

Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden.

Von

W. Bergmann

aus Maracaybo.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XVII—XIX.

Bei den im Nachfolgenden dargestellten Untersuchungen suchte ich unter den Anneliden solche Formen auf, welche sich hinsichtlich der Entstehung der Eier von der gewöhnlichen Art der Eibildung abweichend verhalten. Als eine solche Form erwies sich *Onuphis tubicola* in so fern, als schon die Ovarien ein eigenartiges Verhalten zeigen und die Oocyten mit einem Komplex von Nährzellen ausgestattet sind, wie Letzteres auch schon früher bei verschiedenen anderen Anneliden beobachtet wurde. *Hesione* dagegen ist in Bezug auf die Eibildung desshalb von Interesse, weil bei ihr wirkliche Zwitterdrüsen vorhanden sind, die dicht neben einander weibliche und männliche Keimzellen enthalten (EISIG). Mit diesen Untersuchungen stehen die an den Cephalopoden vorgenommenen nur im losen Zusammenhang, hier kam es besonders darauf an, den Ursprung der Eier, die eigenthümliche, von RAY LANKESTER seiner Zeit bereits sehr eingehend und sorgfältig beschriebene Faltenbildung am Follikel, sowie die Entstehungsweise des Chorions zu studiren.

Das Material wurde zum Theil durch das zoologische Institut von der Zoologischen Station in Neapel bezogen, größtentheils aber von mir selbst bei einem Aufenthalt in Neapel gesammelt. Ich darf die Gelegenheit benutzen, dem Königlich Preussischen Kultusministerium für die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Station, so wie den Herren der Station und besonders Herrn Dr. LO BIANCO für die mir freundlichst geleistete Beihilfe meinen verbindlichen Dank abzustatten. Sodann bin ich vor Allem Herrn Professor KORSCHOLT für die Anregung zu diesen Untersuchungen und die beständig dabei

gewährte Unterstützung zu Dank verpflichtet, dergleichen Herrn Dr. MEISENHEIMER, der mir in freundlichster Weise seine Hilfe bei der Vollendung der Arbeit zu Theil werden ließ, als mich äußere Umstände nöthigten, dieselbe abzuschließen und ein vorübergehendes Augenleiden meine Arbeitskraft stark gelähmt hatte. Dieses war auch die Veranlassung, dass ich meine Untersuchungen, speciell diejenigen über die Eibildung der Cephalopoden leider nicht in dem Umfange zu Ende führen und zu einem so befriedigenden Abschluss bringen konnte, wie dies Anfangs beabsichtigt war, auch vermochte ich deshalb nur einen Theil der beigegebenen Figuren selbst herzustellen, während ich für die Ausführung der übrigen Herrn Cand. O. PÖRZSCH zu Dank verpflichtