit punctirten Linien eingetragen. Wir sehen, dass der Canal an der animalen Seite von der ringförmigen Furche seinen Ausgang nimmt und auf der vegetativen Seite in den freien Rand der Serosa — der ebenfalls mit punctirten Linien in diese Figur eingezeichnet ist — übergeht.

Es ist hier zu erwähnen, dass die Bildung dieses Canales schon früher, sogleich nach Entstehung der Ringfurche beginnt. Die Ringfurche zeigt zunächst gegen die Rückenseite zu eine zipfelförmige Ausbuchtung (siehe Fig. 9 und Fig. 8 a) die rasch als Rückencanal weiterwächst, um endlich den freien Rand der Serosa zu erreichen.

Dieser Canal gibt auch ein sicheres Merkmal für die richtige Orientirung der nachfolgenden Entwicklungsstadien ab, da durch denselben die Rückenseite auffallend gekennzeichnet ist.

In den Stadien, welche in Fig. 15 bis 24 dargestellt wurden, sind zweierlei wichtige Vorgänge besonders zu beachten: 1. die Gastrulaschliessung und Bildung der Rumpfplatte; 2. die Ausbildung der Mesodermstreifen.

Die Gastrulaschliessung schreitet ganz allmählig von hinten nach vorne zu fort. Das Vorrücken des hinteren Gastrulamundrandes ist an den optischen Medianschnitten (Fig. 15, 17, 18, 19, 22) sehr deutlich zu verfolgen. Die Polzelle des Mesoderms, welche die ursprüngliche Stelle des hinteren Gastrulamundrandes bezeichnet, dient bei der Vergleichung der Stadien zur besseren Orientirung. Man sieht schon in Fig. 15, dass die von hinten eingewucherte Ectodermsschichte über die Polzellen hinaus sich fortsetzt. Diese Fortsetzung kann nicht durch weiteres Hineinwachsen des Ectoderms von hinten her erklärt werden, da schon im früheren Stadium (Fig. 12) dort die Ectodermzellen der Rückenplatte von der Serosa sich scharf absetzten. Es ist evident, dass dieses Fortwachsen der Rumpfplatte auf die seitlichen Ectodermzellen zurückzuführen ist, die wir in den früheren Stadien kennen lernten. In Fig. 17 und 18 sehen wir die Rumpfplatte noch weiter über die Polzellen hinaus fortgesetzt. Man kann auch bei Betrachtung des Embryo vom vegetativen Pole aus den früher

offenen Gastrulamund in seiner hinteren Hälfte durch die vorgeschobene Rumpfplatte verlegt sehen. In Fig. 19 reicht die massige Rumpfplatte schon bis in die Region des Mundes. Es ist aber das Materiale der seitlichen Ectodermzellen noch nicht aufgebraucht. Dieselben wuchern nun rings um den letzten Rest des Gastrulamundes nach einwärts und bilden die Anlage des Oesophagus (Fig. 22, 23). Der letzte Rest des Gastrulamundes bildet also die innere Oeffnung der Oesophagusanlage.

Die Schliessung des Gastrulamundes führt aber nicht nur zur Bildung der Rumpfplatte durch Vereinigung der seitlichen Ectodermzellen, es wachsen auch die Randzellen des Endoderms in der Medianlinie zusammen und bilden nun die ventrale Seite des Endodermrohres; wir sehen, soweit die Rumpfplatte reicht, auch eine ventrale Endodermsschichte vorwachsen. Durch die Schliessung des Gastrulamundes gelangt allmählig der ganze anfangs freie Rand der Endodermsschichte weiter nach innen, in dasselbe Niveau, in welchem der hintere Rand des Endoderms schon vor der Schliessung (Fig. 12) lag.

Sehr wichtig für das Verständniss dieser Processe ist die Vergleichung der optischen Frontalschnitte. Schon die Vergleichung von Fig. 9 und 11 zeigte uns, wie die seitlichen Ectodermzellen von der Serosa überwachsen werden, und weiter nach innen rücken. Dabei sind sie von Endoderm deutlich abgegrenzt und histologisch gut von demselben unterscheidbar. In Fig. 20 sehen wir nun durch die Schliessung des Gastrulamundes sowohl das Endodermrohr gebildet, als auch durch Verwachsung der seitlichen Ectodermzellen die Rumpfplatte zu Stande gekommen. Sowohl das Endoderm als auch die Rumpfplatte haben hier im Querschnitt scheinbar an Masse zugenommen; das ist daraus zu erklären, dass diese Anlagen in Bezug auf die Längendimension abgenommen haben (vergl. Fig. 15—19); auch ist zu beachten, dass die Rumpfplatte hier am breitesten ist und auf einem parallelen optischen Frontalschnitt, der durch die Region der Polzellen geführt ist, viel schmaler erscheint (Fig. 21). Dieser zweite optische Frontalschnitt ist auch für unsere Vorstellung von der Form und Entstehung der Rumpfplatte überhaupt von Bedeutung. Wir sehen, wie der Rückencanal sich ganz allmählig in den Amnion-Hohlraum unter der Rumpfplatte erweitert, und wie auch der von hinten einwuchernde Theil der Rumpfplatte eine directe Fortsetzung jener zwei keilförmigen Zellreihen ist, die wir an den optischen Durchschnitten unterhalb des Rückencanals beobachteten (Fig. 13, 16).

In Fig. 20 und 21 sehen wir die Rumpfplatte noch mittelst eines amnionartigen Umschlagsrandes in die Serosa übergehen. Dieser Umschlagsrand zieht sich aber sehr bald zum grossen Theil in die Rumpfplatte zurück (Fig. 24). Der Zusammenhang der Rumpfplatte mit der Serosa wird dadurch weit nach den Seiten hinauf verschoben.

Wenden wir uns nun der Entwicklungsgeschichte der Mesodermstreifen zu. In Fig. 15 und 16 können wir eine weitere Grössenabnahme der Polzellen des Mesoderms beobachten, und wir sehen, dass dieselbe darin ihren Grund hat, dass jede Polzelle ein neues Theilstück nach vorne zu abgestossen hat, welches das schon früher abgesonderte, erste, vor sich herschiebt (Fig. 16). Es sind so zwei kurze Mesodermstreifen, die aus je drei Zellen bestehen, gebildet. Die Polzellen verkleinern sich noch durch fortgesetzte Abschnürung von Zellen, die sich dem Mesodermstreifen anschliessen, ohne dass derselbe aber dadurch bedeutend verlängert würde, denn er nimmt nur die kurze Strecke vom Hinterende des Bauchtheiles der Rumpfplatte bis zur Mundregion ein (Fig. 22). Der Mesodermstreifen, der zuerst aus einer Reihe von Zellen bestand, wird dann durch Theilung der Zellen zunächst zweireihig. Sodann schiebt sich bei weiterer Zelltheilung eine dritte Zelle (im Querschnittsbild eine Zelle, in toto selbstverständlich eine Mehrzahl von Zellen, eine Zellreihe) nach innen über die anderen Zellen, wodurch der Mesodermstreifen — zuerst an seinem vorderen Ende — zweischichtig wird. Die zwei äusseren Zellen sind die Anlage der Hautmuskulplatte, die innere Zelle liefert die Darmfaserplatte (Fig. 20, 24).

Man kann in dem vorliegenden Falle mit grosser Sicherheit nachweisen, dass die Mesodermstreifen durchaus von den Urzellen abstammen, dass nichts vom Ectoderm oder Endoderm secundär hinzugekommen ist. Denn man kann erstens mit jeder Vermehrung der Mesodermzellenmasse eine Verkleinerung der Polzellen constatiren. Zweitens kann man stets die Unabhängigkeit der Mesodermstreifen von den zwei anderen Blättern beobachten (Fig. 20). Erst später, nachdem dieselben schon weit ausgebildet und zweischichtig geworden sind, legen sie sich so enge an das Ectoderm und Endoderm an, dass sie förmlich in einen Ausschnitt jener beiden Blätter hineingepresst scheinen (Fig. 26). Drittens kommt man bei sorgfältigster Vergleichung der Massenverhältnisse zu der Ueberzeugung, dass das Volumen der zwei Mesodermstreifen mit dem Volumen der zwei Urzellen des Mesoderms übereinstimmt.

Ueber die Lagebeziehungen der Mesodermstreifen ist Folgendes zu bemerken. Die Polzellen des Mesoderms werden schon während

ihres Einwärtswanderns seitlich auseinandergedrängt (Fig. 13, 16). Von diesen Zellen aus erstrecken sich die Anlagen der Mesodermstreifen längs des Gastrulamundrandes nach vorne; wir sehen die Zellen des einreihigen Mesodermstreifens seitlich an der Grenzlinie von Ectoderm und Endoderm liegen (Fig. 11). Während nun die Ränder dieser beiden Blätter bei der Gastrulamundschliessung gegen die Medianlinie wachsen, verbleiben die Mesodermstreifen in ihrer seitlichen Lagerung (Fig. 20). Sie legen sich in der Folge dichter an die seitlichen Theile der Rumpfplatte (Fig. 24) und erstrecken sich vom Hinterende bis in die Nähe des Mundes.

Die Serosa ist im Verlaufe der zuletzt beschriebenen Stadien langsam zur vollkommenen Schliessung gekommen (Fig. 22); es bleibt nur in der Medianlinie eine ganz schmale freie Stelle, als dauernde offene Naht zurück (Fig. 20, 21); diese Naht erstreckt sich vom vegetativen Pole gegen den Rücken zu und setzt sich continuirlich in die Ränder des Rückencanales fort. Das Verhältniss des Umschlagrandes der Rumpfplatte zur Serosa und das secundäre Zurückziehen desselben wurde schon oben erörtert (vergl. Fig. 20 u. 24).

Die Höhle zwischen Rumpfplatte und Embryonalhülle kann ihrer Genese nach als Amnionhöhle bezeichnet werden, obwohl sie nach Rückbildung des Amnions nach Aussen direct von der Serosa begrenzt wird. Wir wollen diese Amnionhöhle speciell als Rumpf-Amnionhöhle bezeichnen, im Gegensatz zu dem Ringcanal, den wir als Kopf-Amnionhöhle auffassen, Kopf-Amnionhöhle und Rumpfamnionhöhle stehen mit einander durch den Rücken canal in Verbindung, der demnach dem System der Amnionhöhlen angehört; wir wollen denselben demgemäss auch Amnion canal nennen.

Am Amnioncanal hat sich, dort wo er vom Ringcanal abgeht, in den letzten Stadien eine eigenthümliche Erweiterung ausgebildet (Fig. 31).

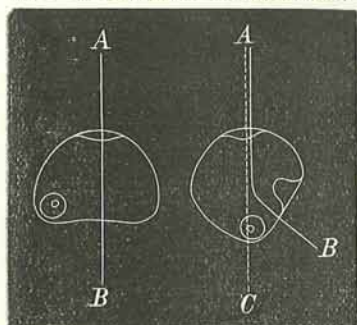
In Fig. 31 ist das gegenseitige Verhältniss der Amnionhöhlen an einem etwas älteren Stadium zur Anschauung gebracht. Es ist hier hervorzuheben, dass die Serosa im Verlaufe ihrer Schliessung bedeutend dünner geworden ist, und zwar in höherem Grade, als dies durch ihre grössere Ausbreitung bedingt wäre (Fig. 19, 22, 23). Diese Massenabnahme ist schwer zu erklären; vielleicht gibt die Serosa Stoffe ab, die zur Ernährung der Embryonaltheile dienen. Die Serosa nimmt auch in den weiteren Stadien noch fortwährend an Masse ab.

Wir wollen nun die zu Ende dieser Periode auftretende sehr wichtige Veränderung der Achsenverhältnisse betrachten.

Die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Achse, die Hauptachse des Gastrulastadiums, stimmt durchaus nicht mit der späteren Hauptachse, der von dem vorderen zum hinteren Pole gezogenen Längsachse, des Larventypus überein.

Der animale Pol des Gastrulastadiums (Fig. 6, 8) stimmt wohl mit dem vorderen Körperpol der Larve überein, denn es entsteht an dieser Stelle die Scheitelplatte, welche den vorderen Körperpol markirt.

Der andere Pol der Gastrulaachse, der vegetative Pol, wird aber bedeutend verschoben, er wird nicht zum hinteren Körperpole und liegt also nicht mehr dem früheren animalen Pole diametral gegenüber.



AB Gastrulaachse,
AC Längsachse.

Es kommt demzufolge eine andere mediane Körperstelle dem animalen, jetzt vorderen Körperpole gegenüber zu liegen, und zwar ist es der mesodermale Rand des Gastrulamundes, den wir schon früher anticipirend als hinteren Rand bezeichneten, und welcher auch nach Schliessung des Gastrulamundes durch die Polzellen

des Mesoderms gekennzeichnet bleibt, der nun dem vorderen Körperpole gegenüberliegt und demnach den hinteren Pol bildet.

Die Stelle des ursprünglichen vegetativen Poles ist nach der Bauchseite, ungefähr in die Mitte zwischen Mund und Hinterende verschoben.

Diese Veränderung der Achsenverhältnisse ist in vorstehendem Holzschnitt dargestellt.

Wir wollen nun die Prozesse, durch welche die geschilderte Umwandlung der Achsenverhältnisse erfolgt, im Einzelnen genauer in's Auge fassen.

Nachdem die Schliessung des Gastrulamundes weit vorgeschritten ist, sind hier bei *Sipunculus* die Achsenverhältnisse des Gastrulastadiums noch ziemlich erhalten (Fig. 19). Jene secundären Achsenverhältnisse, die dem Grundplan der Larve entsprechen, kommen nun durch eine Reihe rasch ablaufender Lageveränderungen der Rumpfplatte zu Stande.

Zunächst ist eine Lageveränderung zu beobachten, welche den Rückenthail der Rumpfplatte betrifft. Dieselbe ist am besten

aus der Vergleichung der Fig. 19, 22 mit der Fig. 23 ersichtlich. Der hinter den Polzellen des Mesoderms gelegene Theil der Ectodermeinwucherung hat seine Richtung um ungefähr 90° geändert. Dabei hat ein ähnliches Hinaufrücken der Stelle, wo der Zusammenhang mit der Serosa besteht, stattgefunden, wie dies gleichzeitig an den Seiten der Rumpfplatte erfolgt.

Diese Umlagerung der hinteren Ectodermeinwucherung führt schon zu den späteren Achsenverhältnissen hin. Denn erstens wird jene Stelle der Rumpfplatte, welche durch die Polzellen des Mesoderms bezeichnet ist, durch diesen Process derart verschoben, dass sie mehr dem animalen oder vorderen Pole gegenüber zu liegen kommt; zweitens nimmt die sogenannte hintere Ectodermeinwucherung eine dorsale Lagerung an, wie dies ihre Bestimmung als Rückentheil der Rumpfplatte erfordert.

In den nachfolgenden Stadien (Fig. 25, 27) rückt die dorsale Ansatzstelle der Rumpfplatte an der Serosa noch weiter hinauf, wobei die dorsale Lage des Rückentheils der Rumpfplatte noch schärfer sich ausprägt.

Viel bedeutender ist aber die Lageveränderung, die gleichzeitig der Bauchtheil der Rumpfplatte erfährt. Diese Lageveränderung beruht, sowie die des Rückentheils, darauf, dass der vordere Ansatzpunkt der Rumpfplatte an die Serosa — das ist in diesem Falle der vordere Rand des Mundes — weit nach vorne sich verschiebt. Dadurch wird der Bauchtheil der Rumpfplatte, der anfangs in der Ebene des Gastrulamundes lag (Fig. 19, 22), immer mehr in die ventrale Lage übergeführt (Fig. 23, 25, 27). Die Verschiebung des vorderen Mundrandes ist viel ausgiebiger als jene des dorsalen Randes der Rumpfplatte; sie geht so weit, dass die Kopfplatte und Rumpfplatte an diesem Punkte in Berührung kommen. Die Verschiebung des ventralen Randes der Rumpfplatte, des vorderen Mundrandes nämlich, beginnt später als die Verschiebung des dorsalen Rumpfplattenrandes; sie dauert aber viel länger an und wird daher viel später beendet.

Die Rumpfplatte bildet nun einen bandförmigen Streifen, dessen Längsdimension in die Medianlinie fällt, sie ist in jenem Theile, der die Mundöffnung trägt und sich gegen die Kopfplatte vorschiebt, zungenförmig verschmälert.

So kommt es, dass im optischen Medianschnitt die Verwachsung der Embryonalplatten schon weit vorgeschritten und der Embryo nahezu geschlossen scheint, während wir an den Querschnitten die Kopfplatte und Rumpfplatte noch weit von

einander entfernt und den Embryo an den Seiten noch weit offen sehen. Im optischen Medianschnitt erscheint die Form des Embryo ähnlich derjenigen der typischen Trochophoralarve.

Ich will auf die histologischen Veränderungen, die während dieser Entwicklungsperiode erfolgen, hier nicht näher eingehen. Ich will nur hervorheben, dass die drei Keimblätter histologisch stets von einander wohl unterscheidbar sind. Namentlich die Endodermzellen — die einige Formveränderungen durchmachen, welche am Besten aus den Abbildungen ersichtlich sind — treten immer mehr durch ihre hellere Beschaffenheit hervor. — Die Mesodermzellen sind etwas feinkörniger als die Ectodermzellen. An der Serosa, deren Zellen immer dünner werden, verschwinden die Zellgrenzen und allmählig auch die Zellkerne.

IV. Periode der Embryonalentwicklung.

Entwicklung der Larvenorgane und Verwachsung der Embryonaltheile.

Mit den Stadien, die wir zum Schlusse der vorhergehenden Entwicklungsperiode betrachteten, ist jene äussere Körperform erreicht, die der Embryo im Wesentlichen bis zum Abwerfen der Hüllen beibehält. Sie wird durch die Verwachsung der Embryonaltheile nur vervollständigt, in ihren Grundzügen aber nicht verändert. Erst beim Ausschlüpfen nimmt der Embryo die verlängerte Körperform der Larve an.

Bei der Verwachsung der Embryonaltheile kann man zweierlei Processe unterscheiden. Zuerst findet die Verwachsung des Bauch- und Rückentheils der Rumpfplatte in den Seitenlinien statt; Bauch- und Rückentheil der Rumpfplatte hängen nämlich am Hinterende wohl mit einander zusammen, wie der optische Medianschnitt lehrt, sind aber in den Seitenlinien anfangs durch einen breiten Spalt getrennt, wovon man sich an den optischen Querschnitten (Fig. 35, 36, 38) überzeugen kann. In zweiter Linie erfolgt dann die Verwachsung der Kopfplatte mit der Rumpfplatte.

Während die äussere Körperform keine typische Veränderung erfährt, ist die Ausbildung der inneren Organe in dieser Entwicklungsperiode von grösster Bedeutung.

Wir sahen in den vorhergehenden Stadien ausser den Keimblättern nur noch den Oesophagus angelegt. Von dieser niedrigen Stufe ihren Ausgangspunkt nehmend, erfährt die innere Organisation während dieser Entwicklungsperiode jene Ausbildung, welche wir an der ausschlüpfenden Larve beobachten. Und die aus-

schlüpfende Larve besitzt schon die meisten Organe des *Sipunculus typus* bis auf den Bauchstrang und die Blutgefäße. In der vorliegenden Entwicklungsperiode bilden sich demnach die Scheitelplatte mit Augenflecken, der Hinterdarm, die Gliederung des Darmes, die Rumpfniere, die Retractoren, ausserdem als Larvenorgane die Oesophagusdrüse, der Schlundkopf und der postorale Wimperkranz aus.

Wir können diese Entwicklungsperiode wieder in zwei Abschnitte theilen; in dem ersten Abschnitt findet die Bildung der Organe statt (Fig. 25—38), in dem zweiten Abschnitt erfolgt die Schliessung des Embryo (Fig. 38—44).

Wir wollen nun diese Entwicklungsprocesse durch specielle Betrachtung der aufeinanderfolgenden Stadien genauer kennen lernen.

Die nächsten wesentlichen Veränderungen betreffen die Mesodermstreifen. Nachdem dieselben zweischichtig geworden sind, nehmen die Zellen derselben einen epithelartigen Charakter an (Fig. 26); man sieht sie auf dem Querschnitt in regelmässiger Weise um die gerade scharfe Contour angeordnet, welche die beiden Schichten des Mesoderms von einander trennt. An der medianen und lateralen Seite gehen die beiden Schichten mittelst keilförmiger Zellen ineinander über.

Als bald beginnen die Mesodermstreifen sich sowohl in medianer, als auch in lateraler Richtung auszubreiten, wobei die Zellen derselben etwas niedriger werden (Fig. 28). Zugleich heben sich die beiden Schichten von einander ab, so dass ein spaltförmiger Hohlraum zwischen denselben entsteht. Da der rechte und linke Mesodermstreifen weit von einander entfernt liegen, so sind auch die beiden Hohlräume derselben von einander räumlich vollkommen getrennt.

Betrachten wir ein etwas älteres Stadium, das in Fig. 29 und 30 dargestellt ist. Auf dem optischen Längsschnitt (Fig. 29) sehen wir, dass sich das Vorderende der Rumpfplatte schon an die Kopfplatte angelegt hat; dies kommt dadurch zu Stande, dass der vordere ventrale Theil der Rumpfplatte sich in die Länge streckt, wobei er sich immer mehr zungenförmig verschmälert. Man vergleiche Fig. 28 und 30, wo die Ausdehnung der Rumpfplatte an der Oberfläche mit punctirten Linien eingetragen ist. Der Oesophagus ist etwas länger geworden. An der Rückenseite, unweit vom hinteren Körperpole, also dicht hinter den Polzellen des Mesoderms, hat sich eine seichte Einbuchtung des Ectoderms

gebildet; dies ist die erste Andeutung des Hinterdarmes. An der Kopfplatte sind zwei seitliche, braune Pigmentflecke aufgetreten; dieselben sind anfangs noch ziemlich blass. — Das Endoderm beginnt sich in zwei Abschnitte zu sondern, einen grösseren vorderen Theil, den Magenabschnitt, und einen hinteren kleineren Fortsatz, den Darmabschnitt.

Die Mesodermstreifen haben sich nur wenig nach vorne ausgedehnt, sie reichen noch nicht einmal bis zur Mundgegend. Am Hinterende derselben finden sich noch ziemlich grosse Polzellen. Aber unter den Mesodermzellen zeichnet sich jederseits eine durch besondere Eigenthümlichkeiten aus, und wir sehen später, dass diese Zellen sich als sehr wichtig erweisen. Wir finden nämlich ungefähr in der Mitte der Länge eines jeden Mesodermstreifens eine Zelle, die sich durch ihre, anfangs schwache, später immer deutlicher hervortretende, schwefelgelbe Färbung und durch ihre rundliche Form auszeichnet. Die Färbung ist durch gelbe Körnchen des Protoplasma bedingt und diese Körnchen sind deutlich in radiären Linien, die vom hellen Zellkern ausstrahlen, angeordnet. Auf dem optischen Querschnitt (Fig. 30) können wir uns genauer über die Lage dieser Zellen unterrichten; sie liegen nahe am lateralen Rande der Mesodermstreifen und gehören der einschichtigen Hautmuskelpalte an. Diese Zellen sind so auffallend, dass man sie schon am rotirenden Embryo als zwei pigmentirte Flecke bemerkt und zur raschen Orientirung desselben benützen kann, da die beiden Zellen bei der Seitenansicht sich optisch decken, bei der Frontalansicht weit auseinander liegen. Durch diese überaus günstigen Umstände unterstützt, können wir diese Zellen leicht in den weiteren Stadien verfolgen und ihre Bestimmung erforschen. Wir finden, dass dieselben zum Aufbau der Rumpfnieren verwendet werden. Die Abstammung der Rumpfnieren vom Mesoderm kann hier mit grosser Sicherheit verfolgt werden.

Wir müssen hier noch einiger Veränderungen an der Embryonalhülle, der Serosa, Erwähnung thun. Die Serosa wird, wie schon früher bemerkt wurde, immer dünner, auch verschwinden am lebenden Objecte alsbald die Zellgrenzen und Zellkerne; man kann zunächst noch an den Anschwellungen der einzelnen Zellen ihre Ausdehnung erkennen, später bei zunehmender Verdünnung verschwindet auch dieses Merkmal (Fig. 37 bis 44) und die Serosa hat dann das Aussehen einer dünnen Protoplasmaschichte. Bei der Verdünnung der Serosa erleidet auch der Amnioncanal eine Veränderung. Die zwei keilförmigen Zellen, die den Boden des Amnioncanales bildeten

(vergl. Fig. 16), sind nämlich in den vorliegenden Stadien nicht mehr an dieser Stelle zu finden (Fig. 34); vielleicht sind dieselben seitwärts gerückt und auf ähnliche Weise verdünnt, wie die übrigen Serosazellen. Der Amnioncanal hat also seinen Boden verloren und damit den Charakter eines Canals eingebüsst; er ist nun nichts Anderes als ein Spalt der Serosa, genau von derselben Beschaffenheit, wie der Spalt in der Nahtlinie der Serosa (Fig. 35, 36). Dieser Rest des Amnioncanales ist jetzt nichts Anderes als eine directe Fortsetzung der Nahtlinie längs des ganzen Rückens bis zum Ringcanal (Kopfamnionhöhle) Fig. 31.

In den nächsten Stadien betreffen die weitaus bedeutendsten Veränderungen das Mesoderm. So sind in dem in Fig. 32 bis 36 dargestellten Stadium alle Ectoderm- und Endodermgebilde nur wenig weiter entwickelt, als in dem Stadium der Fig. 29, 30; die Mesodermgebilde zeigen aber wesentliche Fortschritte.

Die Mesodermstreifen haben sich sehr ausgedehnt, so dass man sie nun nicht mehr als Streifen bezeichnen kann, und zwar sowohl in die Breite, das ist in lateraler und medianer Richtung, als auch in die Länge, nach vorne gegen die Kopfplatte zu.

Durch das Wachstum in medianer Richtung sind die beiden Mesodermstreifen längs der ventralen Medianlinie zur Vereinigung gekommen. Die beiderseitigen Leibeshöhlen sind noch nicht mit einander vereinigt, sie sind noch durch eine mediane Zellmasse, ein ventrales Mesenterium, geschieden (Fig. 34 bis 36), welches durch die Verwachsung der medianen Ränder der beiden Mesodermstreifen entstanden ist. Dicht hinter dem Munde beginnt aber dieses Mesenterium, welches nur sehr kurze Zeit bestehen bleibt, schon jetzt zu schwinden (Fig. 35). In lateraler Richtung wachsen die beiden Schichten des Mesoderms so rasch, dass sie bald den seitlichen Rand der Rumpfplatte weit überragen. Das Darmfaserblatt wächst dabei immer längs des Endoderms fort, indem es sich überall an dasselbe anlegt. Die Hautmuskelpatte aber bildet dort eine selbstständige, über den Ectodermrand hinausragende Schichte (Fig. 33, 34, 35). Am freien Rande geht das Darmfaserblatt noch immer in die Hautmuskelpatte über.

Nach vorne sind die Mesodermstreifen so weit vorgewachsen, dass wir sie auf dem Querschnitt schon zu beiden Seiten des Oesophagus finden (Fig. 34).

Die Mesodermzellen sind bei der weiteren Ausbreitung der Schichten kleiner und niedriger geworden; besonders die Zellen des Darmfasernblattes sind stark abgeplattet. Die Polzellen sind wohl

schon bedeutend kleiner geworden, aber noch immer von den übrigen Mesodermzellen wohl unterscheidbar (Fig. 32).

Den obigen Auseinandersetzungen gemäss sehen wir das Mesoderm auf dem Medianschnitt bis an den Mund heranreichen (Fig. 32). Auch der Frontalschnitt (Fig. 33) zeigt uns, dass das Mesoderm schon weit nach vorne sich ausgebreitet hat. Sehr wichtig für das Verständniss der Mesoderm Ausbreitung sind auch die Querschnitte. An einem optischen Querschnitt durch die Mundregion, sehen wir, dass die zweischichtigen Mesodermstreifen und auch die Höhlen derselben sich bis zu den Seiten des Oesophagus erstrecken (Fig. 34); sie ragen hier aber seitwärts weit über die schmale Ectodermplatte hinaus. Auf dem Querschnitt, der durch die Region hinter dem Munde geführt ist (Fig. 35), sehen wir die Mesodermstreifen in der Medianlinie vereinigt; seitwärts ragen die Mesodermschichten auch hier weit über die schmale ventrale Ectodermplatte, sie reichen bis an den Rand des Rückentheils der Rumpfplatte heran. Auf einem Querschnitt, der noch weiter hinten durch die Region der zwei gelben Nierenzellen geführt ist (Fig. 36), überbrückt das Mesoderm den seitlichen Spalt und rückt am Rückenthail der Rumpfplatte schon weit gegen die dorsale Mittellinie vor.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Mesoderms zum Oesophagus. Dort, wo das Mesoderm an den Oesophagus stösst, krümmen sich beide Mesodermsschichten nach innen. Dies ist sowohl am hinteren Mundrande der Fall (Fig. 32), als auch an den Seitenrändern (Fig. 34). Die nach innen wachsende Fortsetzung der Hautmuskelpalte ist es nun, die den mesodermalen Ueberzug des Oesophagus liefert, während die dieselbe begleitende Darmfaserschichte die angrenzenden Theile des Magens überzieht. Zum Verständniss dieses Verhältnisses wird auch die Betrachtung des Frontalschnittes wesentlich beitragen (Fig. 33). Der Oesophagus erhält also zunächst an seiner ventralen (der jetzigen Lage nach hinteren) Wandung und an den Seiten einen mesodermalen Ueberzug (Fig. 33). Diese Zellen breiten sich später selbstständig, ohne begleitende Darmfaserplatte, bis auf die Rückenseite (vordere Seite) des Oesophagus aus.

Wir wollen auch unsere besondere Aufmerksamkeit den gelben Nierenzellen zuwenden. Dieselben haben trotz der Ausbreitung des Mesoderms ihr Lageverhältniss zu den Embryonaltheilen unverändert beibehalten (vergl. Fig. 29 und 32 und Fig. 30 und 33). In Fig. 30 sahen wir die Nierenzellen nahe dem lateralen

Rande der Mesodermstreifen liegen. In Fig. 33 sehen wir, dass die Nierenzellen an derselben Stelle der Rumpfplatte anliegen, wie vorher, dass aber der laterale Rand der Mesodermsschichten weit über die Nierenzellen hinausgewachsen ist.

Die Nierenzellen nehmen jetzt nicht mehr direct an der Begrenzung der Leibeshöhle Theil; sie sind von einer Zellschichte, einem Peritonealüberzug, überwachsen. Sie bilden mit demselben einen ansehnlichen, in die Leibeshöhle vorspringenden Höcker.

Bei genauer Vergleichung der Fig. 30 und 33 sehen wir, dass in letzterer die gelben Zellen etwas kleiner sind. Dies mag daher rühren, dass die ursprünglichen Nierenzellen sich je in eine gelbe und eine farblose Zelle getheilt haben; und wahrscheinlich wiederholt sich dieser Vorgang nochmals. Die Nierenanlage besteht dann aus einer gelben und einer kleinen Zahl farbloser Zellen (Fig. 37).

Wir wollen die Veränderungen, die der Embryo in den nächsten Stadien erfährt, an der Fig. 37 und 38 erläutern.

Die Kopfplatte ist inniger mit dem vorderen Mundrande verwachsen. Der dorsale Rand der Rumpfplatte ist etwas weiter gegen die Kopfplatte vorgewachsen.

Eine auffallende Vervollkommnung in seinem äusseren Aussehen erfährt der Embryo durch das Auftreten des postoralen Wimperkranzes. Dieser Wimperkranz liegt beim ausgebildeten Embryo (Fig. 41) in der äquatorialen Zone, dicht hinter der Mundregion. Seine Wimpern ragen in die Amnionhöhle hinein. In dem vorliegenden Stadium sehen wir nun die Wimpern in dieser äquatorialen Zone auftreten, und zwar sowohl ventral dicht hinter der Mundöffnung, als auch dorsal dicht hinter dem Rumpfplattenrande. Der Wimperkranz möchte auf den ersten Blick vollkommen ausgebildet scheinen. Doch lehrt der optische Querschnitt (Fig. 38), dass der Bauch- und Rückentheil des Embryo an den Seiten noch immer nicht mit einander verwachsen sind; es ist also, da der Embryo an den Seiten noch offen ist, auch der Wimperkranz an dieser Stelle unterbrochen.

In der hinteren Hälfte des Embryo tritt eine Anzahl stark lichtbrechender, blau gefärbter Körper von unregelmässiger Form auf, welche in der Ectodermsschichte liegen. Sie nehmen im Verlauf der Entwicklung an Intensität der Färbung und an Grösse zu. Sie sind von unregelmässiger, aber doch charakteristischer Form; die Oberfläche ist mit kleinen Höckern besetzt, ähnlich wie bei

den Kalkkörpern mancher Holothurien. Die Zahl und Lage dieser Körper ist meist eine constante, mit der Einschränkung, dass dieselben manchmal reducirt sein können, manchmal auch ganz fehlen.

Am Oesophagus der Larve finden wir zweierlei Anhangsorgane: erstens am hinteren Mundrand eine Drüse mit wimperndem Ausführungsgang und paarigen rundlichen Drüsenmassen, zweitens einen Schlundkopf. Die Drüse beginnt im vorliegenden Stadium sich zu entwickeln. Wir finden ihre Anlage als eine tiefe enge Einsenkung, an deren blindem Ende die Zellen gegen die Leibeshöhle vorwuchern und zur Drüsenmasse sich gestalten.

Die ectodermale Hinterdarmeinstülpung hat sich zu einem kurzen Rohre ausgebildet, das bereits mit dem endodermalen Darmtheil in Communication getreten ist. Der Durchbruch des Darmes erfolgt hier früher als am innern Oesophagusende.

Bei der weiteren Ausbreitung des Mesoderms haben die beiden Schichten nicht mehr ganz gleichen Schritt gehalten; die Darmfaserplatte hat schon das ganze Endoderm umwachsen. Das Hautmuskelblatt ist nur in der hinteren Region bis auf den Rücken vorgewachsen; es bildet dort auch den Ueberzug des Hinterdarmes. Ein grosser Theil des Rückens und die Kopfplatte sind vom Hautmuskelblatt noch nicht erreicht.

Die Anlage der Rumpfniere ist jetzt ein rundlicher, wohl-abgegrenzter Körper. Derselbe ist aus einer gelben und drei hellen Zellen zusammengesetzt und ausserdem mit einem Ueberzug von Peritonealzellen versehen. Die gelbe Zelle ist es, welche an das Ectoderm grenzt, während die anderen Zellen nach innen zu an dieselbe sich anschliessen. Wenn wir diese Nierenanlage mit der ursprünglichen, schon frühe auftretenden gelben Zelle vergleichen, so werden wir wohl bemerken, dass die Nierenanlage jetzt etwas grösser erscheint; doch ist der Unterschied ein unbedeutender und ich halte es für wahrscheinlich, dass die ganze vorliegende Nierenanlage von jener primären gelben Nierenzelle abstammt. Ganz zweifellos ist die gelbe Endzelle, die an das Ectoderm grenzt, von jener primären Nierenzelle abzuleiten; sollten die weiter nach innen liegenden hellen Zellen einen anderen Ursprung haben, so können sie doch nur vom Mesoderm abstammen, da sie vom Ectoderm durch die gelbe Zelle getrennt sind.

Ich will an dieser Stelle sogleich die weitere Entwicklung der Niere während der Embryonalperiode besprechen. Die hellen Zellen der Nierenanlage sind von keilförmiger Gestalt; sie schliessen

sich nicht in einer geraden Reihe an die gelbe Zelle, sondern sind derart angeordnet, dass eine Linie, die wir von der gelben Zelle ausgehend durch die Achse der anschliessenden hellen Zellen ziehen, U-förmig gekrümmt verläuft. — Dem Verlaufe dieser Linie entsprechend, entsteht ein die Zellen durchsetzendes Canälchen, nachdem die hellen Zellen sich noch durch Theilung vermehrt haben (Fig. 39, 41) und das Organ auch ein wenig gewachsen ist, ohne dass dabei die Anordnung der Zellen sich geändert hätte. Die Niere ist dadurch zu einem U-förmigen oder schleifenförmigen Rohre geworden, das mit der gelben Zelle an der Haut seinen Anfang nimmt. Das andere Ende des Canälchens öffnet sich in die Leibeshöhle und die Zellen der Peritonealhülle, welche diese Oeffnung umgeben, bilden einen ringförmigen Wall um dieselbe; dieser letztere ist die Anlage des Flimmertrichters. Die Flimmerung tritt in der Niere schon am Embryo auf.

In dem nächsten Stadium (Fig. 39) geht die Larvenorganisation ihrer Vollendung entgegen. Dicht hinter der Drüsenanlage entsteht am Oesophagus eine zweite Ectodermeinstülpung, welche die Bildung eines Schlundkopfes einleitet. Der ziemlich complicirte Bau des Schlundkopfes ist erst dann der Erforschung zugänglicher, wenn die Larve einige Zeit nach dem Ausschlüpfen bedeutend an Durchsichtigkeit zugenommen hat. Der Durchbruch des Oesophagus in den Magen beginnt sich zu vollziehen. Der Darmtheil des Mitteldarmes beginnt sich zu verlängern und rückt in Folge dessen an die linke Seite des Magens vor, von wo aus er schlingenförmig gegen den Hinterdarm verläuft. Auch die Mesodermausbreitung ist beinahe vollendet. Die Hautmuskelplatte ist schon bis an die Kopfplatte vorgewachsen. An einem Sagittalschnitt, der seitlich vom Oesophagus geführt ist, sieht man, dass die Kopfhöhle eine directe Fortsetzung der Rumpfleibeshöhle ist (Fig. 40). Es ist hier noch eine Mesodermbildung zu erwähnen, die zu Ende der Embryonalentwicklung auftritt, nämlich zwei Paar Längsmuskeln, die innerhalb der Leibeshöhle verlaufen, vor der Region des Wimperkranzes beginnend und ungefähr bis in die Höhe des Afters reichend. Diese vier Muskeln sind die Anlagen der vier Retractoren des entwickelten Thieres. Dieselben sind wahrscheinlich schon im Stadium der Fig. 39 vorhanden, doch sind dieselben da nicht sicher nachzuweisen und treten erst dann deutlicher hervor, wenn sie Contractionen auszuführen beginnen. Unter diesen Umständen ist der Vorgang, durch welchen sie sich vom Hautmuskelblatt abheben, nicht genauer zu verfolgen, und

auch der Bau dieser Muskeln kann erst an der durchsichtigeren Larve beobachtet werden; wir wollen auf denselben an jener Stelle zurückkommen. Wir werden dort auch andere Muskeln kennen lernen, die wahrscheinlich jetzt schon vorhanden sind, sich aber noch der Beobachtung entziehen.

Zur Zeit, wenn sämtliche Larvenorgane ihrer Vollendung entgegengehen, erfolgt endlich die Verwachsung der Ectodermtheile, der Verschluss der bisher noch offenen Stellen an den Seiten und am Rücken des Embryo. Zuerst erfolgt die seitliche Verwachsung des Bauch und Rückentheiles der Rumpfplatte bis zu der Region des Wimperkranzes. Dieser Process ist schon im Stadium der Fig. 39 beendet. In diesem Stadium ist aber in der Region vor dem Wimperkranze der Rücken zwischen Kopfplatte und Wimperkranz noch offen. Dieser Theil wird erst am Ende dieser Embryonalperiode durch eine sehr dünne Ectodermsschichte, die von der Bauchseite gegen die Rückenseite vorwächst, geschlossen.

Der Bauchtheil der Rumpfplatte war in den früheren Stadien nur von einem schmalen Ectodermstreif gebildet, während der Rückentheil eine viel bedeutendere Breite zeigte. Bei der Verwachsung dehnt sich der Rückentheil noch mehr aus und wird in Folge dessen viel dünner als der Bauchtheil. Die Verwachsungslinien sind weit ventralwärts gelegen. An optischen Querschnitten ist die Verdickung des Bauchtheiles sehr auffallend; sie ist zu beiden Seiten der Mittellinie am stärksten. Da in diesen Stadien am lebenden Objecte die Zellgrenzen nicht sichtbar sind, so möchte man diese Bildung wohl für die Anlage des Bauchstranges halten. Wir werden aber sehen, dass das Ectoderm hier noch lange Zeit einschichtig bleibt und dass erst viel später an dieser Stelle die Ectodermwucherung, welche zur Bildung des Bauchstranges führt, auftritt.

Auch die Körperform des Embryos erfährt zum Schlusse einen Fortschritt. Hinter dem ringförmigen Wulste, der den postoralen Wimperkranz trägt, bildet sich eine tiefe Einschnürung, die den Körper in einen vorderen Abschnitt, den Kopf, und einen hinteren Abschnitt, den Rumpf, theilt.

Der Embryo bleibt auch nach seiner Schliessung noch an mehreren Stellen mit der Serosa im Zusammenhang, dieser Zusammenhang bestand früher längs des ganzen freien Randes der Rumpfplatte sowohl, als auch der Kopfplatte; und in der Grenzlinie von Kopf- und Rumpfplatte bleibt er auch nach der Schliessung noch bestehen. Diese Linie verläuft am vorderen Rande des Wimper-

kranzes von der Rückenseite bis weit auf die Bauchseite, nämlich bis zu jenem Punkte, wo Bauch- und Rückentheil der Rumpfplatte zur Verwachsung gekommen sind. Von diesem Punkte biegt die Linie nach vorne, um längs des vorderen Mundrandes zu verlaufen. Der Embryo hängt ferner längs des äusseren Randes des Ringcanales mit der Serosa zusammen. Der innerhalb des Ringcanales gelegene Theil ist nicht mit der Serosa, sondern direct mit der Eihaut in Verbindung.

Wir müssen hier noch gewisser histologischer Veränderungen Erwähnung thun, die sich besonders in den letzten Stadien der Embryonalentwicklung bemerkbar machen. An der ganzen Oberfläche der hinter dem Wimperkranz gelegenen Körperregion wird eine deutliche Cuticula differenzirt, die sich auch in den ectodermalen Hinterdarm fortsetzt (Fig. 41). Im Oesophagus erscheint die Bewimperung schon kurz bevor der Durchbruch der inneren Oeffnung erfolgt, etwas später auch im Hinterdarm.

Am vollkommen ausgebildeten Embryo sind Zellgrenzen und Zellkerne im lebenden Zustande grösstentheils nicht mehr zu erkennen. An den paarigen Drüsenkolben der Oesophagusdrüse kann man die einzelnen Zellen noch beobachten. Am Magenabschnitt, an welchem man früher die hohen, hellen Zellen sah, ist nur eine senkrecht auf die Fläche gerichtete Streifung des Protoplasma zu bemerken. Am Darmabschnitt kann man noch immer die hellen Zellen unterscheiden.

V. Periode der Embryonalentwicklung.

Abwerfen der Eimembran und Embryonalhülle.

Das Abwerfen der Eihaut und der an derselben haftenden Serosa ist ein Process, der nicht so rasch von Statten geht, als dies meist bei anderen Thieren der Fall ist, sondern derselbe nimmt einen Zeitraum von mehreren Stunden in Anspruch. Das Ausschlüpfen der Embryonen begann in den von mir beobachteten Fällen am Vormittag des dritten Tages, und in den Abendstunden hatten viele Larven sich noch nicht vollständig von der Eihülle befreit. Während dieses langwierigen Abwerfens der Eihülle finden nicht unbeträchtliche Veränderungen der äusseren Körperform statt, die allerdings nur auf einer Ausdehnung der früher enge zusammengedrängten Körpertheile beruhen, durch welche aber doch ein sehr verändertes Aussehen der Larve im Vergleich zum reifen Embryo herbeigeführt wird. Das Körpervolumen nimmt zugleich durch Ausdehnung der inneren Hohlräume bedeutend zu;

dabei wird sowohl die Wandung des Körpers dünner, als auch die des Darmcanals, dessen Lumen sich ebenfalls bedeutend erweitert (Fig. 49). Wir können mit Rücksicht auf diese Veränderungen die Periode des Ausschlüpfens als eine besondere Entwicklungsperiode, die den Uebergang von dem reifen Embryo zur Larve vermittelt, betrachten.

Der reife Embryo ist, wie wir schon früher erörtert haben, noch an verschiedenen Stellen an die Serosa und die Eihaut angeheftet, und zwar ist es der Kopftheil, der durch diese Verwachsungen fixirt ist. An dem freien Rumpfabschnitt beginnen Bewegungen und Contractionen aufzutreten. Dieselben sind gewiss eine der Hauptursachen, dass die Eihaut endlich an einer ganz bestimmten Stelle zur Zerreissung kommt. Diese Stelle ist genau dem vorderen, durch den Wimperschopf gekennzeichneten Körperpol gegenüberliegend. Es entsteht dort eine anfangs kleine Oeffnung, durch welche sich das Hinterende des Rumpfes nach aussen vordrängt. Unter stetem Andrängen des fortwährend sich contrahirenden Rumpfes wird diese Oeffnung erweitert. Das fortgesetzte Einreissen der Eihaut scheint mir zunächst längs der Mittellinie, also längs der Nahtlinie der Serosa, zu erfolgen. Durch diese erweiterte Oeffnung tritt allmähig der ganze Rumpfabschnitt hinaus.

Gleichzeitig mit dem Austreten des Rumpfes finden bemerkenswerthe Vorgänge am Kopftheile statt. Das Scheitelfeld hebt sich, dem Zuge des Rumpfes folgend, von der Eimembran ab, und zwar erfolgt dies zunächst am centralen Theil desselben, da in der ringsherum verlaufenden Verwachsungslinie der Zusammenhang mit der Eihaut noch lange unverändert bestehen bleibt. Zuerst tritt eine bedeutende Vergrösserung jenes Ringcanales, den wir als Kopfamnionhöhle bezeichneten, ein; dabei wird der mittlere Zapfen, der den Wimperschopf trägt, durch mechanischen Zug in die Länge gedehnt. Auch der den Ringcanal nach aussen begrenzende Wall, durch welchen die Kopfplatte mit der Serosa in Zusammenhang steht, und den wir daher als rudimentäres Kopfamnion bezeichnen können, erleidet eine Ausziehung und zerfällt dabei in eine Anzahl getrennter Stränge. Nach aussen von diesem Walle gegen den Rand des Scheitelfeldes treten neue Hohlräume auf, welche zwischen der Kopfplatte und der der Eihaut anhaftenden Serosa sich erstrecken (Fig. 47).

Bei der sehr rasch fortschreitenden Abhebung der Kopfplatte wird der centrale Zapfen immer mehr ausgezogen. Plötzlich

sieht man aber denselben sich von der Eihaut lösen und sich rasch verkürzen und allmähig ganz in die Ebene der Kopfplatte zurücktreten. Der Wimperschopf geht dabei nicht etwa verloren, sondern er wird, dem Zuge der Kopfplatte folgend, durch die Poren der Eihaut hindurch unversehrt nach Innen gezogen. Ich habe diesen interessanten Vorgang häufig direkt beobachten können (Fig. 48).

Jene Stränge, welche die Reste der äusseren Wand des Ringcanales sind, werden zu langen, dünnen Fäden ausgezogen. Man kann an denselben jetzt zarte Flimmerhaare beobachten. Auch weiter gegen den Rand der Kopfplatte hin sind einige dünnere Verbindungsstränge vorhanden. Die bestimmte Zahl und Anordnung dieser Stränge will ich nicht näher beschreiben und verweise nur auf die Darstellung in Fig. 49 und 50. Zuletzt wird auch die Verwachsung am äusseren Rande der Kopfplatte nur noch durch vereinzelte Stränge gebildet.

Längs des Einrisses schlägt sich die Eihaut ein wenig nach innen um; auch wird dieselbe mit der Verlängerung der Verbindungsstränge immer mehr gegen den Kopftheil hinaufgeschoben, so dass sie nur mehr diesen bedeckt und der ganze übrige Körper, von der Mundregion an, frei ist. Die Eihaut, an deren innerer Fläche die sehr verdünnte Serosa haften bleibt, sitzt nun dem Scheitelfelde wie ein Helm auf. So wird sie noch lange vom ausschlüpfenden Embryo herumgetragen. Ein solches Stadium hat schon Krohn abgebildet und auch das Abwerfen der Eihaut zutreffend geschildert.

Nachdem die Larve die helmartig aufsitzende Eihaut noch mehrere Stunden herumgetragen hat, wirft sie dieselbe endlich ab. An der inneren Fläche der abgeworfenen Eimembranen kann man die dünne Serosa beobachten; an der äusseren Fläche finden sich noch die Flimmerhaare, die auch noch eine Zeit lang Bewegung zeigen.

Wir wollen nun das Stadium, welches wir als Abschluss der Embryonalentwicklung betrachten können (Fig. 49), genauer beschreiben.

Während des Ausschlüpfens hat sich der Embryo, wie schon erwähnt, durch Vergrösserung seiner inneren Höhlen bedeutend ausgedehnt. Am auffallendsten ist dabei die Verlängerung, welche seine Körperform erfahren hat. Die Einschnürung, welche hinter der Wimperkranzregion den Kopf vom Rumpf scheidet, hat sich viel deutlicher ausgeprägt, obwohl sie bei der bedeutenden Contractilität des Körpers sich zeitweilig auch ganz ausgleichen kann.

Die innere Organisation hat sich während des Ausschlüpfens kaum verändert, doch sind jetzt bei der grösseren Durchsichtigkeit und bei Entfaltung der früher enge zusammengepressten Organe, die einzelnen Theile noch deutlicher zu unterscheiden, und es kann manches nachgewiesen werden, was sich früher der Beobachtung entzog. Die Organisation der ausschlüpfenden Larve wurde auch von Krohn schon sehr gut dargestellt, und in ihren Beziehungen zum entwickelten Thiere richtig gedeutet. Von den Larvenorganen hat Krohn nur den Schlundkopf übersehen.

Die Leibeswand besteht aus einer äusseren ectodermalen und einer inneren mesodermalen Schichte. Die ectodermale Schichte besteht überall, mit Ausnahme der Scheitelplatte, aus einer einfachen Schichte von Zellen, sie zeigt aber dennoch mannigfache Differenzirungen.

Die wichtigste von diesen Differenzirungen ist die ausgedehnte Ectodermverdickung am vorderen Körperpole, die in der Mitte des Scheitelfeldes gelegene Scheitelplatte. Im Bereiche dieser Verdickung sind die Zellen schon jetzt mehrschichtig angeordnet. Die tieferen Zellenlagen haben die Bestimmung, das obere Schlundganglion zu liefern. Der Scheitelplatte gehören auch die zwei immer dunkler sich färbenden Pigmentflecke an, die als Augen betrachtet werden.

In einiger Entfernung hinter der Mundregion findet sich ein ectodermaler Ringwulst, der von einer Reihe höherer Ectodermzellen gebildet wird und der den einreihigen postoralen Flimmerkranz trägt.

Hinter dem Flimmerkranze bis zur Rumpfregeion ist das Ectoderm besonders dünn. An der Rumpfregeion wird das Ectoderm plötzlich dicker. An der ventralen Seite des Rumpfes ist dasselbe wieder beträchtlich dicker als an der dorsalen Seite; es ist aber auch in der ventralen Mittellinie, wo später der Bauchstrang vom Ectoderm aus entsteht, nur von einer einfachen Zellschichte gebildet.

Die Cuticula ist in der Rumpfregeion dicker als an der übrigen Oberfläche. Der blau pigmentirten Körper des Ectoderms haben wir schon Erwähnung gethan.

Die innere mesodermale Schichte der Leibeswand wollen wir weiterhin bei Erörterung der anderen Mesodermgebilde beschreiben und uns hier gleich der Betrachtung des Darmcanales zuwenden.

Der Darmcanal kann genetisch in drei Theile eingetheilt werden: 1. den ectodermalen Oesophagus mit seinen Anhangs-

organen, 2. den endodermalen Mitteldarm, der wieder in zwei anatomisch und histologisch unterscheidbare Abtheilungen, den Magen und den Darmtheil (s. str.), zerfällt, und 3. den ectodermalen Hinterdarm.

Der Darmcanal beginnt mit der weiten, ventral dicht hinter dem schmalen Scheitelfeld gelegenen Mundöffnung. Der Oesophagus, der in den embryonalen Stadien direct gegen die Rückenseite gerichtet war, ist bei den jüngsten Larven in seinem Endtheile nach hinten umgebogen, wo er mit bedeutender Verengung sich gegen den auch histologisch scharf unterscheidbaren Magen absetzt. Der Oesophagus besteht aus einer sehr dicken Ectodermsschicht und einem dünnen äusseren Mesodermüberzuge. Die Ectodermsschichte ist von einem einschichtigen cubischen Flimmerepithel gebildet. In der Mesodermsschichte sind schon Ringmuskeln zur Ausbildung gekommen.

Wir finden zweierlei Anhangsorgane des Oesophagus, eine eigenthümliche Drüse und einen als Schlundkopf zu bezeichnenden Apparat. Die Anhangsdrüse des Oesophagus liegt dicht an dem hinteren Rande der Mundöffnung. Dieses Organ setzt sich aus zweierlei Theilen zusammen: Erstens einem weiten Ausführungsgange, der aus cubischen Flimmerzellen besteht; die nach aussen gerichtete Flimmerbewegung im Lumen dieses Canales ist continuirlich und sehr lebhaft. Zweitens aus einem paarigen Anhang von drüsiger Beschaffenheit; dieser besteht aus zwei rundlichen Massen, die am blinden Ende des Canales sitzen; sie sind aus sehr hohen prismatischen Zellen zusammengesetzt, die mit ihrem schmalen Ende bis an das Lumen des Canales reichen; es sind dies eben die hintersten Zellen der Einstülpung, die bei ihrer drüsigen Differenzirung sich bedeutend vergrößert haben und über die Zellen des Ausführungsganges hinausgewachsen sind. Die einzelnen Drüsenzellen, die auch am lebenden Objecte gut zu unterscheiden sind, zeigen eine auffallende, auf Körnchenreihen zurückführbare Streifung des Protoplasmas in der Längsrichtung der Zellen. Das ganze Organ besitzt einen Ueberzug von Mesodermzellen. Die Anhangsdrüse wurde schon von den früheren Beobachtern (Müller, Krohn, Ehlers und Keferstein) beobachtet und als hodenförmiges Organ bezeichnet. — Unmittelbar hinter dem beschriebenen Organe liegt der zweite Anhang, den wir als Schlundkopf bezeichnen wollen. Dieses Gebilde ist auf eine Faltung der Oesophaguswand zurückführbar. Es beginnt mit einer queren spaltförmigen Einsenkung, deren vordere Wand wulstartig

verdickt ist. In der Tiefe der Einsenkung verdünnt sich die Epithelwandung und setzt sich in eine von zwei dünnen, dicht aufeinander liegenden Schichten gebildete Falte fort. Diese Falte legt sich um ein blasenartiges, geschlossenes, von platten Mesodermzellen zusammengesetztes Gebilde herum, und bildet mit diesem den eigentlichen, über das Niveau des Oesophagus hinausragenden Anhang. Das Lumen der Mesodermblase ist von einzelnen spindelförmigen Mesodermzellen durchzogen. — Zu beiden Seiten des Schlundkopfes beobachtete ich mehrmals eine Gruppe kolbenförmiger Drüsenzellen. Ich konnte dieses Organ nie in einem anderen Zustande, als dem beschriebenen am unverletzten Thiere sehen. Durch Druck mittelst des Deckgläschens konnte ich bei älteren Larven den Oesophagus und an diesem den Schlundkopf zur Umstülpung bringen. Die Function dieses sogenannten Schlundkopfes ist mir ziemlich räthselhaft geblieben.

Die beiden Theile des Mitteldarmes, der Magen und der Dünndarm, sind gerade an den jüngsten Larven nicht so scharf von einander abgesetzt als in den vorhergehenden und den nachfolgenden Stadien. An den ältesten Embryonen war der Magen dreilappig, dickwandig und besass eine eigenthümliche streifige Structur, die wahrscheinlich auf die Zusammenpressung zurückzuführen war; am Dünndarm dagegen konnte man die einzelnen hellen Zellen unterscheiden. Während des Ausschlüpfens dehnt sich der ganze Mitteldarm durch Erweiterung des Lumens rasch aus und die Structureigenthümlichkeiten beider Abtheilungen verändern sich. Sowohl der stark ausgeweitete Magen, als auch der engere, schlingenförmig gebogene Dünndarm zeigen nun eine gleichförmige, helle, ziemlich stark lichtbrechende Beschaffenheit. Die innere Fläche ist im Allgemeinen mit zarten Wimpern versehen; an der ventralen Seite verläuft aber im Dünndarm eine Linie, die mit äusserst kräftigen und sehr stark sich bewegenden Wimpern versehen ist. Der ganze Mitteldarm besitzt einen Ueberzug von platten Mesodermzellen.

Der kurze ectodermale Hinterdarm in den sich die Cuticula von der äusseren Körperoberfläche fortsetzt, mündet mit dem After nach aussen, welcher schon ausgesprochen dorsal, aber noch weit rückwärts, hinter der Mitte des Rumpfes gelegen ist. Der Hinterdarm zeigt ein cubisches Epithel und einen dünnen Mesodermüberzug.

Wir wollen uns nun der Betrachtung der Mesodermgebilde specieller zuwenden. Wir finden, wie schon erwähnt, eine vollständige innere Mesodermschichte der Leibes-

wand und eine continuirliche den Darm überziehende Mesodermsschichte. Die erstere ist von der Hautmuskelpatte ableitbar, aber auch der Ueberzug des Oesophagus und des Hinterdarms sind nach innen vorgewachsene Theile dieses Blattes. Das Darmfaserblatt liefert nur den Ueberzug des endodermalen Mitteldarmes. Ausser diesen continuirlichen Schichten finden wir noch Mesodermbildungen, die von der Hautmuskelpatte aus in die Leibeshöhle vorgewachsen sind und eine gewisse Selbstständigkeit erlangt haben; es sind dies die Retractoren und die paarige Niere.

Innerhalb der mesodermalen Schichte der Leibeswand zeigen sich Differenzirungen. Wir können nämlich in der Rumpfreion eine, wenn auch geringe Anzahl von quer verlaufenden, dünnen Muskeln, einzelligen Fasern, beobachten, die zwischen das ectodermale Epithel und die endothelartige Mesodermsschichte eingeschoben sind. Viel auffallender als diese zarten Fasern ist aber eine kräftige Ringmuskelschichte, die ein breites Band in der Region hinter dem postoralen Flimmerkranze bildet. Von dem histologischen Baue dieses Ringmuskelbandes habe ich folgende Anschauung gewonnen. Das Ringmuskelband besteht aus einer einfachen Schichte paralleler Fasern, die, wie mir scheint, ohne Unterbrechung den Körper umkreisend, in sich selbst zurücklaufen. An diesen Fasern konnte ich keine Kerne entdecken, und ich glaube, dass dieselben von den epithelartig angeordneten, nach innen zu liegenden Mesodermzellen, die hier etwas dicker und enger angeordnet sind als an den anderen Stellen der Leibeswand, ausgeschieden wurden. Diese Fasern, die also den Charakter von Muskelfibrillen besitzen, wachsen später zu hohen, bandartigen Platten aus; das Wachsthum scheint mir ebenfalls von der anliegenden Mesodermzellenschicht bedingt zu sein.

Wir sahen die zwei Paare von Retractoren, welche die Sipunculiden im ausgewachsenen Zustande besitzen, schon in den letzten Stadien der Embryonalentwicklung auftreten. Dieselben erstrecken sich von der Kopfregion bis in jene Körperregion, wo der After liegt, reichen also in dem vorliegenden Stadium sehr weit nach hinten. Bei der helleren Beschaffenheit des ausgeschlüpften Thieres kann man aber noch zwei accessorische Paare kürzerer und schwächerer Retractoren beobachten und auch noch eine weitere Anzahl diesen Retractoren parallel verlaufender einzelliger Muskelfasern. Die vier definitiven, stärkeren Retractoren bestehen aus parallelen, die ganze Länge des Muskels durchziehenden Fasern.

An der Oberfläche des Muskels finden sich zerstreute Protoplasmahöcker mit länglichen Zellkernen. Nach diesem Befunde ist es schwer, die Bedeutung des histologischen Baues dieser Muskeln zu erkennen; man kann nicht entscheiden, ob je ein Zellkern je einer Faser zugehöre, der ganze Muskel also aus einer Anzahl paralleler, einzelliger Muskelfasern zusammengesetzt sei, oder ob der Muskel aus einer Anzahl Fibrillen bestehe, die von einer gemeinschaftlichen Zellenmasse ausgeschieden sind; der letztere Fall scheint mir aber hier der wahrscheinlichere. Die vier accessorischen Muskeln haben denselben histologischen Bau. Die übrigen vereinzelter Muskelfasern aber haben einen anderen Charakter; sie sind einzellig und im Gegensatz zu jenen an ihren Enden vielfach verästelt (Fig. 52).

Die Niere hat einen vollkommen übereinstimmenden Charakter mit dem der schleifenförmigen Segmentalorgane der Anneliden. Der Endothelüberzug umschliesst beide Schenkel gemeinschaftlich, wie dies schon aus der Entwicklung zu ersehen war. Die äusserste, der ectodermalen Oeffnung sich anschliessende Zelle zeigt noch die charakteristische schwefelgelbe Färbung.

Der mesodermale Ueberzug des Darmes ist durchaus von platten Zellen gebildet; Muskelfasern konnte ich hier in diesen frühen Stadien am Mitteldarm noch nicht beobachten. Am Oesophagus und Hinterdarm sind die Mesodermzellen etwas dicker und dichter angeordnet.

Larvenentwicklung und Metamorphose.

Wir sahen, dass die rasch verlaufenden embryonalen Entwicklungsvorgänge in dem kurzen Zeitraum von zwei und ein halb Tagen beendet werden. Es ist nun eine Larve zur Ausbildung gekommen, die morphologisch auf einer hohen Stufe der Organisation steht, an der zahlreiche typische Organe des ausgebildeten Thieres sich bereits vorfinden.

Die Larve führt — bei den, wie mir scheint, sehr günstigen Ernährungsverhältnissen im „Pantano“ — einen ganzen Monat hindurch eine pelagische Lebensweise. Sie wächst während dieser Zeit zu bedeutender Grösse heran, ohne dabei den Typus ihrer äusseren Form wesentlich zu verändern; es ist nur das zunehmende Grössenverhältniss des Rumpfes im Vergleich zum Kopfe, welches durch die Polarität des Wachstums bedingt ist, und ebenso am Rumpfe selbst das überwiegende Wachstum des hinteren Rumpftheiles hervorzuheben. Auch in der inneren Organisation gehen in diesem langen Zeitraum relativ unbedeutende Verände-

rungen vor sich. Dieselben betreffen die Ausbildung des Bauchstranges und die histologische Differenzirung des Hautmuskelschlauches.

Nach Ablauf des Monates wird plötzlich durch eine rasch verlaufende Metamorphose die Larvenform in den Typus des entwickelten Thieres übergeführt. Diese Metamorphose ist vor Allem durch die Rückbildung der provisorischen Larvenorgane charakterisirt. Der Flimmerkranz wird abgeworfen, dabei verkleinert sich der hintere Kopfabschnitt, der als Träger des Flimmerkranzes eine sehr bedeutende Ausdehnung erreicht hatte. Die Anhangsorgane des Oesophagus gehen ein, der ausgedehnte Magen wird schlauchförmig verengert. Von neuen Organen ist während der Metamorphose nur das Rückengefäß zu bemerken. Die Körperform wird gestreckter. Diese Vorgänge stehen im Zusammenhang mit dem Aufgeben der pelagischen Lebensweise. Ich wurde durch das rasche Eintreten dieses Ereignisses überrascht. Die Larven, die den Auftrieb einen Monat hindurch bevölkert hatten, verschwanden binnen wenigen Tagen, und ich hatte Mühe, von den letzten Stadien noch genügendes Materiale zum Studium der Metamorphose zu erhalten. Die Larven, die bei der Metamorphose zu Boden sinken, machen dieselbe in den Versuchsgläsern sehr gut durch. Sehr schwer sind dieselben aber im Sande des Pantano zu finden, von wo ich nach langem Suchen nur ganz zufällig eine einzige sich verwandelnde Larve erhielt.

Uebergang vom embryonalen zum Larventypus.

Nachdem das Abwerfen der Eihaut vollendet ist, finden noch einige rasch ablaufende Veränderungen statt, welche die äussere Gestaltung der Larve nicht unwesentlich beeinflussen und auch für die Functionsfähigkeit der Organe von Bedeutung sind. Diese Veränderungen bilden eine Fortsetzung von jenen Vorgängen, welche schon während des Abwerfens der Eihaut bemerkt wurden. Sie könnten mit jenen zusammengefasst werden als Erscheinungen einer Uebergangsperiode zwischen dem embryonalen und Larventypus.

Wie augenfällig diese Veränderungen sind, lehrt uns die Abbildung einer Larve, die nur um zwei Tage älter ist als der ausschlüpfende Embryo (Fig. 51).

Schon bei der oberflächlichsten Betrachtung fällt die viel hellere, durchsichtigere Beschaffenheit der Larve auf. Dieselbe beruht vor Allem darauf, dass das Protoplasma der Zellen heller

geworden ist, indem die gröberen Körnchen des Protoplasmas geschwunden sind (es lässt sich objectiv oft keine strenge Grenze zwischen Protoplasmakörnchen und Dotterkörperchen ziehen). Ferner hat die grössere Durchsichtigkeit der Larve auch darin ihren Grund, dass durch bedeutende Ausdehnung die Schichten der Körper- und Darmwandung bedeutend dünner geworden sind. Die bedeutende Grössenzunahme der Larve innerhalb dieser kurzen Zeit ist die zweite auffallende Erscheinung. Dieselbe ist hauptsächlich auf die erwähnte Ausdehnung der Schichten zurückzuführen und Wachsthum mag dabei eine nur sehr geringe Rolle spielen. Wir sehen also sowohl die Leibeswand als auch den Darmcanal in dem vorliegenden Stadium bedeutend dünnwandiger, und die Leibeshöhle und Darmhöhle sind dem entsprechend bedeutend vergrössert.

In Bezug auf die Formverhältnisse des Körpers ist besonders eine Lageveränderung der Theile am vorderen Körperende hervorzuheben, die von Wichtigkeit ist, da sie zu Verhältnissen führt, die nicht nur für die Larve, sondern auch für das entwickelte Thier typisch sind. Diese Lageveränderung besteht darin, dass der Mund gegen das Vorderende des Körpers rückt, während das Scheitelfeld mit Scheitelplatte dorsalwärts zu liegen kommt. Damit hängt auch die veränderte Richtung des Oesophagus zusammen, die wir an der Larve beobachten können. Während nämlich am Embryo der Oesophagus gegen den Rücken zu gerichtet war, verläuft er an der Larve direct nach hinten. Neue Organe sind in dieser Uebergangsperiode nicht zur Entwicklung gekommen. Es sind nur zahlreiche zellige Körperchen der Leibeshöhlenflüssigkeit aufgetreten, die wahrscheinlich vom Peritonealüberzug der Leibeshöhle sich ablösten. Diese Körperchen haben die Form von hohlen Bläschen, an deren Wandung eine verdickte Stelle, die den Zellkern enthält, zu beobachten ist. Im optischen Durchschnitt sehen diese Körperchen daher siegelringförmig aus. Keferstein und Ehlers machen die sonderbare Angabe, dass diese verdickte Stelle mit Flimmerhaaren versehen sei, mittelst welcher diese Körperchen in der Leibeshöhlenflüssigkeit sich bewegen. Ich selbst aber konnte von solchen Flimmerhaaren nichts bemerken. Ich fand vielmehr, dass diese blutkörperchenähnlichen Gebilde durch die sehr frühzeitig auftretenden flimmernden Höcker des Peritoneums in passive Bewegung versetzt werden. Ausserdem konnte ich, sowie Keferstein und Ehlers, kleinere, compacte Körperchen von rundlicher und amöboider Form in der Leibeshöhlenflüssigkeit

beobachten. Wir müssen hier noch der Rückbildung eines embryonalen Organes Erwähnung thun. Es ist dies der Flimmerschopf, der wohl bei dem Abwerfen der Eihaut noch erhalten blieb, aber kurze Zeit darauf rückgebildet wird.

Die Larve hat in dem Stadium, das in Fig. 51 abgebildet ist, schon eine bedeutende Beweglichkeit erlangt. Sie schwimmt mittelst des postoralen Flimmerkranzes lebhaft umher und zeigt auch eine bedeutende Contractionsfähigkeit. Sie kann nämlich in sehr charakteristischer Weise mittelst der Retractoren beinahe den ganzen Kopftheil in den Rumpftheil des Körpers zurückziehen. Es ist dieser Zustand an einem etwas späteren Stadium in Fig. 56 dargestellt. Der Hinterkörper ist dabei kugelförmig aufgetrieben. Das hinter dem Flimmerkranze verlaufende Ringmuskelband bildet die Grenze, bis zu welcher der Kopf eingezogen werden kann, und dasselbe dient zur Verengerung der Einstülpungsöffnung. Man sieht die Larve sehr häufig sich in der beschriebenen Weise zusammenziehen. Bei jeder Berührung eines störenden fremden Körpers oder bei ungünstiger Lage stülpt sich der Vorderkörper energisch ein, um sich nur langsam und vorsichtig wieder auszustrecken. Später während der Metamorphose wird diese Art, sich zu contrahiren, in die eigenthümliche durch Ein- und Ausstülpung vermittelte Bewegungsweise des kriechenden Thieres direct übergeführt.

Fortschritte der Organisation während der Larvenperiode und Metamorphose.

Wir wollen nun in einigen Abschnitten die Fortschritte und Veränderungen der einzelnen Organe, die während der Larvenperiode stattfinden, beschreiben.

A. Wachsthum der Larve und Veränderungen ihrer Körperform.

Während der einmonatlichen Larvenperiode wächst die Larve um ein Mehrfaches ihres Volumens. Es wird dies am Besten durch Betrachtung der beigegebenen Abbildungen ersichtlich. Während die Larve in Fig. 51 bei 280facher Vergrößerung gezeichnet ist, sind die späteren Stadien (Fig. 58, 69) bei viel schwächerer Vergrößerung (150fach) dargestellt. Man kann aus der Vergleichung dieser Figuren die sehr bedeutende Grössenzunahme erkennen.

Der Typus der äusseren Körperform bleibt — sowie der der Bewegung und Lebensweise — während der ganzen Larvenperiode

ein ziemlich gleichmässiger. Erst mit dem Eintreten der Metamorphose kommen hierin beachtenswerthe Veränderungen zur Erscheinung. Während der eigentlichen Larvenperiode ist nur zu bemerken, dass mit dem Wachsthum der Larve die Ausdehnung des mit dem Flimmerkranze versehenen Halskragens relativ viel bedeutender wird.

Ein nur wenig auffallendes, aber dennoch sehr wichtiges Moment ist hier besonders hervorzuheben, nämlich die Polarität des Wachsthums am Rumpfabschnitt. Das Wachsthum ist nicht in allen Theilen des Rumpfes ein gleichmässiges, sondern der hinterste Körperabschnitt zeichnet sich durch überwiegende Wachstumsenergie aus. Das Wachsthum ist also, ähnlich wie dies bei der Entwicklung der metamerischen Thiere und auch vieler ungegliederter Thiere beobachtet wird, ein terminales. Diese Eigenthümlichkeit kommt in diesem Falle darin deutlich zum Ausdruck, dass der After während des fortschreitenden Wachsthums immer mehr vom hinteren Körperende sich entfernt. Bei genauerer Betrachtung kann man sehen, dass diese relative Lageveränderung nicht nur den After betrifft, sondern dass auch in gleicher Weise die hinteren Insertionen der Retractoren und die schleifenförmigen Organe immer weiter vom hinteren Körperende sich entfernen. Wir werden später bei der Entwicklung des Bauchmarks noch andere interessante Verhältnisse, die zur Polarität des Wachsthums in Beziehung stehen, kennen lernen.

B. Entwicklung des Nervensystems.

An der jüngsten Larve (Fig. 51), die den Ausgangspunkt dieser Betrachtungen über die Larvenentwicklung bildet, ist von der Anlage des centralen Nervensystems nichts anderes vorhanden, als die Scheitelplatte, die als mehrschichtige Ectodermverdünnung mit zwei eingelagerten Pigmentflecken vorliegt. Ich konnte an dieser Larve weder peripherische Nerven nachweisen, noch auch einen Ringnerven, wie ein solcher letzthin von Kleinenberg bei Annelidenlarven beschrieben wurde.

Von einer Anlage des Schlundringes und Bauchmarkes ist in diesem Stadium noch gar nichts vorhanden. Das Ectoderm ist wohl an der Ventralseite des Rumpfes etwas dünner als an der Dorsalseite, bei histologischer Untersuchung kann man aber sehen, dass dasselbe überall nur aus einer einfachen Lage grosser platter Zellen besteht, zwischen welchen übrigens keine Zellgrenzen nachzuweisen sind. Erst mit dem weiteren Wachsthum der Larve

beginnen die ersten Differenzirungen, die zur Entwicklung des Bauchmarkes führen.

Man kann am lebenden Objecte die Entwicklung des Bauchmarkes nur in allgemeinen Zügen verfolgen. Wir sehen am Rumpfe eine ventrale Verdickung des Ectoderms auftreten, von welcher dann das Bauchmark sich abspaltet. Die Abspaltung erfolgt von den Seiten her, so dass das Bauchmark in der Medianlinie längere Zeit noch mit dem Epithel zusammenhängt. Zwischen Epithel und Bauchmark schiebt sich sodann die Mesodermsschichte ein und zuletzt rückt das Bauchmark, mit einem vollkommenen Mesodermüberzuge versehen, in die Leibeshöhle hinein; es ist mit der Leibeswand durch zahlreiche dünne, bindegewebige Fäden verbunden.

Die histologischen Details, die uns über viele wichtige Charaktere der Entwicklung des Bauchmarkes Aufschluss geben, können nur vermittelt Anwendung von Reagentien erforscht werden. Die Abbildungen der Fig. 61—68, welche zur Darstellung der Entwicklung des Bauchmarkes dienen sollen, sind demgemäss nach gefärbten Präparaten angefertigt.

Die Anlage des Bauchmarkes ist auf die Rumpfreion beschränkt. Wir haben als Grenze des Rumpfes jene scharfe Einschnürung oder Faltung, die hinter der Region des Ringmuskelbandes sich findet, bezeichnet. Von dieser Einschnürung bis an das Hinterende des Körpers erstreckt sich in der Bauchlinie die Anlage des Bauchmarkes.

Bei der Entwicklung desselben können wir eine sehr wichtige Erscheinung nachweisen, die zur Polarität des Wachstums in Beziehung steht, nämlich das Fortschreiten der Differenzirung von vorne nach rückwärts. Der hintere oder Wachstumspol wird also am spätesten von dem Differenzirungsprocesse betroffen.

Man findet zunächst an Larven, die etwas älter sind als die in Fig. 51 abgebildete, an der vorderen Grenze des Rumpfes in der Bauchlinie die Zellkerne im Ectoderm etwas dichter gehäuft; weiter rückwärts ist das Ectoderm noch vollkommen unverändert geblieben (Fig. 61, 62). Erst nach und nach breitet sich diese Vermehrung der Zellkerne gegen das Hinterende aus und an etwas älteren Larven können wir einen Ectodermstreif, welcher durch auffallend kleinere und dichter gestellte Zellkerne sich auszeichnet, längs der ganzen ventralen Mittellinie des Rumpfes beobachten (Fig. 63, 64). Dieser Ectodermstreif ist, wie wir am optischen Durchschnitte sehen, beträchtlich dicker, als das übrige Ectoderm

des Rumpfes, aber noch immer in seiner ganzen Ausdehnung einschichtig (Fig. 63). Das Flächenbild wieder lehrt uns, dass diese Anlage des Bauchmarkes eine vollkommen unpaare mediane ist (Fig. 64). Das Auftreten anfangs getrennter, seitlicher Theile (Seitenstränge) und deren Vereinigung durch Zusammenrücken oder durch Einstülpung eines medianen Verbindungsstückes liegt hier durchaus nicht vor.

Als bald wird diese streifenförmige Ectodermverdickung mehrschichtig. Das Hinterende, an welchem ein energischeres Längenwachsthum stattfindet, bleibt am längsten einschichtig (Fig. 56, 65—68).

Später sehen wir eine Abspaltung in dieser Ectodermverdickung eintreten, indem die grössere innere Masse von der dünneren, oberflächlichen Schichte sich abgrenzt. Das Hinterende des Bauchmarkes wird etwas verlängert und ist theils aus diesem Grunde, theils in Folge einer am Hinterende des Körpers erfolgenden kleinen Hauteinstülpung schlingenförmig umgebogen (Fig. 58).

Während das Bauchmark durch Verdickung und Abspaltung sich bildete, konnte ich noch nichts von der Verbindung desselben mit der Scheitelplatte, welche die Anlage des oberen Schlundganglions repräsentirt, nachweisen. Diese Verbindung, die Schlundcommissur, entsteht viel später als das Bauchmark selbst. Die Bildung der Schlundcommissur schreitet von dem Vorderende des Bauchmarkes gegen die Scheitelplatte fort, also von hinten nach vorne; dies steht im vollkommenen Gegensatze zu dem früher bei Anlage des Bauchmarkes beobachteten Verhältniss. Auch die Lösung der Schlundcommissur vom Ectoderm findet zunächst an den dem Bauchmark benachbarten Theilen statt, und das obere Schlundganglion kommt überhaupt später als alle anderen Theile des Centralnervensystems zur Abtrennung.

Bei Bildung der Schlundcommissur entsteht zuerst eine kurze, unpaare Fortsetzung des Bauchmarkes, die sich dann erst nach vorne zu in die Anlage des Schlundringes gabelt.

Bei dem Hineinrücken des Bauchmarkes und der Schlundcommissur in die Leibeshöhle nehmen diese Theile, wie schon erwähnt, einen Mesodermüberzug mit, der von der Mesoderm-schichte der Leibeshöhle stammt. Bei diesem Processe ist mir aber das Verhältniss zu der Ringmuskelschichte unerklärlich geblieben. Es ist nämlich schon vor Abspaltung des Nervensystems eine vollkommene Ringmuskelschichte zur Ausbildung gekommen, die namentlich in der Region des Halskragens als Ringmuskelband

sehr stark ausgebildet ist. Das Durchtreten des Nervensystems durch diese Ringmuskelschichte konnte ich mir nicht erklären. Besonders räthselhaft schien mir dieser Vorgang bei der Bildung der Schlundcommissur.

Die Scheitelplatte, welche den ältesten Theil des Centralnervensystems repräsentirt, erfährt während der langen Wachstumsperiode der Larve ihrem Wesen nach nur unbedeutende Veränderungen. Sie wird immer massiger und springt als mächtiger Ectodermwulst gegen das Innere der Leibeshöhle vor; in derselben tritt ein zweites Paar von augenartigen Pigmentflecken auf. Die Abspaltung des oberen Schlundganglions von der Scheitelplatte erfolgt aber erst nach Ablauf der Metamorphose, während die übrigen Theile des Centralnervensystems schon frei in der Leibeshöhle liegen. Die Abspaltung des oberen Schlundganglions ist überhaupt einer der spätesten wichtigeren Entwicklungsprocesse. Die Vergleichung der Figuren 69, 71, 73 lehrt, dass die Abspaltung des oberen Schlundganglion am ventralen Rande der Scheitelplatte beginnt. Aus der Lage der Pigmentflecke kann man ersehen, dass das Ganglion bei seiner Abspaltung um 90° sich dreht. Es hängt zuletzt mit jener Stelle noch an der Haut fest, welche dem früheren dorsalen Rand der Scheitelplatte entspricht.

Ueber die Bildung der peripheren Nerven habe ich nur sehr wenig beobachtet. In dem Stadium der Fig. 71 sah ich besonders deutlich in der vorderen Körperregion Nerven vom Bauchmark abgehen. Aber selbst in diesem Stadium war der Verlauf der Nerven wegen der zahlreichen bindegewebigen Aufhängefäden des Bauchmarks und wegen der störenden Ringmuskelschichte schwer zu verfolgen. Ich hatte auch nur spärliches Untersuchungsmateriale, das ich sehr schonend behandeln musste, um die übrige Organisation zu untersuchen.

C. Aeusseres Epithel.

Das äussere Epithel der Larve besitzt einen sehr einfachen Bau. Es besteht aus grossen, sehr platten Zellen, zwischen welchen Zellgrenzen nicht nachzuweisen sind. Die blau pigmentirten Einlagerungen haben wir schon früher beschrieben. Dieselben sind wohl meist in gesetzmässiger Zahl und Lagerung vorhanden; doch können sie auch sehr reducirt sein und manchmal ganz fehlen. In den späteren Stadien ist die Zahl dieser Körperchen in der Regel etwas vermehrt. Während der Metamorphose gehen dieselben ihrer Rückbildung entgegen.

In den letzten Stadien der Larvenperiode treten im Epithel eigenthümliche, drüsige Körper auf, die aus je zwei hellen Zellen bestehen (Fig. 69) und zunächst nur in geringer Anzahl in der vorderen Rumpfregeion sich finden. Es sind diese Körper offenbar mit jenen zweizelligen Drüsen identisch, welche in der Haut des entwickelten Thieres vorkommen.

Wir haben hier noch eines interessanten Epithelgebildes Erwähnung zu thun. Am Hinterende des Körpers ist die Verdickung des Ectoderms während der Bildung des Bauchmarkes am beträchtlichsten (vgl. Fig. 56). Auch nach der Ablösung des Bauchmarkes verbleibt dort eine verdickte Epithelstelle, die aus einer einfachen Lage hoher cylindrischer Zellen zusammengesetzt ist. Mit dem Hinterende des Bauchmarkes ist dieselbe durch eine Anzahl dünner Fäden verbunden. Diese Epithelverbindung ist mit gruppenweise angeordneten Sinneshärcchen versehen (Fig. 75) und hat allem Anschein nach die Bedeutung eines Tastorganes. Diese Hautstelle kann willkürlicherweise grubenförmig eingestülpt werden. Man findet das Organ meistens in diesem eingestülpten Zustande und es ist nur sehr selten ganz ausgestreckt zu beobachten. Schon Krohn hat darauf hingewiesen, dass diese eigenthümliche Einstülpung wahrscheinlich zu der irrigen Meinung Anlass gegeben habe, dass am entwickelten Thiere eine in die Leibeshöhle führende Oeffnung vorhanden sei. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in der Tiefe der Einstülpung das Tastorgan auch am entwickelten Thiere sich findet.

D. Der Darmcanal und seine Anhangsorgane.

Während der ganzen Larvenperiode bleibt mit der unveränderten Lebensweise auch der typische Bau des Darmcanales fortwährend derselbe. Es treten nur einige Veränderungen auf, die mit seiner gesteigerten Leistungsfähigkeit bei der heranwachsenden Larve zusammenhängen. — Namentlich ist da die bedeutendere Längenentwicklung einzelner Theile des Darmes hervorzuheben.

An dem drüsigen Anhangsorgane, welches am hinteren Mundrande ausmündet, sehen wir den flimmernden Ausführungsgang bedeutend verlängert. Das zweite Anhangsorgan des Oesophagus, der Schlundkopf, erleidet während der Zeit der Larvenentwicklung keine wesentliche Veränderung. Der Oesophagus wächst während dieser Periode bedeutend in die Länge, so dass er bei den älteren Larven nicht mehr geradlinig verläuft, sondern winkelig geknickt

ist (Fig. 58). — Der weite Magenabschnitt unterscheidet sich durch die Beschaffenheit seiner Wandung von den übrigen Theilen des Darmes. Es treten in derselben zahlreiche Fettkügelchen auf und die Färbung des Protoplasmas ist eine dunkler gelbliche. — Der Dünndarm zeichnet sich bei den älteren Larven durch seine bedeutende Längenentwicklung aus. — Der ectodermale Hinterdarm aber wächst nicht in die Länge und bleibt als ganz kurzer Endabschnitt des Darmes bestehen.

Bei der Metamorphose erleidet nun der Darm sehr bedeutende Modificationen seines Baues, die mit der ganz veränderten Ernährungsweise des kriechenden Thieres zusammenhängen. — Die Anhangsorgane des Oesophagus das drüsige Organ und der Schlundkopf, werden rückgebildet (Fig. 69). An dem drüsigen Organe degeneriren zunächst die zwei kugeligen drüsigen Anhänge und erst später der Ausführungsgang. Am Schlundkopf sind die einzelnen Theile nicht mehr zu unterscheiden. Er bildet nun eine compacte, der ventralen Wand des Oesophagus anhängende Zellmasse. In etwas späteren Stadien konnte ich nicht einmal mehr Reste dieser Organe auffinden (Fig. 71). — Die einzelnen Abschnitte des Darmes, die während der Larvenperiode so scharf von einander abgegrenzt waren, verlieren während der Metamorphose ihren besonderen Charakter, so dass man am lebenden Objecte kaum mehr die Abgrenzung der einzelnen Theile bestimmen kann. Wir können z. B. durch Vergleichung der Fig. 69 mit der vorhergehenden Fig. 58 erkennen, dass der ectodermale Oesophagus im Stadium der Fig. 69 ziemlich weit nach hinten, ungefähr bis in die Höhe der Excretionsorgane reicht. Man wäre sonst leicht versucht, einen kurzen vorderen Abschnitt des Oesophagus, der von etwas abweichender Beschaffenheit ist, allein für den ectodermalen Vorderdarm zu halten. — Der ganze Darmcanal erscheint ziemlich gleichförmig schlauchartig verengert. Besonders auffallend ist diese Verengerung an dem früher blasenförmig aufgetriebenen Magenabschnitt, der auch die charakteristischen Fettkügelchen seiner Wandung eingebüsst hat. In seinem weiteren Verlaufe ist der Darm mehrfach gewunden. — An einigen Stellen ist der Darm vermittelt bindegewebiger Fäden an die Leibeswand befestigt. Dieselben sind, wie uns die Entwicklung lehrt, nicht etwa als Reste eines ursprünglichen Mesenteriums aufzufassen, denn wir sehen, dass das Mesenterium auf eine sehr kurze Zeit der Embryonalperiode beschränkt war und während der Larvenperiode gänzlich fehlte. Die vorliegenden Anheftungen sind also reine Neubildungen.

E. Mesodermgebilde.

Mit dem Abschluss der Embryonalentwicklung waren schon die meisten vom Mesoderm ausgehenden Bildungen der Anlage nach vorhanden. Während der Periode der Larvenentwicklung erfolgt zumeist nur die histologische Differenzirung dieser Gebilde.

Wir wollen zunächst die Ausbildung der Muskeln und da vor Allem den Hautmuskelschlauch in's Auge fassen. Wir beobachteten an der jüngsten Larve eine vollkommene innere Lamelle der Leibeswand, die aus dünnen Mesodermzellen zusammengesetzt war. Diese Mesoderm-lamelle ist es, auf deren Kosten sich der Hautmuskelschlauch bildet.

Die Bildung der äusseren Ringmuskelschichte erfolgt früher, als die der inneren Längsmuskeln. Es ist schwer, sich aus der Beobachtung der Entwicklung eine sichere Anschauung von dem histologischen Charakter der Ringmuskelschichte zu bilden. Wir wollen uns zunächst daran erinnern, dass wir die Entwicklung eines Theiles der Ringmuskulatur bereits kennen gelernt haben. Es ist dies das breite Ringmuskelband, welches in der Kopfregion hinter dem postoralen Flimmerkranze sich erstreckt. Dieses Ringmuskelband nimmt während der Larvenentwicklung an Mächtigkeit bedeutend zu. Am Schlusse dieser Periode aber wird die Höhe der Muskelfibrillen wieder geringer und man kann dann dieses Ringmuskelband nicht mehr von der übrigen Ringmuskelschichte des Hautmuskelschlauches unterscheiden. — Wir haben schon an einer früheren Stelle erörtert, dass der histologische Typus des Ringmuskelbandes den Charakter von Epithelmuskeln zeigt. An der übrigen Ringmuskelschichte konnte ich mich aber davon nicht mit Sicherheit überzeugen.

An den jüngsten Larven (Fig. 51) sah ich vereinzelt quere Muskelfasern in der Rumpfregeion, die zwischen der Ectoderm- und Mesoderm-schichte der Leibeswand liegen. Diese vereinzelt Ringmuskelfasern schienen mir nun jede ihren eigenen Zellkern zu besitzen, also einzelliger Natur zu sein. In späteren Stadien treten immer zahlreichere Ringmuskelfasern auf, bis die Ringmuskelschichte von einer continuirlichen Lage anfangs zarter Fibrillen gebildet ist. Es schien mir, dass diese Fibrillen nicht ihre eigenen Kerne besitzen, sondern von der Mesoderm-lamelle an der äusseren, dem Ectoderm zugewendeten Fläche abgeschieden werden, dass dieselben also, so wie das Ringmuskelband, den Charakter von Epithelmuskeln haben. Es mögen also nur jene ersten an der jungen Larve vorhandenen Fibrillen anderer Natur

sein. Ich muss hervorheben, dass ich in dieser Frage nicht zu einer sicheren Entscheidung gekommen bin.

Viel später als die Ringmuskelfasern treten die Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches auf. Auch in Bezug auf die histologische Natur dieser Muskeln ist es schwer, ein bestimmtes Urtheil zu fällen. Wir finden an älteren Larven (Fig. 69) eine Anzahl von Längsmuskeln, die ungefähr mit derjenigen am entwickelten Thiere übereinstimmt, also ungefähr 32. Je zwei dieser Längsmuskeln verlaufen in dem vorliegenden Stadium einander genähert und sind vermittelst eigenthümlicher protoplasmatischer Brücken stellenweise mit einander verbunden. Da ich an etwas jüngeren Stadien nur ungefähr die halbe Anzahl von Längsmuskeln fand, vermuthe ich, dass je zwei derselben aus je einem ursprünglich angelegten Längsmuskel entstehen. — Die Längsmuskeln sind am jungen Sipunculus nur von je einer einzigen Faser gebildet, die sich continuirlich durch die ganze Länge des Rumpfes verfolgen lässt. Am Hinterende fand ich diese Fasern pinselförmig ausgefranst. Längs dieser Fasern konnte ich eine Anzahl von Zellkernen als kleine, gegen die Leibeshöhle vorspringende Höcker, denselben anliegend beobachten. Es ist nun auch hier schwierig, zu entscheiden, ob diese Zellkerne speciell der Muskelfaser angehören oder ob dieselben noch zum Leibeshöhlenepithel gerechnet werden müssen, welches vielleicht auch als Matrix bei der Bildung der Längsmuskeln aufzufassen wäre.

Vielleicht lassen sich diese schwierigen Fragen, in welche auch die zweifelhafte Natur der Retractoren einbezogen werden muss, leichter durch die histologische Untersuchung der entwickelten Thiere lösen.

Während der Metamorphose tritt eine Rückbildung der accessorischen Retractoren ein, und nur die vier mächtigsten der Retractoren erweisen sich als bleibende Bildung. Zu dieser Zeit treten auch einige quere, von der Bauchseite zur Rückenseite die Leibeshöhle durchziehende Muskelfasern auf; sie liegen ungefähr in der Höhe der Excretionsorgane (Fig. 69).

Wimperorgane des Leibeshöhlenepithels. Zu den interessantesten Differenzirungen der parietalen Mesoderm lamelle gehören die sehr frühzeitig auftretenden Wimperorgane. Es sind dies kleine Verdickungen, manchmal von schüsselförmiger Gestalt, die mit lebhaft beweglichen Flimmerhaaren versehen sind. Ich fand dieselben nur im Rumpfabschnitte an der inneren Fläche der Leibeswand, da aber an den verschiedensten Stellen, z. B. selbst

auf dem Peritonealüberzug des Bauchstranges. Die Organe treten schon an den jüngsten Larven auf, anfangs aber spärlich vertheilt und auf den hinteren Theil des Rumpfes beschränkt (W. S. Taf. V u. VI).

Die Flimmerorgane sind es, welche eine lebhafte Circulation der Leibeshöhlenflüssigkeit veranlassen. Freilich spielt hiebei auch die häufig wiederkehrende Contraction des Körpers eine grosse Rolle.

Das Blutgefässsystem ist eine der spätest auftretenden Bildungen. — Erst während der Metamorphose entsteht an der dorsalen Seite des Darmes die Anlage eines Blutgefässes. Dasselbe erfährt bald eine assymmetrische Umlagerung. Ich sah das Gefäss mit einer Anschwellung in der vorderen Körperregion an der dorsalen Seite des Oesophagus beginnen (in Bezug auf die Richtung des Blutstromes sollte man sagen, endigen); es liegt weiterhin an der linken Seite des direct nach hinten verlaufenden Darmabschnittes. Dort, wo die Darmwindungen beginnen, verlässt das Gefäss die Richtung des Darmes und biegt in kurzem Verlaufe gegen den Rücken um, wo es in der Region des Afters endigt. — Das Gefäss besteht aus einer doppelten Lage von dünnen Zellen, von welchen die innere die eigentliche Wandung des Blutgefässes repräsentirt, während die äussere als Peritonealüberzug aufzufassen ist.

An den Excretionsorganen treten während der Larvenperiode keine wesentlichen Veränderungen auf. Dieselben haben noch den charakteristischen schleifenförmigen Bau. Die schwefelgelbe Stelle ist auf eine relativ geringere Ausdehnung beschränkt und von der Ausmündungsstelle etwas entfernt.

Während der Metamorphose erleiden die Excretionsorgane eine sehr merkwürdige Umwandlung. Die Veränderung geht so rasch vor sich, dass ich dieselbe nicht direct beobachten konnte, sondern nur das Resultat derselben sah. Im Verlaufe eines Tages hatten nämlich die schleifenförmigen Organe die Form dünnwandiger, weiter, kurzgestielter Bläschen angenommen. An dem Uebergang des kurzen Stieles in das Bläschen findet sich noch die gelbpigmentirte Stelle. Während der Ausführungsgang als hohler, nach aussen führender Stiel persistirt, ist der schleifenförmige Theil des Organes zu einem weiten kugeligen Bläschen umgewandelt. Die innere, peritoneale Oeffnung des Excretionsorganes ist nicht mehr zu entdecken; vielleicht deutet eine kleine Verdickung, die an der Wandung des Organes sich findet, die Stelle an, wo früher der Flimmertrichter sich befand. Die Flimmerung im Innern des Excretionsorganes ist geschwunden.

Es wird noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um die Verhältnisse dieser Excretionsorgane des jungen Sipunculus mit denen des erwachsenen Thieres in Einklang zu bringen. Manche bisherige Angaben über den Bau dieses Organes bei dem entwickelten Thiere sind leichter mit dem schleifenförmigen Organe der Larve, als mit dem vorliegenden bläschenförmigen Organ in Uebereinstimmung zu bringen.

III. Die Metamorphose.

Wir haben die betreffenden Veränderungen der einzelnen Organe wohl schon in den vorhergehenden Abschnitten geschildert; wir wollen nun aber die Metamorphose im Zusammenhange betrachten und einige noch nicht erörterte Vorgänge, und namentlich auch die wichtigen Formveränderungen des Körpers, schildern.

Die erste Erscheinung, welche die Metamorphose einleitet, ist vor Allem eine sehr bedeutende Verkleinerung des Kopftheiles. Es wird dabei namentlich der Umfang jener Zone, welche den postoralen Flimmerkranz trägt, reducirt. Zugleich schwindet die scharfe Faltung, welche den Rumpfabschnitt gegen den Kopfabschnitt abgrenzte. Bei gleichzeitiger Streckung gewinnt der Körper so eine mehr gleichmässig cylindrische, nach dem Vorderende etwas verjüngte Form. — Die Larve, die in diesem Zustande zu Boden sinkt, führt vermittelst Aus- und Einstülpung des vorderen Körperendes Kriechbewegungen aus.

Die äussere Form hat sich so schon bedeutend der des entwickelten Thieres genähert, und doch hat die Rückbildung der Larvenorgane erst begonnen. Der Flimmerkranz ist, wenn auch reducirt, noch immer vorhanden, und auch die Anhangsorgane des Oesophagus sind erst im Beginne der Rückbildung. — Das obere Schlundganglion ist in diesem Stadium noch nicht zur Abspaltung gekommen.

Auch nach diesem Stadium dauert das überwiegende Wachsthum des hinteren Körperabschnittes noch lange fort, so dass der After und die anderen in derselben Höhe gelegenen Organe scheinbar immer weiter nach vorn rücken (vergl. Fig. 69, 71).

In den nächsten Stadien, die sehr rasch im Verlaufe von ein bis zwei Tagen vorübergehen, macht zunächst die Rückbildung der Larvenorgane sich geltend.

Der postorale Flimmerkranz wird nicht gleichmässig rückgebildet, sondern erleidet zuerst durch Schwinden einzelner Stellen Unterbrechungen. Bald aber ist von diesem Organe sowohl als

auch von den Anhangsorganen des Oesophagus kaum mehr eine Spur zu entdecken.

Zugleich mit dem Schwinden des Flimmerkranzes tritt eine wichtige Lageveränderung des Mundes ein. Derselbe rückt vollkommen an das Vorderende des Körpers, so dass er nicht mehr ventralwärts, sondern nach vorne gerichtet ist.

Bald darauf entstehen zu beiden Seiten des Mundes breite lippenartige Falten. Dieselben bereiten die Bildung der Mundtentakeln vor. — Die Ablösung des oberen Schlundganglions ist in diesem Stadium schon weit gediehen, doch hängt es an einer beschränkten Stelle noch immer mit der Haut zusammen. Man kann sowohl durch directe Beobachtung, als auch nach der Lage des oberen Schlundganglions sich orientirend, erkennen, dass der Flimmerkranz mit der Bildung der Mundlippen nichts zu thun hat, sondern einer viel weiter nach rückwärts gelegenen Körperzone entspricht. Der Flimmerkranz hat also auch nichts mit der Bildung der Tentakeln zu thun, die sich von den Mundlippen aus entwickeln. — In dem letzten Stadium, das mir zur Beobachtung kam, trat an dem dorsalen Rande der Mundlippen je eine tentakelförmige Ausbuchtung auf, die ich als die Anlage des ersten Tentakelpaares betrachte.

Die Tentakeln sind als Differenzirungen des Mundrandes echte Mundtentakeln, im Gegensatz zu dem Tentakelapparat anderer Würmer, der einer ganzen Körperzone seinen Ursprung verdankt (Phoronis, Bryozoen, Brachiopoden).

Am hinteren Mundrande tritt ein Paar von Flimmergruben innerhalb kleiner Ectodermverdickungen auf (Fig. 71—74). Es sind dies wohl Sinnesorgane, die sich wahrscheinlich auch am erwachsenen Thiere werden nachweisen lassen.

II. Abschnitt. Theoretische Betrachtungen.

Phylogenetische Beziehungen des *Sipunculus*.

I. Vergleichung der Entwicklung des *Sipunculus* mit derjenigen von *Phascolosoma*.

Wenn wir die beobachteten Vorgänge der *Sipunculus*-Entwicklung mit anderen verwandten Erscheinungen theoretisch vergleichen wollen, so müssen wir, im engsten Kreise beginnend, vor Allem die Entwicklung der anderen *Sipunculiden* betrachten. Unsere Kenntniss von der Entwicklung anderer *Sipunculiden*

beschränkt sich auf Dasjenige, was wir durch die Beobachtungen von Selenka über die Entwicklung von *Phascolosoma* wissen¹⁾, und auf einige wenige Bemerkungen anderer Autoren.

Schon eine oberflächliche Vergleichung der Darstellung Selenka's mit der hier beschriebenen Entwicklung des *Sipunculus* wird uns von einer auffallenden Aehnlichkeit des ganzen Entwicklungsganges überzeugen. Es ist zu erwarten, dass eine erneuerte Untersuchung der *Phascolosoma*-Entwicklung auch eine noch grössere Uebereinstimmung der inneren Entwicklungsvorgänge in Bezug auf die Bildung der Keimblätter und Organe ergeben wird.

Wir müssen aber einen Punkt hervorheben, in Bezug auf welchen die Entwicklung von *Phascolosoma* nach den bisherigen Angaben ganz merkwürdig von der des *Sipunculus* verschieden erscheint. Es ist dies der vollkommene Mangel der Embryonalhülle. Vom Abwerfen der Eihaut oder gar einer Zellschichte kann nach den Angaben Selenka's bei *Phascolosoma* keine Rede sein; denn er gibt an, dass die *Zona radiata*, ähnlich wie bei vielen Annelidenlarven, zur *Cuticula* des Thieres werde. Es fragt sich nun, ob etwa das Abwerfen der Eimembran und Embryonalhülle von Selenka übersehen worden wäre. Gegen eine solche Vermuthung spricht aber das verschiedene Verhalten des postoralen Wimperkranzes bei *Phascolosoma* und *Sipunculus*. Nach Selenka durchbohrt bei *Phascolosoma* der Wimperkranz, sowie die anderen Wimpern die *Zona radiata* und ragt demgemäss frei über die Oberfläche derselben hinaus und dient zur Fortbewegung des Embryo. Der Wimperkranz verhält sich also wesentlich anders, als bei dem *Sipunculus*-embryo, bei welchem er, von der Embryonalhülle bedeckt, innerhalb der Amnionhöhle sich findet. Dies deutet schon auf ein verschiedenes Verhältniss in Bezug auf die Embryonalhüllenbildung.

Metschnikoff, der einige kurze Angaben über die Entwicklung von *Phascolosoma* macht²⁾, gibt ebenfalls an, dass die Eimembran sich ähnlich wie bei den Anneliden in die *Cuticula* der Larve verwandelt. Er macht aber an derselben Stelle folgende auffallende Bemerkung: „Bei *Phascolosoma* bildet sich am Embryo sehr früh ein bauchliegender Keimstreif, welcher ganz

¹⁾ E. Selenka, Entwicklung von *Phascolosoma*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXV.

²⁾ E. Metschnikoff, Studien über Entw. der Echinodermen und Nemertinen. Akad. der Wissensch. in St. Petersburg. 1869, p. 65.

dieselbe Bedeutung wie bei Chaetopoden hat.“ Dies könnte doch auf ähnliche Verhältnisse wie bei *Sipunculus* deuten.

Wenn bei *Phascolosoma* die Embryonalhülle thatsächlich fehlt, so ist der Unterschied bei so nahe verwandten Thieren, wie dies *Sipunculus* und *Phascolosoma* sind, theoretisch sehr interessant. Es entsteht dann die Frage, ob die Embryonalhüllenbildung in einer verhältnissmässig kurzen phylogenetischen Periode von *Sipunculus* erworben worden sei oder ob vielleicht bei den Ahnen von *Phascolosoma* wieder eine Rückbildung der Embryonalhülle stattgefunden habe. Die Discussion dieser Frage mag verschoben werden, bis eine wiederholte Untersuchung der Entwicklung von *Phascolosoma* vorliegt.

Von Bedeutung scheint mir das Vorhandensein eines schwachen präoralen Wimperkranzes und die stärkere Ausbildung des präoralen Lappens bei *Phascolosoma*. Die Vergleichung der Tentakelentwicklung bietet Schwierigkeiten, die durch weitere morphologische Untersuchungen gelöst werden müssen. Nach einer Notiz Spengel's¹⁾ scheint keine Homologie dieser Bildungen vorzuliegen.

II. Beziehungen der Sipunculiden zu den Anneliden.

Nachdem wir erörtert haben, wie die Entwicklung von *Sipunculus* mit derjenigen von *Phascolosoma*, trotz mancher Abweichungen, in ihrem Typus übereinstimmt, wollen wir uns einem weiteren Kreise zuwenden und die Anneliden und speciell auch die Familie der Echiuriden zur Vergleichung herbeiziehen.²⁾

Bekanntlich wurden bisher die Sipunculiden mit den Echiuriden als Gephyreen vereinigt. Bei den Echiuriden wurden Beziehungen zu den Anneliden erkannt, namentlich in Andeutungen einer Segmentirung, die in der Wiederholung von Organen ihren Ausdruck findet. Ich selbst hatte vor einiger Zeit die Larvenentwicklung von *Echiurus* untersucht und war zu dem Resultate gekommen, dass die Echiuriden in ihrer Entwicklung vollkommen dem Annelidentypus entsprechen und dass sie durchaus nur als eine in eigenthümlicher Weise modificirte Annelidengruppe aufzufassen sind. Sie sind weit von dem Typus der Ur-Anneliden

¹⁾ Bericht der 50. deutschen Naturforscherversammlung.

²⁾ Die sehr interessante Vergleichung der Sipunculiden mit *Phoronis* will ich hier beiseite lassen. Ich habe mir über die systematische Stellung dieser sehr interessanten Form wohl eine ganz bestimmte, auch auf eigene Untersuchungen gestützte Meinung gebildet; ich will aber damit zurückhalten, um Herrn Caldwell, der gleichzeitig die *Phoronis* monographisch bearbeitet, zur ungestörten Veröffentlichung seiner Resultate Zeit zu lassen.

entfernt und haben sich gewiss von höher organisirten Anneliden abgezweigt.

Die auch neuerdings wieder auftauchende Ansicht, dass die Echiuriden den Uebergang von ungegliederten Thieren zu den Anneliden vermitteln (Vejdovsky)¹⁾, ist als durchaus irrthümlich zurückzuweisen. Ich will die sonderbare Logik jener phylogenetischen Erörterungen nicht näher beleuchten, da dieselben auch ohne jede Polemik den klareren Begriffen weichen müssen.²⁾

Wir begegnen in letzter Zeit überhaupt mehrfach wieder Betrachtungen über Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden, welche die Ableitung des Annelidenstammes von hochentwickelten und morphologisch complicirten Annelidengruppen darzuthun suchen. Ich glaube hier mit aller Entschiedenheit solche Aufstellungen zurückweisen zu müssen, welche nicht einmal von dem Versuche begleitet sind, die Ableitung der Anneliden von jenen äusserst einfachen Formen, dem *Protodrilus* und *Polygordius*, die ich als die ursprünglichsten Anneliden bezeichnete, zu widerlegen. Gerade in dem Annelidenstamme liegt so klar die Stufenleiter von den höchsten und complicirtesten Formen bis hinab zu den Ur-Anneliden, die den Typus in der denkbar einfachsten Form repräsentiren, vor, wie kaum in einer anderen Thierklasse. Ich glaube an dem schon vor längerer Zeit ausgesprochenen Satze festhalten zu müssen, der durch meine Untersuchung über *Protodrilus* gewiss nur verstärkte Bedeutung erhielt, nämlich:

„Bei jeder Auseinandersetzung über die phylogenetische Beziehung der einzelnen Annelidengruppen zu einander, sowie bei jeder Betrachtung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Anneliden zu den anderen Gruppen der Bilaterien müssen wir auf *Polygordius*, als die ursprüngliche Annelidenform, zurückkommen. Diesen Gesichtspunkt, den wir als gesicherte Basis gewonnen haben, wollen wir festhalten, und von diesem Ergebniss müssen wir stets ausgehen.“

Da wir erkannt haben, dass die Echiuriden in dem Typus ihres Baues und ihrer Entwicklung echte Anneliden sind, so

¹⁾ Vejdovsky, Untersuchungen über Anat., Phys. u. Ent. von *Sternaspis*. Denkschr. d. Akad. d. W., Wien 1881.

²⁾ Ganz zutreffend wird im Gegensatz zu Vejdovsky neuerdings von M. Rietsch (Ann. Sc. Nat. Tom. XIII, 1882) die Stellung von *Sternaspis* erörtert und darauf hingewiesen, dass diese Form nicht unmittelbar mit *Echiurus* verwandt sei, sondern sich ganz unabhängig entwickelt habe, als eine selbstständig modificirte Form der vielgestaltigen Annelidenklasse.

wollen wir bei der nachfolgenden Vergleichung der Sipunculiden mit den Anneliden nachfolgenden Weg einschlagen: wir wollen die Sipunculiden zunächst mit den Anneliden im Allgemeinen vergleichen und uns dann die Frage vorlegen, ob dieselben etwa zu den Echiuriden, als Unterabtheilung derselben, in näherer Beziehung stehen.

A) Vergleichung mit den Anneliden im Allgemeinen.

Wenn wir die Entwicklung der Sipunculiden mit derjenigen der Anneliden vergleichen, so müssen wir sagen, dass dieselbe sowohl in ihrem Gesamtbilde, als auch in vielen einzelnen wichtigeren Punkten sehr bedeutend von der Entwicklung aller Anneliden, soweit uns dieselbe bekannt ist, abweicht. Wir müssen uns aber weiter fragen, ob in diesen abweichenden Eigenthümlichkeiten ein fundamentaler Gegensatz des Typus bedingt ist?

a) Typus der Keimblätterbildung und Gastrulaschliessung.

Der Typus, nach welchem die Keimblätter bei Sipunculus sich anlegen, stimmt mit dem bei verschiedenen Anneliden beobachteten vollkommen überein. Die Bildung der Gastrula, die Entstehung des Mesoderms von zwei Randzellen des primären Endoderms, welche zwischen beide primäre Blätter hineinrücken und durch Vermehrung die Mesodermstreifen liefern, an deren Hinterende noch längere Zeit grössere Polzellen persistiren, die Spaltung der Mesodermstreifen in ein viscerales und parietales Blatt, ferner die Schliessung des Gastrulamundes an der Ventralseite und die Bildung des Oesophagus an jener Stelle, wo der vorderste Rest des Gastrulamundes liegt, dies Alles sind Eigenthümlichkeiten, welche für die Annelidenentwicklung typisch sind. Ich will aber schon an dieser Stelle darauf hinweisen, dass alle diese Eigenthümlichkeiten nicht nur bei Anneliden, sondern ebenso auch bei Mollusken beobachtet werden; doch wollen wir auf diesen Punkt noch an einer späteren Stelle dieser theoretischen Erörterungen zurückkommen.

Ich will hier noch hervorheben, dass bei Sipunculus, wo die Entwicklung bis zu einem weit vorgeschrittenen Stadium auf Kosten des im Ei vorliegenden Materiales vor sich geht, und wo bis zu jenem weit vorgeschrittenen Stadium keine Wachsthumsprozesse in's Spiel kommen, mit sehr grosser Sicherheit die Ableitung des gesammten Mesoderms von den zwei grossen Ur-Mesodermzellen constatirt werden kann. Wenn wir in der ganzen

Entwicklungsreihe die Embryonen vergleichen, so sehen wir, dass die Massenverhältnisse des ganzen Mesoderms stets mit denen der zwei ursprünglichen grossen Ur-Zellen übereinstimmen. Eine Betheiligung des Ectoderms an der Mesodermbildung ist auch durch die Lageverhältnisse mit Sicherheit auszuschliessen.

Mir ist dies wieder ein Beweis für die Richtigkeit von Kowalevsky's und meiner eigenen, sowie Goette's¹⁾ Darstellung über die Mesodermbildung der Anneliden — im Gegensatz zu den Anschauungen Kleinenberg's.²⁾

b) Ueber die Embryonalhüllenbildung und abgekürzte Entwicklung des Sipunculus.

Nachdem wir diese Punkte der Uebereinstimmung hervorgehoben haben, kommen wir wieder zur Erörterung einiger von dem Typus der Annelidenentwicklung abweichender Eigenthümlichkeiten.

Es ist da vor Allem die merkwürdige Embryonalhüllen-Bildung bei Sipunculus hervorzuheben. Wir sind schon in dem ersten Absatz dieser theoretischen Erörterungen zu dem Schlusse gekommen, dass die Embryonalhüllen-Bildung nicht allen Sipunculiden zukomme und vielleicht erst innerhalb des Sipunculidentypus sich entwickelt habe. Die Embryonalhüllen-Bildung würde daher keinen Grund abgeben gegen die Ableitung der Sipunculiden von den Anneliden, da sich diese Eigenthümlichkeit erst nach der Abzweigung vom Annelidenstamme entwickelt haben könnte.

Die Entwicklung des Sipunculus ist im Vergleich zu derjenigen der meisten Anneliden eine sehr abgekürzte. Die Larve ist schon beim Ausschlüpfen mit der secundären Leibeshöhle (Cölom) ausgestattet und besitzt schon echte Rumpfnieren, die einen ganz anderen Charakter besitzen, als jene primären Kopfnieren, die bei Mollusken- und Annelidenlarven beobachtet wurden.

Wir wissen, dass auch bei den Anneliden Fälle von abgekürzter Entwicklung vorkommen, namentlich bei den Land und Süsswasser bewohnenden Oligochäten und den naheverwandten Hirudineen. Der Modus der Abkürzung zeigt aber bei Sipunculus einen ganz anderen Charakter, als in den genannten Fällen, und man muss die Abkürzung der Entwicklung bei Sipunculus und

¹⁾ A. Goette, Abhandl. zur Entwicklungsgesch. d. Thiere. Leipzig 1882 (81).

²⁾ Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878.

den Anneliden jedenfalls als ganz heterogene Erscheinungen betrachten.

Wenn nun auch in dem Modus der abgekürzten Entwicklung *Sipunculus* von den Anneliden sich unterscheidet, so kann dieser Unterschied doch nicht gegen die Ableitung des *Sipunculus* von den Anneliden geltend gemacht werden; denn ebenso wie die Embryonalhüllen-Bildung könnte auch die Abkürzung der Entwicklung erst nach der Abzweigung vom Annelidenstamme erworben worden sein.

c) Morphologische Auffassung der *Sipunculus*-Larve.

Auf Basis unserer jetzigen Kenntniss der Bilaterien-Larven, mit deren morphologischer Vergleichung auch ich selbst mich in einer Reihe von Abhandlungen beschäftigt habe, ist wohl eine präzise theoretische Analyse der Eigenthümlichkeiten der *Sipunculus*-Larve möglich.

Wenn wir die Larve mit dem Trochophoratypus vergleichen, der bei den Würmern, Molusken etc. eine so grosse Rolle spielt, so werden wir uns bald darüber klar, dass dieselbe einem viel weiter entwickelten Stadium entspricht. Sie zeigt wohl eine Anzahl von Charakteren der Trochophora; dies sind aber solche Eigenthümlichkeiten, welche auch bei anderen Thieren das Trochophora-Stadium überdauern und in den späteren Stadien, ja zum Theil sogar im erwachsenen Zustande, sich erhalten.

So finden wir einen Bau des Darmcanales, der mit dem Typus der Trochophora übereinstimmt — ectodermalen Vorderdarm, endodermalen Mitteldarm und kurzen ectodermalen Hinterdarm. Die Lage der Mundöffnung ist ebenfalls auf die der Trochophora zurückzuführen. Der After ist so wie bei der Trochophora in Bezug auf die Lage der Ur-Mesodermzellen dorsal. Derselbe ist hier bei *Sipunculus*, mehr als dies gewöhnlich der Fall ist, an der Dorsalseite hinaufgerückt. Wir haben aber auch andere Beispiele einer Verschiebung des Afters in dieser Richtung. Auch die Scheitelplatte, welche sich am animalen Pole entwickelt, stimmt mit jener Bildung der Trochophora überein. In der Bewimperung zeigen sich wohl einige Unterschiede. Während die Trochophora einen locomotorischen präoralen Wimperkranz und einen schwächeren, zur Herbeischaffung der Nahrung dienenden postoralen besitzt, ist bei der *Sipunculus*-Larve nur der postorale Wimperkranz vorhanden, der eine mächtigere Ausbildung erreicht hat und der Fortbewegung dient. Doch ist zu erwähnen, dass bei

der nahe verwandten *Phascolosoma* auch das Vorhandensein eines schwachen präoralen Wimperkranzes beobachtet wurde. Immerhin scheint das Prävaliren des postoralen Wimperkranzes für die Sipunculiden im Allgemeinen durchgreifend. Wir wissen aber, dass mannigfache Modificationen der ursprünglichen Bewimperung selbst in engen verwandtschaftlichen Grenzen, z. B. bei den Anneliden, vorkommen.

In ihren übrigen morphologischen Charakteren erhebt sich die Organisation der Sipunculus-Larve weit über jene des Trochophora-Stadiums. Während bei der Trochophora beinahe der ganze Körper nur den Kopf des späteren Thieres repräsentirt und der Rumpf noch ein ganz untergeordneter Theil ist, sehen wir schon bei der ausschlüpfenden Sipunculus-Larve den Rumpf weit ausgebildet. Während die Trochophora-Larve eine primäre Leibeshöhle besitzt und die secundäre Leibeshöhle erst später innerhalb der Mesodermstreifen auftritt, finden wir bei der Sipunculus-Larve die secundäre Leibeshöhle schon vollkommen entwickelt. Während bei der Trochophora provisorische Kopfnieren und Kopfmuskeln sich finden, welche später durch die von den Mesodermstreifen aus sich entwickelnden Muskeln und Rumpfnieren verdrängt werden, ist an der Sipunculus-Larve von solchen provisorischen Organen nichts zu entdecken; dagegen finden wir schon die bleibenden Retractoren des Vorderkörpers und die Rumpfnieren in Thätigkeit.

Wir finden auch einige vielleicht nur speciell den Sipunculidenlarven zukommende Organe, so z. B. die Anhangsorgane des Oesophagus.

Alles dies sind Eigenthümlichkeiten, welche uns beweisen, dass die Sipunculus-Larve nicht dem Trochophora-Stadium entspricht, sondern ein viel späteres Entwicklungs-Stadium repräsentirt. Jene Entwicklungsstufe, welche mit dem Trochophorastadium zu vergleichen wäre, wird von Sipunculus während der sehr abgekürzten Embryonalentwicklung durchlaufen und jene provisorischen, für die typische Trochophora charakteristischen Organe des Kopfes, nämlich die Kopfnieren und die primären Muskeln des Kopfes, sind dieser Abkürzung wegen vollkommen unterdrückt.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen, welchem Stadium aus der Entwicklung eines Anneliden man die junge Sipunculus-Larve etwa vergleichen müsste?

Die Sipunculus-Larve kann nur einem solchen Larvenstadium der Anneliden verglichen werden, an welchem bereits in den

Mesodermstreifen wenigstens eine Andeutung der Leibeshöhlenbildung aufgetreten ist, an dem aber die Anlage des Bauchstranges noch nicht vorhanden ist. An dem Stadium, welches diese Merkmale zeigt, sehen wir bei allen Anneliden einige sehr charakteristische und wichtige Erscheinungen auftreten. Wir finden da stets die Metamerenbildung in regem Gange und wir beobachten an den vorderen Metameren eine viel weitere Ausbildung, als an den hinteren und dem Endsegmente. Ich glaube diese typischen Verhältnisse in meinen Studien über Entwicklung der Anneliden genügend klar hervorgehoben zu haben und ich habe in einer anderen Arbeit gezeigt, dass selbst bei einer so weit abweichenden Annelidenform, wie *Echiurus* es ist, diese Erscheinungen noch ganz scharf sich ausprägen.

In dieser Beziehung zeigt die *Sipunculus*-Larve ein Verhalten, welches mit den erwähnten typischen Erscheinungen der Annelidenlarven in entschiedenem Widerspruche steht. Die secundäre Leibeshöhle ist in der ganzen Ausdehnung des Rumpfes gleichmässig ausgebildet und von einer Metamerenbildung ist keine Spur nachzuweisen. Doch ist darauf hinzuweisen, dass während der Embryonalentwicklung die Bildung der Leibeshöhle am vorderen Ende der Mesodermstreifen beginnt und nach hinten fortschreitet, worin eine Anknüpfung an die Verhältnisse der Anneliden erblickt werden muss.

Die Ableitung der Sipunculiden von gegliederten Anneliden ist demnach bei dem Fehlen der Metamerie selbst in der Entwicklungsgeschichte sehr zweifelhaft, wir müssten denn eine so bedeutende Modification der Entwicklung annehmen, dass selbst die Spur jenes für alle Anneliden so charakteristischen Processes verloren gegangen wäre.

Auch die schleifenförmigen Excretionsorgane der Larve beweisen nichts für die Ableitung von gegliederten Thieren, denn auch die ungegliederten Mollusken besitzen ein solches Paar (oder bei einseitiger Rückbildung ein unpaares) Organe, welche oft gerade so wie die der *Sipunculus*-Larve einen vollkommen mit dem der Segmentalorgane übereinstimmenden Typus zeigen.

Von Interesse scheint mir auch ein Verhalten in der Aufeinanderfolge der Organe, welches selten so klar vorliegt, wie in der Ontogenie von *Sipunculus*. Ich meine die Thatsache, dass die Rumpfnieren vollkommen ausgebildet ist, bevor noch eine Spur der Bauchmark-Anlage vorhanden ist. Ich schliesse auf dieselbe phylogenetische Aufeinanderfolge.

d) Entwicklung des Muskel- und Nervensystems.

In der weiteren Entwicklung des Sipunculus ist mit Rücksicht auf die Vergleichung mit den Anneliden die Entwicklung des Muskel- und Nervensystems von besonderem Interesse. Es zeigen sich da einige Eigenthümlichkeiten, die sich nicht ohne weiters mit denjenigen der Anneliden vereinbaren lassen.

Bei Bildung des Hautmuskelschlauches von Sipunculus treten zuerst die Ringmuskeln auf. Es ist da zu erwähnen, dass die Ringmuskeln bei den Anneliden wohl niemals nach dem Typus der Epithelmuskeln gebaut sind, während sie hier bei Sipunculus, wo sie eine besonders regelmässige Anordnung zeigen, diesem Typus anzugehören scheinen. Ferner ist hervorzuheben, dass — im Gegensatz zu dem Verhalten bei Anneliden — die Ringmuskelschichte auffallend früher gebildet wird, als die Längsmuskeln, und dass die letzteren nicht eine continuirliche Schichte bilden.

Sehr auffallend ist es, dass früher noch als die Fibrillen des Hautmuskelschlauches andere wohlausgebildete Muskeln auftreten, nämlich die zwei Paar Retractoren. Man könnte dieses frühe Auftreten derselben als „vorzeitige Differenzirung“ betrachten welche ja öfters bei solchen Organen beobachtet wird, die in der Organisation einer Thierclassen eine besonders wichtige Rolle spielen. Es wäre aber auch eine andere Auffassung möglich. Man könnte annehmen, dass die vier Retractoren den vier Längsmuskelfeldern der Anneliden (oder auch nur einem Theile derselben) homolog seien, die ja den ältesten Theil des Hautmuskelschlauches repräsentiren. Dieselben wären aber hier nur mit ihren Enden an der Leibeshöhle befestigt, in ihrem übrigen Verlaufe aber von derselben losgelöst, so dass sie frei in der Leibeshöhle liegen. Die Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches des Sipunculus wären dann jenen der Anneliden nicht direct zu vergleichen, sondern als secundäre Bildung zu betrachten. Ich will aber hier ausdrücklich hervorheben, dass ich dieser Auffassung nicht grössere Wahrscheinlichkeit beimesse, als der entgegengesetzten, nach welcher wir den Hautmuskelschlauch mit dem der Anneliden zu vergleichen und die Retractoren für Neubildungen (aus untergeordneten Theilen des ersteren hervorgegangen) zu halten hätten. — Es ist schwer, in Bezug auf die Vergleichung des Muskelsystems des Sipunculus mit dem der Anneliden ein endgiltiges Urtheil abzugeben.

Bei Vergleichung des Centralnervensystems des *Sipunculus* und der Anneliden handelt es sich hauptsächlich um die Homologie des Bauchmarkes.

In Bezug auf die Entwicklung des Bauchmarkes zeigt *Sipunculus* einige von dem typischen Verhältnisse bei Anneliden abweichende Eigenthümlichkeiten. Es ist wohl, so wie bei den Anneliden, das Fortschreiten der Differenzirung von vorne nach hinten zu beobachten. Dagegen ist hervorzuheben, dass die Anlage des Bauchmarkes eine mediane, vollkommen unpaare Anlage ist, während bei Anneliden charakteristischer Weise zuerst zwei seitliche Verdickungen, die „Seitenstränge“, auftreten, die erst secundär (mag dies nun durch Einstülpung eines mittleren Theiles geschehen, oder durch Zusammenrücken der abgelösten Seitenstränge, wie Kleinenberg will) einen medianen Strang bilden. — Ich möchte auf diesen Unterschied der Entwicklungsweise nicht allzu grosses Gewicht legen und glaube, dass dies nicht einen ausreichenden Grund bilden würde gegen die Homologie des Bauchmarkes von *Sipunculus* und Anneliden.

Wenn wir nun die ganze Entwicklungsgeschichte des *Sipunculus* überblicken, so kommen wir wieder darauf zurück, dass nur in einem Punkte die Vergleichung mit der Annelidenentwicklung auf ernstliche Schwierigkeiten stösst, nämlich in dem vollkommenen Mangel der Metamerenbildung. Alle anderen Unterschiede sind nur von untergeordneter Bedeutung.

Da auch in dem anatomischen Bau des entwickelten Thieres keine bestimmten Andeutungen von Segmentirung nachzuweisen sind (in regelmässigen Abständen abgehende Nerven finden sich auch bei ungegliederten Thieren: *Chiton*, *Neomenia*), so ist die Ableitung der *Sipunculiden* von einer segmentirten Anneliden-Stammform sehr in Frage gestellt.

B) Vergleichung mit den Echiuriden im Speciellen.

Ich will hier einige Bemerkungen über etwaige Beziehungen der *Sipunculiden* zu den Echiuriden anknüpfen. Ich könnte hier auf meine bereits an anderer Stelle geäusserte Ansicht hinweisen und ich hielte die nachfolgenden ausführlicheren Auseinandersetzungen an und für sich nicht für nothwendig. Dieselben sind nur dadurch veranlasst, dass von vielen Autoren noch mit Hartnäckigkeit an der Verwandtschaft der Echiuriden und *Sipunculiden* festgehalten wird. Wir müssen uns die historische Ent-

wicklung dieser Anschauung vor Augen halten. Früher vereinigte man die Sipunculiden und Echiuriden mit den Holothuriern, gestützt auf die grobe Aehnlichkeit der äusseren Körperform. Nach genauerer Kenntniss ihres streng bilateralen Baues wurden sie als Gephyreen von den Echinodermen entfernt und zu den Würmern gestellt. Die Vereinigung der Sipunculiden und Echiuriden ist auch nur ein Ueberbleibsel jener alten, auf grobe äusserliche Aehnlichkeit sich stützenden Eintheilung.

Ich hatte schon in meiner Arbeit über Entwicklung von Echiurus, in welcher ich die Ableitung der Echiuriden von den Anneliden gesichert zu haben glaube, auf den Gegensatz zwischen Sipunculiden und Echiuriden hingewiesen. Ich führe aus jener Abhandlung folgenden Satz an: „Es erscheint mir noch zweifelhaft und müsste jedenfalls erst durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen werden, ob die borstenlosen Gephyreen (Sipunculiden) überhaupt schon von gegliederten Formen abstammen, wenn aber dieser Nachweis sich führen liesse, so müssten dieselben doch, wie ich vermuthete, von den Echiuriden getrennt werden und beide Gruppen selbstständig im System der Anneliden angeführt werden.“ Ich kann an diesem Satze nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung nur noch nachdrücklicher festhalten.

Wie oben erörtert wurde, ist es überhaupt zweifelhaft, ob die Sipunculiden von gegliederten Formen abstammen. Wir wollen uns aber die Frage vorlegen, wie das Verhältniss zu den Echiuriden aufzufassen wäre, wenn wir die Voraussetzung gelten liessen, dass die Sipunculiden von einer gegliederten Stammform abzuleiten seien. Ich muss ganz entschieden darauf beharren, dass auch dann die Sipunculiden als eine von den Echiuriden vollkommen getrennte Annelidenform zu betrachten wären. Da sie in ihren morphologischen Charakteren sehr verschieden sind, so müssten sie auch innerhalb des Systemes der Anneliden als vollkommen gesonderte Gruppen aufgeführt werden.

Selbst die Aehnlichkeit der äusseren Körperform hält einer genaueren Betrachtung nicht Stand. Denn während für die Echiuriden eine sehr bedeutende Entwicklung des präoralen Kopflappens charakteristisch ist (Spengel hat zuerst darauf hingewiesen, dass der Echiuridenrüssel diese Bedeutung hat), so ist für die Sipunculiden die vollkommene Reducirung des Kopflappens und eine terminale Lage des Mundes in morphologischer Beziehung kennzeichnend. Dieser Gegensatz ist in dem Bau der Larven sehr auffallend und ebenso im Bau der erwachsenen Thiere

auf das Schärfste ausgeprägt. An eine morphologische Vergleichung des „Rüssels“ in beiden Gruppen wird heute wohl Niemand mehr denken.

Die Entwicklung von *Sipunculus* unterscheidet sich von der des *Echiurus* in demselben Grade, wie von derjenigen der Anneliden im Allgemeinen.

Auch in Bezug auf den inneren anatomischen Bau zeigt *Sipunculus* kaum nähere Beziehungen zu *Echiurus*, als zu irgend einem anderen Anneliden. Es könnte hier nur einige Uebereinstimmung im Bau des Darmcanales geltend gemacht werden, die aber gewiss auf die ähnliche Ernährungsweise zurückführbar ist. Auch ist darauf hinzuweisen, dass wir analoge Eigenthümlichkeiten des Darmcanales selbst bei den unter ähnlichen Verhältnissen lebenden Holothuriern und Spatangiden finden. Man könnte immerhin auch die ventrale Flimmerlinie im Dünndarm der *Sipunculus*larve mit dem gewundenen Flimmerapparat der *Echiurus*larve vergleichen. In jüngster Zeit wurde von v. Drasche¹⁾ auf ein Divertikel, welches an der ventralen Wand des Hinterdarmes in geringer Entfernung vom After bei *Thalassema* gefunden wurde, mit Beziehung auf eine ähnliche Bildung bei *Sipunculus* (nach Pallas und Keferstein) besonderes Gewicht gelegt.

Das Muskelsystem von *Sipunculus* ist schon durch die Retractoren, welche sich durch ihr frühes Auftreten als morphologisch bedeutsam documentiren, von der Muskulatur des *Echiurus* ebenso sehr verschieden, als von der aller anderen Anneliden.

Die grosse Anzahl der peripheren, vom Bauchmark abgehenden Nervenstämme des *Sipunculus* würden, auf einen metamerischen Bau des Thieres bezogen, eine grosse Anzahl von Körpersegmenten bedingen. Die *Echiuriden* aber sind, wie auch aus der Entwicklung erhellt, oligomere Anneliden.

Ich würde diese Andeutungen für ganz ausreichend halten, ich will aber zum Ueberfluss einmal die Vergleichungspunkte betrachten, wie sie beispielsweise neuerdings einer jener Autoren, welche die gegentheilige Meinung vertreten, vorgebracht hat.

Andreae²⁾ schreibt in seinen Beiträgen zur Anatomie und Histologie des *Sipunculus nudus*:

„Das Integument besteht bei den *Sipunculaceen* (und wahrscheinlich bei den *Priapulaceen*) und *Echiuriden* aus denselben

¹⁾ Verh. zoologisch.-bot. Gesellsch., Wien 1881.

²⁾ Andreae, Beitr. z. Anat u. Hist. des *Sipunculus nudus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.

drei Schichten, welche selbst in den feinsten histologischen Details eine nahezu vollständige Uebereinstimmung zeigen.“ Diese drei Schichten nun, die Cuticula, Hypodermis und Cutis, finden sich bekanntlich nicht nur bei Anneliden, sondern auch bei den verschiedensten anderen Thieren ebenso gut ausgebildet. Die angeblich „nahezu vollständige Uebereinstimmung selbst in den feinsten histologischen Details“ besteht in Wirklichkeit nicht. Denn die Hypodermis mit ihren Drüsen und Sinnesorganen, die wegen ihrer charakteristischen Eigenthümlichkeiten hiebei einzig in Frage kommen kann, zeigt in beiden Gruppen einen sehr verschiedenartigen Bau, obwohl *Andreae* an vielen Stellen immer wieder die grosse Aehnlichkeit betont. Man kann wenigstens eine ebenso grosse Aehnlichkeit der entsprechenden Organe noch bei sehr vielen anderen Thieren (Anneliden und anderen) beobachten.

Ferner schreibt derselbe Autor: „Bei den Sipunculaceen (*Sipunculus* und *Phascolosoma*) setzt sich der Muskelschlauch gerade wie bei den Echiuriden aus drei differenten Lagen zusammen, deren Fasern in ganz ähnlicher Weise verlaufen, jedoch in verschiedener Reihenfolge gelagert sind (Diagonalmuskulatur von *Sipunculus* und *Echiurus*), während die Chaetopoden nur zwei Muskelschichten besitzen.“ Vor Allem ist hervorzuheben, dass eine morphologische Vergleichung der angeblich für diese beiden Gruppen in übereinstimmender Weise charakteristischen Diagonalmuskelschichte durchaus unzulässig ist, da dieselbe bei *Echiurus* die innerste Schichte des Muskelschlaches bildet, während sie bei *Sipunculus* nach *Andreae* zwischen den beiden anderen Schichten lagert. Die verschiedene Lage beweist, dass nicht eine Homologie, sondern nur eine Analogie vorliegt. In beiden Fällen war zur grösseren Beweglichkeit der sackförmigen Körperwandung eine Diagonalmuskulatur nothwendig geworden. Dass diese physiologisch gleichartigen Bildungen unabhängig von einander entstanden sind, also nur analog sind, wird eben durch die verschiedene Lagerung klar bewiesen. Oder hält *Andreae* etwa das Hindurchwandern der einen Schichte durch die andere für möglich? — Es ist sodann zu bemerken, dass bei der Vergleichung des Muskelsystems die Wichtigkeit der Retractoren nicht gewürdigt ist; durch welche die Sipunculiden sich ebenso von den Echiuriden, wie von allen anderen Anneliden unterscheiden.

Ueber das Nervensystem finden wir folgende Aeusserung: „Bei den Anneliden findet sich ein doppelter, mit Ganglienknotten und Quercommissuren versehener Bauchstrang, welcher dagegen bei allen

Gephyreen stets einfach und ohne ganglionäre Anschwellungen ist.“ Es ist nun vor Allem unrichtig, dass solche ganglionäre Anschwellungen für alle Anneliden typisch sind. Sie fehlen dem *Polygordius* und anderen niederen Annelidenformen. Uebrigens sind solche ganglionäre Anschwellungen bei *Echiurus* während der Entwicklung zu beobachten, während sie bei *Sipunculus* fehlen. Wir sehen aus der Entwicklungsgeschichte, dass das Bauchmark der Sipunculiden sich in Bezug auf seine Anlage ebenso von dem aller anderen Anneliden, als dem des *Echiurus* unterscheidet. — Wir lesen weiterhin: „Ein Oberschlundganglion, wie es allen Chaetopoden zukommt, fehlt bei den Echiuriden vollständig.“ Die Echiuriden unterscheiden sich hierin (man kann eigentlich nicht von einem Fehlen, sondern nur von einer Reduction des Oberschlundganglion reden) allerdings auffallend von allen anderen Anneliden, aber ebenso sehr auch von *Sipunculus*. *Andreae* selbst bemerkt weiter: „Dieselben gleichen darin den Priapulaceen“ etc. Man sieht, dass dieser Charakter innerhalb der Sipunculiden selbst schwankend ist und daher für die Vergleichung der Gruppen bedeutungslos wird. — Dieser Autor legt endlich ein besonderes Gewicht auf die Nervenringe des *Sipunculus* und *Echiurus* und möchte in der Uebereinstimmung dieser auch eine Stütze für die Zusammenfassung der Sipunculiden und Echiuriden finden. Da hat nun erst in einer neueren Abhandlung *Spengel* gezeigt, dass diese Nervenringe durchaus nicht specielle Charaktere dieser beiden Formen sind, sondern ebenso bei manchen echten Anneliden (Chaetopoden), vielleicht bei den meisten, vorkommen. Auf den Unterschied in der Anzahl der Ringnerven wurde schon oben hingewiesen.

Die grosse Aehnlichkeit in der allgemeinen Organisation — vom morphologischen Gesichtspunkte — kann also wohl einer genaueren Prüfung nicht Stand halten.

III. Die Stellung der Sipunculiden im System.

Aus der vorhergehenden Erörterung können wir folgende Schlüsse resumiren, die vollkommen mit jenen Aufstellungen übereinstimmen, welche ich in meiner Arbeit über *Echiurus* ausgesprochen habe.

Die Sipunculiden zeigen in ihrem Bau und ihrer Entwicklung keine nähere Verwandtschaft zu den Echiuriden. Die Auflösung der Classe der Gephyreen (auch *Phoronis* fällt weg), die

ich in meiner früheren Arbeit zu begründen versuchte, findet in den neueren Ergebnissen ihre Bestätigung.

Die Echiuriden bilden eine Unterordnung der Chaetopoden.

Wir müssen uns nun fragen, welche Stellung die nun isolirte Gruppe der Sipunculiden erhalten soll?

Das hängt davon ab, wie man die phylogenetische Abstammung derselben sich vorstellt.

Ich halte die Ableitung des Sipunculidenstammes von einer gegliederten Urform für sehr zweifelhaft. Ich möchte denselben von jenen ungegliederten Typus sich abzweigen lassen, von welchem *Sagitta*, die Mollusken und auch (durch Erwerbung der Segmentirung) die Anneliden abzuleiten sind. Dieser hypothetische Typus zeigt nachfolgende morphologische Charaktere: nebst den vom Trochozoon-Typus ererbten Eigenthümlichkeiten (Scheitelplatte, Typus des Darmcanales etc.) — secundäre Leibeshöhle (Cölom) — Gegensatz von Kopf und (ungegliedertem) Rumpfabschnitt — provisorische Kopfnieren (vom Trochozoon-Typus ererbt) und definitive Rumpfnieren (in Form eines Paares von schleifenförmigen Organen) — dorsale, im Mesenterium gelegene Aorta — Centralnervensystem in Form einer Scheitelplatte und seitlicher Commissuren im Ectoderm des Kopfabchnittes und eines Paares ventraler Längsnerven im Ectoderm des Rumpfabchnittes. — Ich möchte also jener Stammform ein primitives Centralnervensystem des Rumpfes zuschreiben, von welchem das Bauchmark sowohl bei *Sipunculus*, *Sagitta*, Brachiopoden, Mollusken (Pedalnerven), als auch bei den Archianneliden ¹⁾ sich ableiten liesse. Das Bauchmark von *Sipunculus* hätte sich unabhängig von dem der Anneliden — aber von derselben gemeinschaftlich ererbten Primitivanlage aus — entwickelt. Dieser Annahme folgend, könnte man die Sipunculaceen an derselben Stelle des Systems belassen, wo man bisher die Gephyreen stellte, also zunächst der Classe der Anneliden.

Wollte man aber sich der Ansicht zuneigen, dass die Sipunculiden von einer gegliederten Form, einem Annelid, abstammen, so müsste man sie als Ordnung der Anneliden etwa in Anhang an die anderen Ordnungen derselben bringen.

¹⁾ Vejdovsky l. c. verspricht uns wichtige Aufschlüsse über das bauchmarklose (?) *Aeolosoma*. Wir wollen doch seine definitiven Mittheilungen erwarten, bevor wir die darauf basirten Folgerungen (diphyletische Ableitung der Chaetopoden) anerkennen.

Ueber einige allgemeinere morphologische Fragen.

I. Ueber die Kopfhöhle.

In ihrer Entwicklung erweist sich die Kopfhöhle als eine directe Fortsetzung des Cöloms. Diese Beobachtung stimmt mit jener Auffassung überein, die Kleinenberg aufgestellt hat, dem sich auch Balfour (auf eigene Untersuchungen an Spinnen gestützt) angeschlossen hat.

Ich selbst hatte eine andere Anschauung über die Kopfhöhle ausgesprochen, die sich auf meine Untersuchung der *Polygordius*-Entwicklung stützte. Die von mir bei *Polygordius* beobachteten Thatsachen müssen nun eine andere Deutung erfahren. Das Cölom des Kopfes scheint im Allgemeinen durch ein secundäres Auswachsen von Fortsätzen der Cölomsäcke gebildet zu werden (vergl. auch die Entwicklung von *Amphioxus*). Bei *Polygordius* liegen aber die Verhältnisse nicht so klar, da nur an der parietalen Schichte des Mesoderms ein secundäres Vorwachsen in die Kopfregion, vom Rande des ersten Rumpfsegmentes aus, zu beobachten ist, der Darm aber in das schon früher gebildete Peritoneum der benachbarten hinteren Region hineinrückt. — So lassen sich auch diese Beobachtungen mit jenen anderen neueren nach einem gemeinschaftlichen Gesichtspunkte deuten. Allerdings differirt meine Auffassung des Oesophagusmesoderms noch von derjenigen Kleinenberg's

Ich halte aber überhaupt die schwierige Frage der Auffassung der Kopfhöhlen noch nicht für endgiltig erledigt. Die Untersuchung muss noch über verschiedene Thiere ausgedehnt werden.

II. Entwicklung der Schlundcommissur.

Auch die Bildung der Schlundcommissur bei *Sipunculus* stimmt mit jenem Verhalten überein, auf welches in letzter Zeit namentlich von Kleinenberg grosses Gewicht gelegt wurde. Die Commissur tritt nämlich erst später auf, nachdem der Bauchstrang ohne Verbindung mit der Scheitelplatte entstanden ist und stellt erst secundär den Zusammenhang zwischen diesen beiden Bildungen her.

Ich will hier die Frage erörtern, ob die grosse Bedeutung, welche Kleinenberg und Balfour dieser Aufeinanderfolge der Bildungen beilegen, berechtigt sei. Vor Allem ist zu bemerken, dass die Schlundcommissur nicht etwa auf Kosten der Bauchmarkanlage entsteht, sondern dass sie an Ort und Stelle zu beiden Seiten des Mundes im Ectoderm entsteht, wo sie auch bei den niedrigsten

Annelidenformen zeitlebens liegen bleibt. Es handelt sich also thatsächlich um nichts Anderes, als um die Zeitfolge in der Entwicklung, dass nämlich die Commissurenverdickung am Ectoderm später auftrate, als die Bauchmarkverdickung. Kleinenberg und Balfour sind der Ansicht, dass diese Zeitfolge überall bei den Anneliden statthaben müsse. Dieser Meinung gegenüber kann ich die schon früher von mir gemachten gegentheiligen Beobachtungen hervorheben. Ich selbst hatte wohl, wie man aus meinen Abbildungen über Entwicklung von *Polygordius* ersehen kann, bei dieser Form den Bauchstrang früher auftreten sehen als die Commissuren, ich habe mich aber neuerdings vom Gegentheil überzeugt. Dann muss ich auch daran festhalten, dass bei *Criodrilus* schon vor Bildung der Seitenstränge des Bauchmarkes seitliche Verdickungen des Ectoderms im Kopfabschnitt entstehen, die von der Scheitelplatte aus nach hinten sich erstrecken und die Anlagen der Schlundcommissur repräsentiren. Es ist wohl möglich, dass eine ganz kleine Unterbrechung derselben durch die Wimperrinne bedingt wird. Ebenso ist bei *Echiurus* die Differenzirung der Commissur schon wohlausgebildet, wenn vom Bauchstrang erst die frühesten Entwicklungsstadien vorliegen.

Meine Ansicht von der phylogenetischen Entwicklung des Rumpfnervensystems führt mich zu einem der Auffassung Kleinenberg's und Balfour's ganz entgegengesetzten Schlusse. Ich halte den letzteren Modus für den palingenetischen.

Ich glaube, dass phylogenetisch die ersten Vorläufer des Bauchmarkes (der Anneliden, Sipunculiden, Mollusken etc.) zwei zu beiden Seiten der Bauchlinie verlaufende Längsnerven waren, die innerhalb des Ectoderms lagen. Solche Längsnerven werden mit dem ursprünglichen Centraltheile des Nervensystems mit der Scheitelplatte¹⁾ zweifellos in Verbindung gestanden sein. Die Längsnerven gewinnen in der Rumpfregeion eine bedeutendere Entwicklung und einen mächtigeren Belag von Ganglienzellen, während sie in der Kopfregeion als Commissuren weniger massig sich entwickeln. Dies Verhältniss sowohl, als auch die bedeutende blasenförmige Ausdehnung des Kopftheiles während der Larvenperiode mag die Ursache davon sein, dass die Schlundcommissur

¹⁾ Der Kleinenberg'sche Ringnerv mag wohl eine sehr alte Bildung sein; ich möchte ihn aber gar nicht für einen Centralapparat halten; die Scheitelplatte aber ist der phylogenetisch älteste, aus einer Sinnesplatte sich entwickelnde Theil des centralen Nervenapparates.

in vielen Fällen coenogenetischer Weise später auftritt als die Bauchmarkanlage.

Verhältniss der Trochophora-Axe zur Gastrula-Axe.

Unter jenen Erscheinungen der Sipunculidenentwicklung, welche besonderes theoretisches Interesse in Anspruch nehmen, ist die Lage der Scheitelplatte im Verhältniss zu der primären Gastrula-Axe hervorzuheben. Ich hatte in früheren Untersuchungen bei *Criodrilus* und *Teredo* gefunden, dass die Lage der Scheitelplatte nicht ganz mit dem animalen Pole übereinstimme, sondern dass der letztere etwas mehr nach der Dorsalseite zu liege. Ganz zweifellos liegt ein solches Verhalten bei epibolisch sich entwickelnden Formen, wie z. B. *Tubifex*, *Clepsine*, vor. Rabl¹⁾ nimmt an, dass bei *Planorbis* die Scheitelplatte mit dem animalen Pole übereinstimme; doch scheint mir dies aus seinen Beobachtungen und Abbildungen nicht evident ersichtlich. Auch bei *Chiton* soll nach der Angabe von Kowalevsky die Scheitelplatte genau am animalen Pole sich entwickeln.²⁾ Dem entspricht auch die Darstellung Götte's von der Entwicklung eines Annelids. Bei der Entwicklung von *Sipunculus* kann man mit Sicherheit beobachten, dass die Scheitelplatte genau am animalen Pole sich entwickelt, entsprechend den ähnlichen Beobachtungen dieser Autoren.

Es fragt sich nun, in welchem von beiden Fällen uns das primäre Verhalten vorliege. Ich neige mich entschieden zu der Ansicht, dass die Lagerung der Scheitelplatte am animalen Pole der phylogenetischen Entwicklung entspreche, und dass die excentrische Lagerung auf palingenetische Abkürzung der Entwicklung zurückzuführen sei. Es ist nämlich in dem letzteren Falle das secundäre Ueberwiegen des Rumpfes schon durch eine Veränderung der Massenverhältnisse im Ei vorbereitet und dadurch eine scheinbare Veränderung der Axe herbeigeführt.

Die morphologische Ableitung der Trochophora von der einaxigen Gastrula ist folgende: Die aborale Kuppel der Gastrula wird direct in das Scheitelfeld der Trochophora verwandelt. Es hat also jener vordere Abschnitt, der durch den präoralen Wimperkranz abgegrenzt wird, noch seine ursprüngliche Lage zur Gastrula-axe behalten. In der postoralen Region sind aber Veränderungen aufgetreten, welche den bilateralen Bau der Larve bedingen. Die-

¹⁾ Rabl: Entw. der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. 1879.

²⁾ Zool. Anzeiger. 1879.

selben beruhen darauf, dass durch partielle Schließung der Gastrulamund in eine excentrische Oeffnung übergeht, deren Ränder sich als Oesophagus nach einwärts stülpen. Die excentrische Lage der Mundöffnung mag durch die Bildung des Oesophagus noch schärfer sich ausprägen.

Ich habe die Lage des Scheitelfeldes zur Hauptaxe des radiären Ur-Typus in ähnlicher Weise aufgefasst, wie dies vor Kurzem Kleinenberg gethan hat. Der Weg, auf welchem ich zu demselben Schlusse komme, ist aber ein ganz verschiedener. Während Kleinenberg durch die merkwürdige Hypothese von der Homologie des Ringnerven mit dem der Medusen zur Identifizierung des Scheitelfeldes mit der Umbrella der Medusen kommt, stütze ich mich auf die Beobachtung der Axenverhältnisse der Embryonen.

Tafelerklärung.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

AK Amnioncanal, Rückencanal, der die Kopf- und Rumpf-Amnionhöhle mit einander verbindet.	M ² paarige Urzellen des Mesoderms.
An After.	MP Polzellen des Mesoderms.
Bl blutkörperchenähnliche Zellen der Leibeshöhlenflüssigkeit.	mes Mesodermzellen.
Blg dorsales Blutgefäß.	musc Muskel.
Dpl Darmfaserplatte, oder viscerales Blatt des Mesoderms.	N Rumpfniere, schleifenförmiges Organ.
Dr Drüsiges Anhangsorgan des Oesophagus.	NZ Urzelle der Rumpfniere.
Ect Ectoderm.	oes Oesophagus.
En Endoderm.	o Mund.
Hdr zweizellige Hautdrüsen.	oc Augenflecken.
HD Hinterdarm.	Pig Pigmenteinlagerungen des Hantepithels.
Hpl Hautmuskelblatt oder parietales Blatt des Mesoderms.	Rpl Rumpfplatte, Rpl, d dorsaler Theil.
J Dünndarm.	Rpl, v ventraler Theil derselben.
KAH Kopfamnionhöhle. Ringcanal.	RAH Rumpfamnionhöhle.
KPl Kopfplatte des Embryo.	R Retractoren.
LH secundäre Leibeshöhle (Coelom).	Ra accessorische Retractoren.
M ¹ unpaare Urzelle des Mesoderms.	Ser seröse Embryonalhülle.
	SK Schlundkopf.
	Spl Scheitelplatte.
	WKr postoraler Wimperkranz.
	WS Wimperorgane des Peritoneum.
	ZR Dottermembran, Zona radiata.

Sämmtliche Figuren auf Taf. I—VI sind mittelst der Camera lucida und alle, mit Ausnahme der Fig. 61—68, nach dem lebenden Objecte entworfen.

Die Vergrößerung der Abbildungen, die sich auf die Embryonalentwicklung beziehen, bis zu dem Stadium der jüngsten Larve, also Fig. 1—51, ist durchweg 280 : 1. — Bei den älteren Larven ist die Vergrößerung geringer, und zwar ist die Vergrößerung der Fig. 56 noch 280 : 1, die der Figg. 58, 69 und 70 ist 150 : 1, die Vergrößerung der Fig. 71 aber ist nur 60 : 1. — Die Vergrößerung einzelner Theile, die auf Taf. V und VI abgebildet sind, ist in der speciellen Tafelerklärung angegeben.

Taf. I.

Fig. 1. Das Endstadium der Furchung im optischen Medianschnitt. Die obere Hälfte besteht aus kleineren Ectodermzellen, die untere Hälfte aus den grösseren Endodermzellen, von welchen eine grosse unpaare als Urzelle des Mesoderms fungirt.

Fig. 2. Optischer Frontalschnitt desselben Stadiums.

Fig. 3. Optischer Medianschnitt durch ein etwas späteres Stadium. — Die Ectodermzellen haben sich an die Zona radiata angelegt und zarte Flimmerhaare, welche dieselbe durchdringen, ausgesendet. Die Ur-Mesodermzelle ist noch immer unpaar.

Fig. 4. Optischer Durchschnitt desselben Stadiums, der senkrecht auf die Medianebene und durch die grosse unpaare Ur-Mesodermzelle geführt ist.

Fig. 5. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. — Die Endodermfläche hat sich vollkommen abgeplattet. Die grosse unpaare Mesodermzelle ist soeben in paarige Theilstücke zerfallen. Man sieht noch die Sternfigur, welche die Bildung des neuen Kernes begleitet. An dem entgegengesetzten Rande des Endoderms sieht man eine zufällig eben aus einer Theilung hervorgegangene Endodermzelle; die sphärische Form dieser Zelle war nach wenig Minuten wieder verschwunden, während sie bei der Mesodermzelle dauernd ist.

Fig. 6. Optischer Medianschnitt eines älteren Stadiums. — Die Endodermfläche beginnt sich zu vertiefen.

Fig. 7. Dasselbe Stadium vom Endodermpole gesehen, um die paarigen Ur-Mesodermzellen zu zeigen.

Fig. 8. Optischer Medianschnitt durch ein älteres Stadium. — Die Einstülpung des Endoderms ist noch weiter gediehen. Am animalen Pole ist der Wimperschopf und der Ringcanal (Kopfmamionhöhle) aufgetreten.

Fig. 9. Optischer Frontalschnitt desselben Stadiums; derselbe geht nicht genau durch den animalen Pol. — Man sieht am Gastrulamund die grossen Ectodermzellen, welche die Rumpfplatte liefern.

Fig. 10. Optischer Medianschnitt durch ein älteres Stadium. Das Endoderm ist noch tiefer eingestülpt, die Polzellen des Mesoderms beginnen in die Tiefe zu rücken.

Fig. 11. Optischer Frontalschnitt desselben Stadiums. Man sieht die zwischen Ectoderm und Endoderm liegenden kleineren Tochterzellen der Ur-Mesodermzellen, die grösseren Polzellen sind in Fig. 10 sichtbar. Die seitlichen Ectodermzellen des Gastrulamundrandes, welche die Rumpfplatte zu liefern bestimmt sind, werden schon von den Zellen der Serosa überwuchert.

Fig. 12. Optischer Medianschnitt. Die Polzellen des Mesoderms sind schon vollkommen in die Tiefe gedrückt.

Taf. II.

Fig. 13. Dasselbe Stadium wie in Fig. 12, vom animalen Pole gesehen, im optischen Querschnitt dargestellt. Die Polzellen des Mesoderms liegen in der Schnittfläche. Die zwei kleineren Mesodermzellen, welche bei etwas höherer Einstellung zu sehen sind, wurden mit punktierten Linien in die Abbildung eingezeichnet.

Fig. 14. Derselbe Embryo, ebenfalls vom animalen Pole gesehen, mit Darstellung der Oberfläche. Man sieht den Verlauf des Ringcanales und die Fort-

setzung desselben, den Amnioncanal; ausserdem ist aber auch der weitere Verlauf des letzteren an der vegetativen Seite und sein Uebergang in den noch weit offenen Amnionnabel (freier Rand der Serosa) mit punktirten Linien eingezeichnet. (Vergleiche Fig. 31.)

Fig. 15. Optischer Medianschnitt durch ein älteres Stadium. — Die Bildung der Rumpfplatte ist weiter vorgeschritten.

Fig. 16. Optischer Querschnitt durch dasselbe Stadium; in derselben Weise dargestellt wie Fig. 13. — Jederseits liegen drei Mesodermzellen.

Fig. 17. Optischer Medianschnitt durch ein älteres Stadium.

Fig. 18. Optischer Medianschnitt durch ein noch älteres Stadium; die Schliessung des Gastrulamundes und die Bildung der Rumpfplatte ist noch weiter vorgeschritten.

Fig. 19. Optischer Medianschnitt durch ein älteres Stadium; diese Processe sind noch weiter geliehen; auch das Vorwachsen der Serosa gegen den vegetativen Pol zeigt Fortschritte.

Fig. 20. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Das Verhältniss der Rumpfplatte zur Serosa ist besonders beachtenswerth. Das Mesoderm ist zweischichtig geworden.

Fig. 21. Optischer Frontalschnitt bei anderer Einstellung, mehr der Rückenfläche genähert; derselbe geht durch die zwei Polzellen des Mesoderms.

Fig. 22. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. — Der letzte Rest des Gastrulamundes liegt in der Tiefe der Oesophaguseinwucherung.

Fig. 23. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium; die Oesophaguseinstülpung ist deutlicher ausgeprägt; das Hinterende des Rumpfes beginnt sich zu markiren.

Fig. 24. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Die Lageveränderung der Rumpfplatte, welche aus der Vergleichung mit Fig. 20 ersichtlich wird, ist besonders wichtig. — Die Mesodermstreifen zeigen auf dem Durchschnitt drei Zellen, so wie in Fig. 20; doch ist jetzt aus der Lage der inneren Zelle deutlich ihre Bestimmung als Bildnerin des Darmfaserblattes zu erkennen, während die zwei äusseren Zellen sich als Anlagen des Hautmuskelsblattes erweisen.

Taf. III.

Fig. 25. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. Der vordere Rand der Rumpfplatte ist weiter gegen die Kopfplatte hinaufgerückt. Die Polzelle des Mesoderms, die ausserhalb der Medianebene liegt, ist in die Abbildung eingezeichnet.

Fig. 26. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium; der Oesophagus, der etwas ausserhalb der Schnittebene liegt, ist eingezeichnet. — Die Mesodermstreifen erscheinen hier weiter ausgebildet als in Fig. 24.

Fig. 27. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. Der vordere Rand der Rumpfplatte ist der Kopfplatte schon bedeutend genähert. Die Polzelle, die ausserhalb der Medianebene liegt, ist eingezeichnet.

Fig. 28. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Der Oesophagus, der nicht genau in der Schnittebene liegt, ist in die Figur eingezeichnet; ferner ist auch die seitliche Grenze der Rumpfplatte, wie sie bei der Oberflächenansicht der Ventralseite zu beobachten ist, eingetragen. In den Mesodermstreifen ist ein Spaltrum, die Anlage der Leibeshöhle, aufgetreten.

Fig. 29. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. Der Oesophagus ist verlängert. An der Rückenseite tritt als seichte Grube die Hinterdarm-einstülpung auf. In die Zeichnung ist die Flächenansicht des linksseitigen Mesodermstreifens, der ausserhalb der Schnittebene liegt, eingetragen. Unter den Zellen desselben fällt eine gelbliche Zelle, die Bildnerin der Rumpfniere, auf.

Fig. 30. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Hier ist das Lageverhältniss der Nierenbildungszelle zu beachten. Der Verlauf der Rumpfplatte an der ventralen Oberfläche ist eingezeichnet.

Fig. 31. Derselbe Embryo vom Rücken gesehen; zur Darstellung der Kopf- und Rumpf-Amnionhöhle und des sie verbindenden Rückencanales.

Fig. 32. Optischer Medianschnitt durch ein späteres Stadium. Die Nierenanlage, die etwas ausserhalb der optischen Schnittebene liegt, ist in die Figur eingetragen. Die Ausbreitung des Mesoderms nach vorne ist weiter vorgeschritten.

Fig. 33. Optischer Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Der Verlauf der Rumpfplatte an der ventralen Oberfläche ist eingezeichnet.

Fig. 34. Optischer Querschnitt (senkrecht auf die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Achse) durch dasselbe Stadium, in der Höhe des Oesophagus geführt. Die Pigmentflecke der Kopfplatte, welche bei oberflächlicher Einstellung zu sehen sind, wurden zur Orientirung eingetragen.

Fig. 35. Optischer Querschnitt, dem vorhergehenden parallel geführt; aus der Region hinter der Mundöffnung.

Fig. 36. Optischer Querschnitt, den beiden vorhergehenden parallel, in der Höhe der Nierenanlagen.

Taf. IV.

Fig. 37. Späteres Stadium von der Seite gesehen. — Der postorale Flimmerkranz ist aufgetreten. Der Hinterdarm ist gegen die Endodermhöhle durchgebrochen. Die Nieren sind weiter ausgebildet. Am Eingang des Oesophagus ist die Anlage des drüsigen Anhangsorganes zu beobachten. Im Ectoderm sind blau pigmentirte Einlagerungen aufgetreten.

Fig. 38. Optischer Querschnitt durch dasselbe Stadium, in der Höhe der Nierenanlagen geführt.

Fig. 39. Späteres Stadium von der Seite gesehen. Der Verlauf des Dünndarmabschnittes ist schon asymmetrisch. Die Anlage des Schlundkopfes ist zu bemerken.

Fig. 40. Optischer Sagittalschnitt, seitlich von der Medianebene durch dasselbe Stadium.

Fig. 41. Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen, von der Seite gesehen.

Fig. 42. Dasselbe Stadium, vom hinteren Körperpole gesehen.

Fig. 43. Derselbe Embryo; optischer Querschnitt in der Höhe des Hinterdarmes.

Fig. 44. Optischer Querschnitt in der Höhe des Oesophagus. Der Umriss des Rumpfes, sowie die Anhangsorgane des Oesophagus, welche bei etwas tieferer Einstellung zu sehen sind, sowie die Pigmentflecke des Scheitelfeldes, welche bei oberflächlicher Einstellung erscheinen, sind eingezeichnet worden.

Fig. 45. Seitenansicht. Die Eihaut beginnt am hinteren Pole einzureissen. Das Hinterende des Rumpfes drängt sich durch die Rissöffnung vor.

Fig. 46. Rückenansicht. Beinahe der ganze Rumpf hat sich schon von der Eihaut befreit.

Fig. 47. Rückenansicht des Kopftheiles. Die Kopfmamionhöhle vergrößert sich und die den Wimperschopf tragende Ectodermpartie wird zu einem langen Zapfen ausgezogen.

Fig. 48. Verkürzung dieses Zapfens nach seiner Lösung von der Eihaut; Durchschlüpfen des Wimperschopfes durch die Poren der *Zona radiata*.

Taf. V.

Fig. 49. Seitenansicht eines eben ausgeschlüpften Embryos, der noch die Eihaut, helmartig am Scheitelfelde festgeheftet, trägt.

Fig. 50. Rückenansicht des Vorderendes von einem ähnlichen Stadium.

Fig. 51. Seitenansicht einer Larve, zwei Tage nach dem Abwerfen der Eihaut.

Fig. 52. Accessorischer Muskel, derselbe, der in Fig. 51 mit Ra bezeichnet ist, bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 53. Blutkörperchenähnliche Zelle aus der Leibeshöhlenflüssigkeit.

Fig. 54. Drüsiges Anhangsorgan des Oesophagus, a) von der Seite gesehen, b) frontale Ansicht.

Fig. 55. Schleifenförmige Niere, ebenfalls vom Stadium der Fig. 51.

Fig. 56. Aeltere Larve von jenem Stadium, wo die Anlage des Bauchmarks als Ectodermverdickung vorliegt; im eingestülpten Zustande dargestellt.

Fig. 57. Schlundkopf derselben Larve. a) in natürlicher Lage mit den kolbigen Drüsenzellen, die wahrscheinlich zu diesem Organ gehören; b) in künstlich ausgestülptem Zustande.

Fig. 58. Aeltere Larve mit vollkommen abgespaltenem Bauchmark, welches schon durch eine Mesodermschichte vom Epithel getrennt ist. Schlundring noch nicht vollkommen ausgebildet. Am Hinterende des Körpers eingestülptes Tastorgan.

Fig. 59. Leibeshöhlenepithel mit den schüsselförmigen Flimmerorganen im optischen Durchschnitt; von derselben Larve.

Fig. 60. Ein Stück des Hautmuskelschlauches derselben Larve.

Taf. VI.

Fig. 61. Optischer Längsschnitt der ventralen Leibeswand des Rumpfes, von einer Larve, die etwas älter ist, als die in Fig. 51 abgebildete. In der vorderen Region des Rumpfes sind die Zellkerne in der Bauchlinie dichter angeordnet. Osmium-Picrocarmin-Präparat. Vergr. d. Fig. 61–68 ist 280:1.

Fig. 62. Flächenansicht, nach demselben Objecte, wie Fig. 61 gezeichnet. Es ist die Stelle, wo die Zellkerne sich häufen, dargestellt.

Fig. 63. Optischer Längsschnitt aus einer Larve, wo die Bauchstrangverdickung schon bis an das Hinterende des Rumpfes reicht, doch ist dieselbe noch einschichtig. Osmium-Picrocarmin-Präparat.

Fig. 64. Dasselbe Object von der Bauchseite gesehen. Der Rumpf ist in Flächenansicht gezeichnet, der Kopfabschnitt im optischen Durchschnitt.

Fig. 65. Späteres Stadium, wo die Bauchstrangverdickung mit Ausnahme des Hinterendes mehrschichtig ist. Präparat.

Fig. 66. Die Bauchstrangverdickung ist in ihrer ganzen Ausdehnung mehrschichtig. Präparat.

Fig. 67. Querschnitt durch die mehrschichtige Bauchstrangverdickung.

Fig. 68. Flächenansicht derselben.

Fig. 69. Larve in dem ersten Stadium der Metamorphose. Der Kopfabschnitt ist bedeutend reducirt. Die Einschnürung zwischen Kopf und Rumpf ist geschwunden.

Fig. 70. Dasselbe Stadium im eingestülpten Zustande.

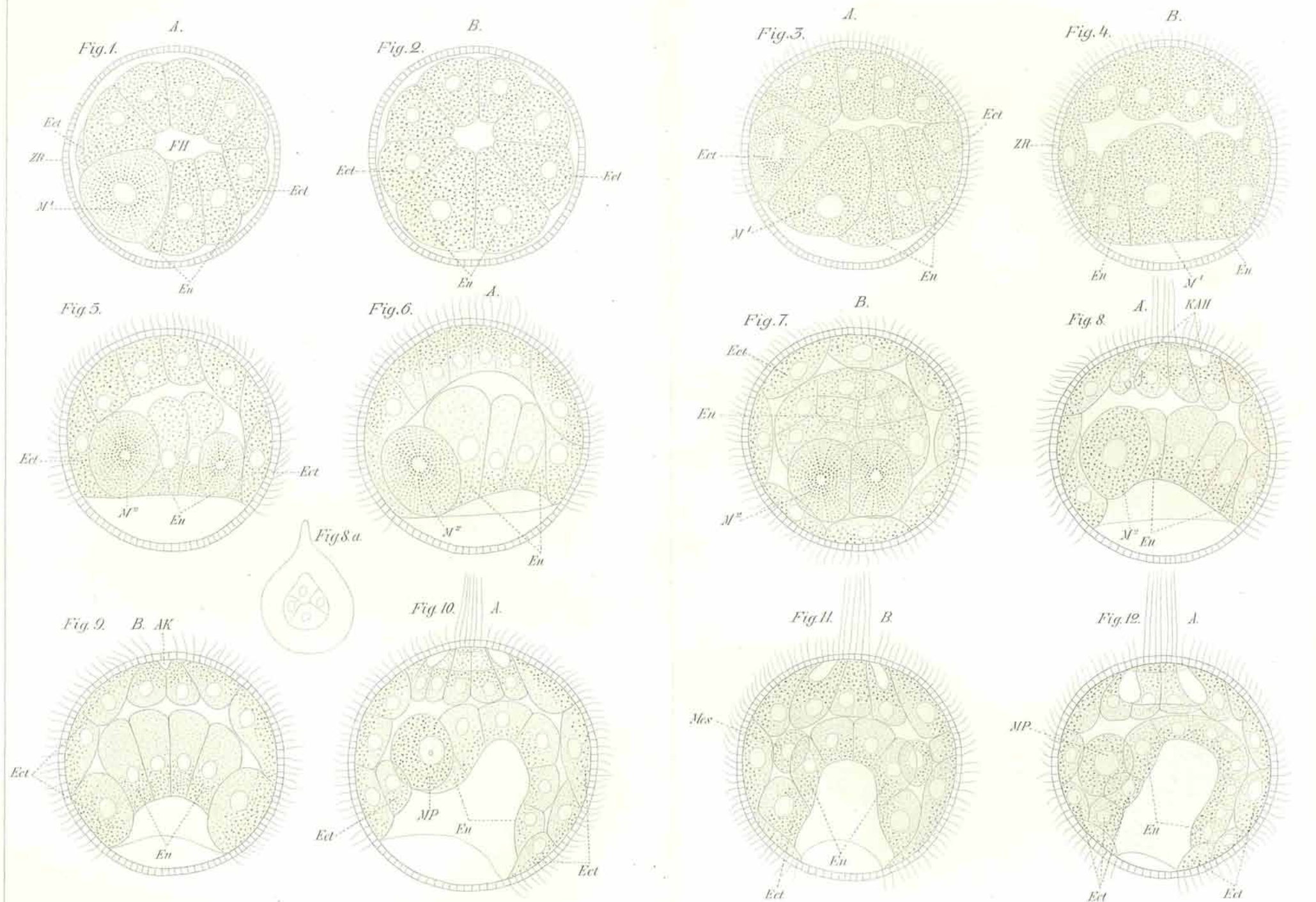
Fig. 71. *Sipunculus* nach vollendeter Metamorphose.

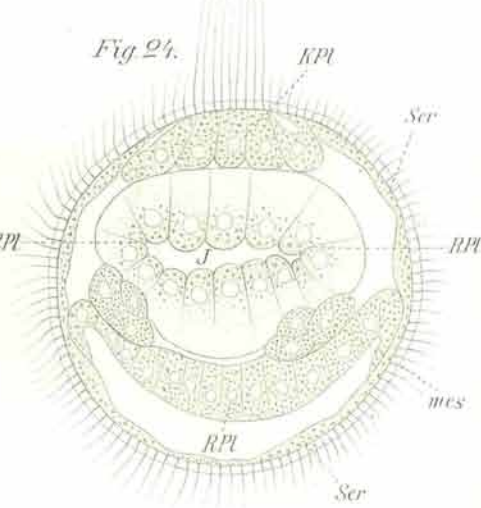
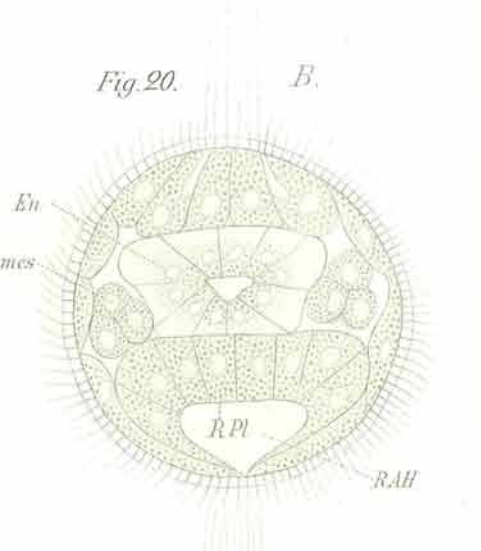
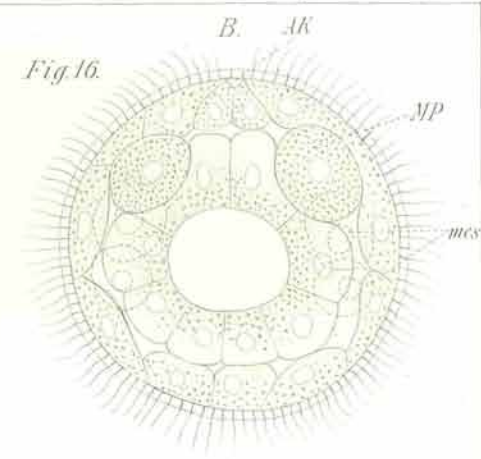
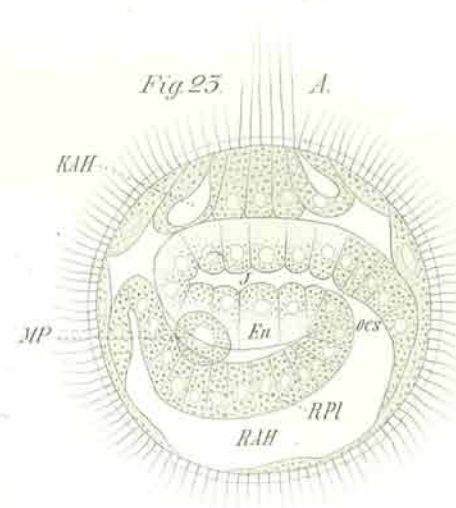
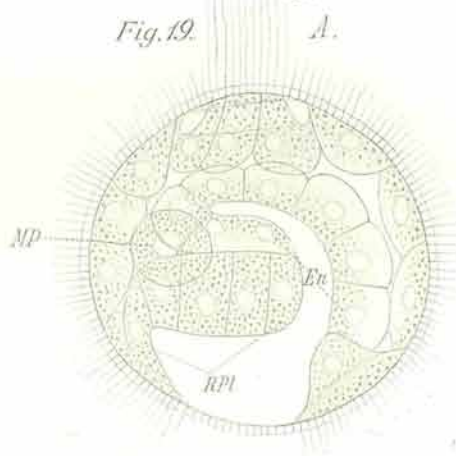
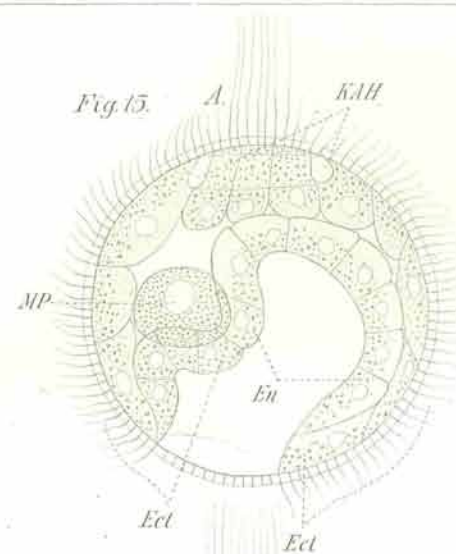
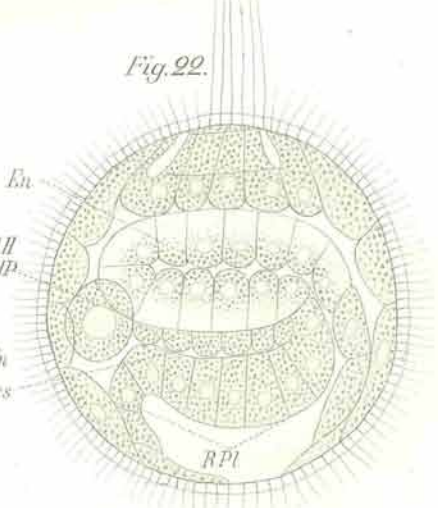
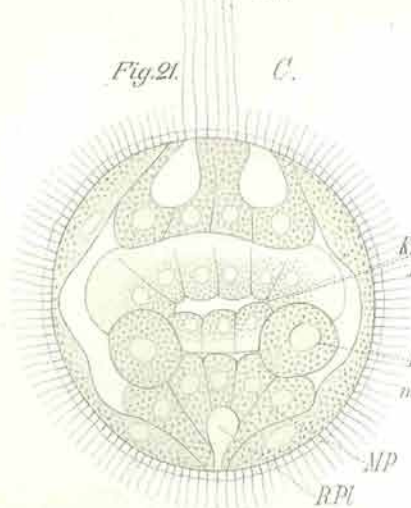
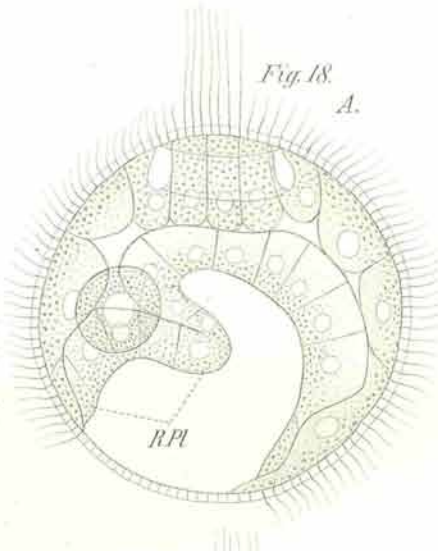
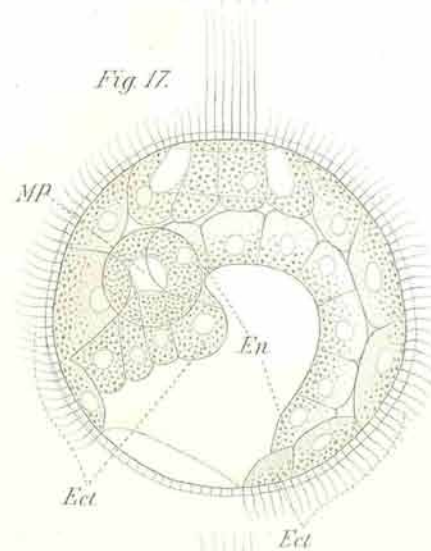
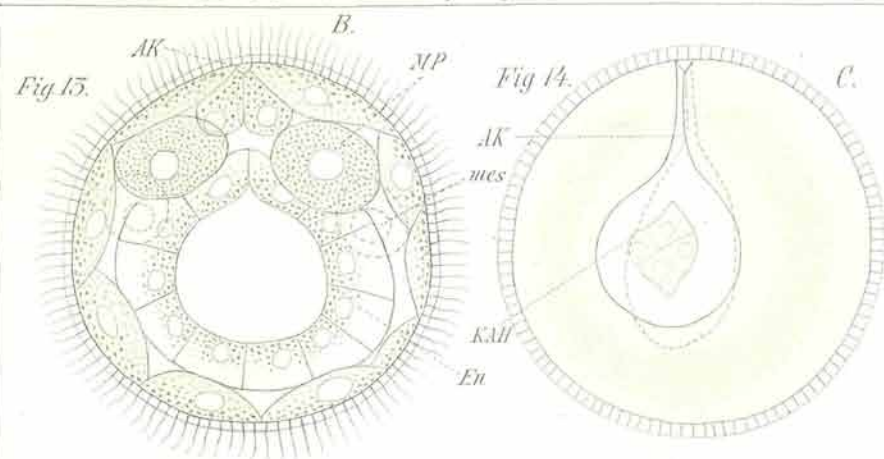
Fig. 72. Vorderende desselben stärker vergrößert.

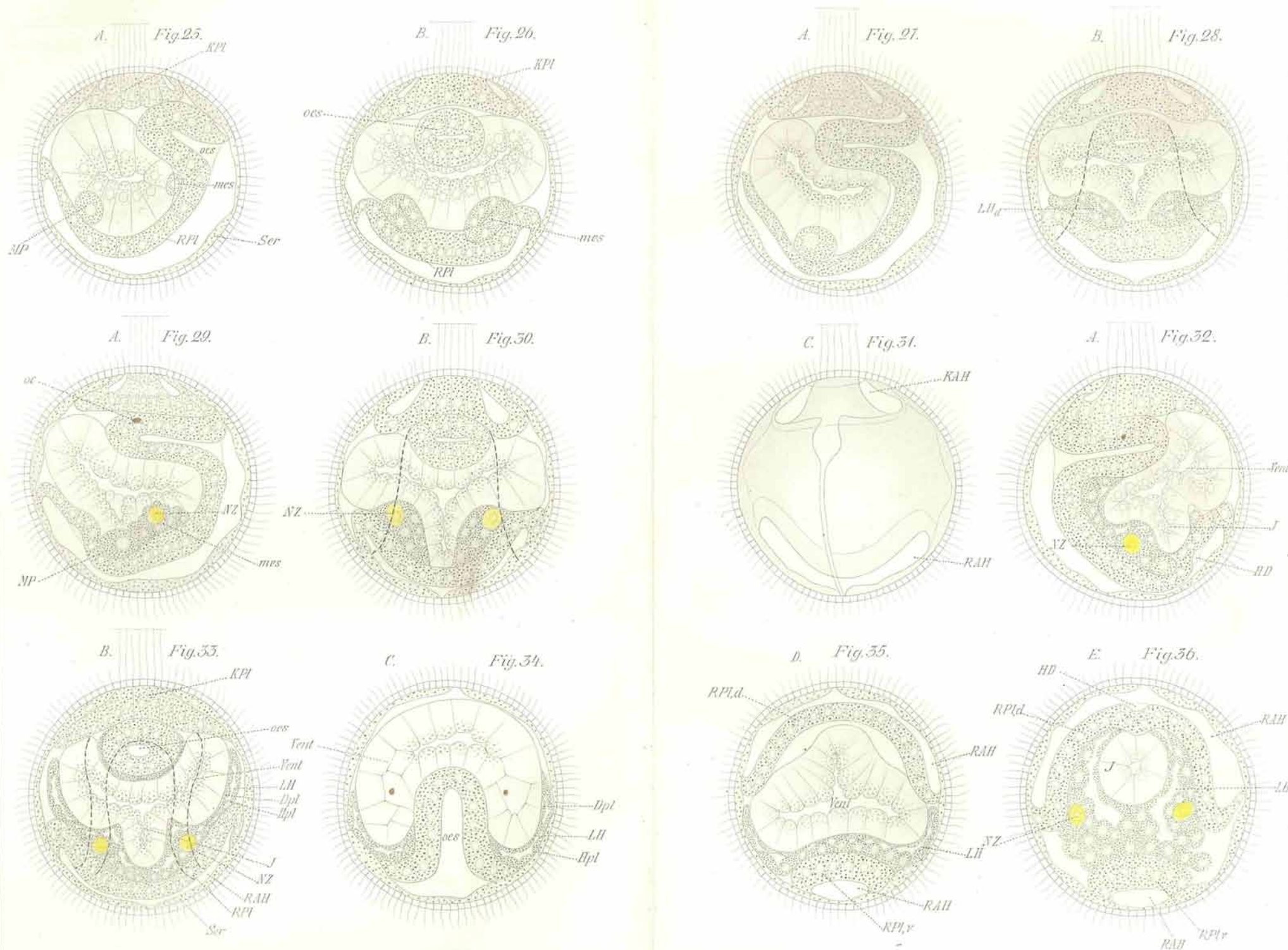
Fig. 73. Vorderende eines einige Tage älteren *Sipunculus*, an welchem Andeutungen der ersten Tentakeln sich zeigen.

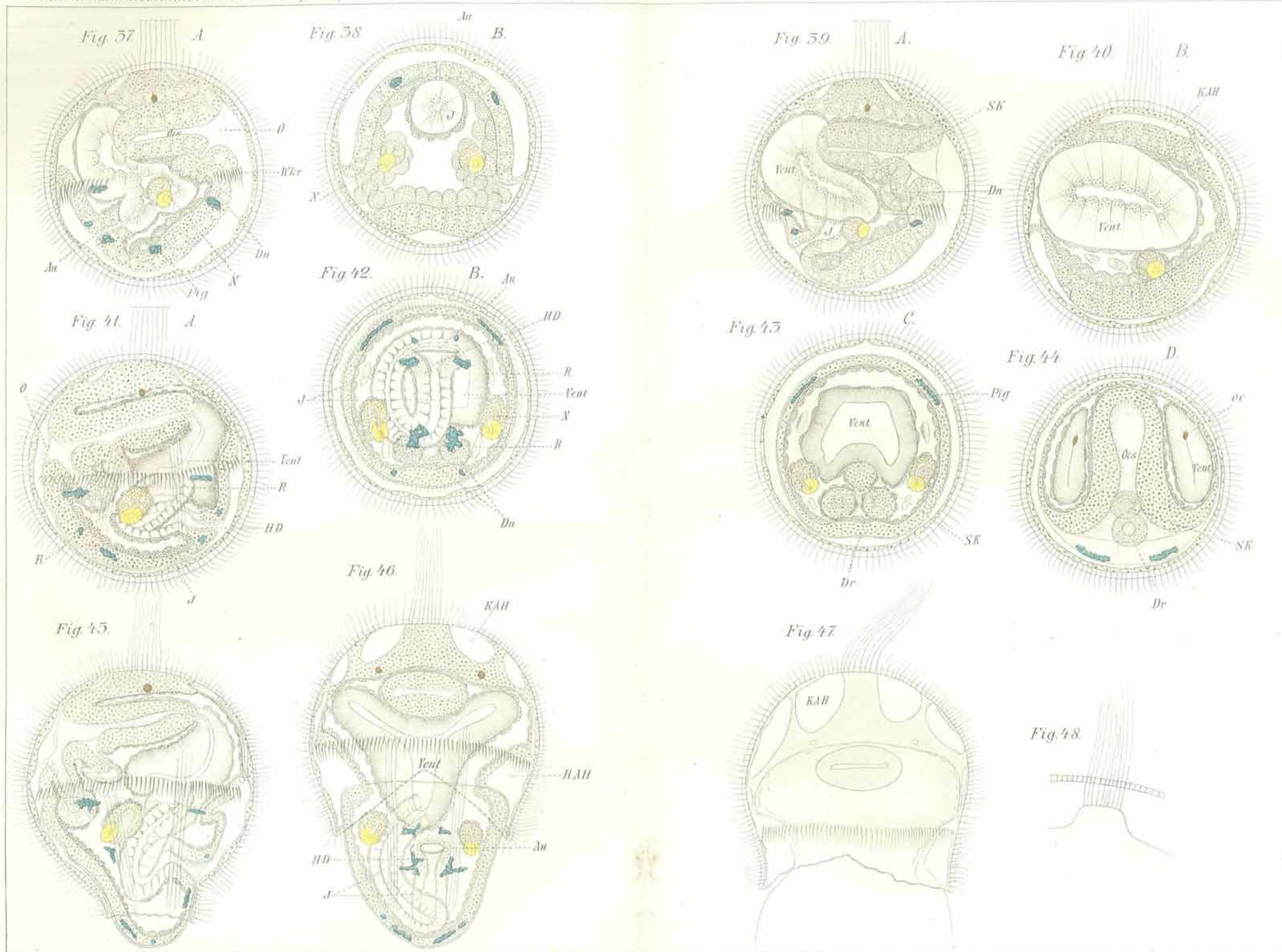
Fig. 74. Die Flimmerorgane vom dorsalen Mundrande vom Stadium der Fig. 71. (Auf Taf. V.)

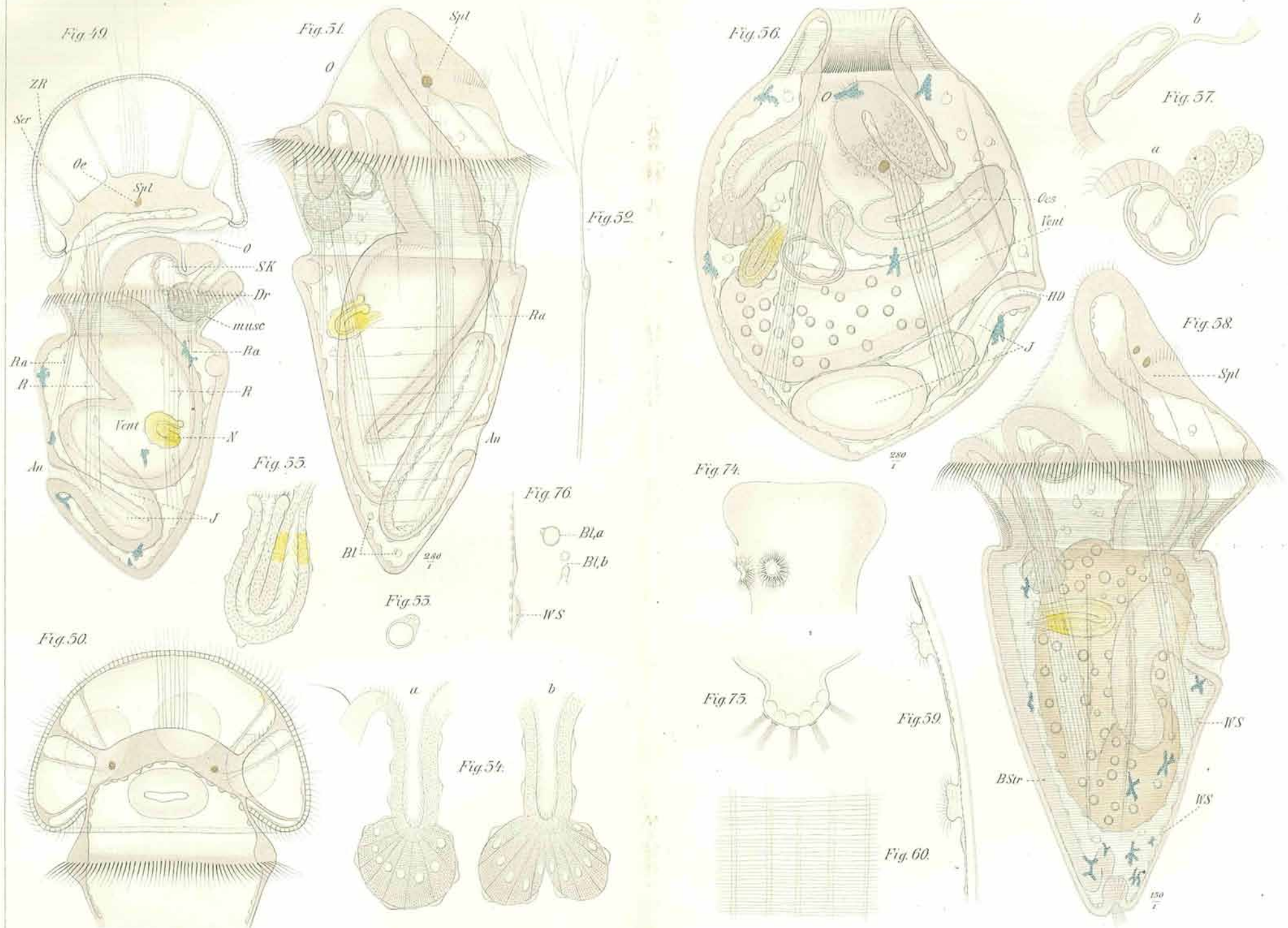
Fig. 75. Hinterende des *Sipunculus* der Fig. 71. (Auf Taf. V.)











ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [5_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: [Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. \(Mit sechs Tafeln\) 61-140](#)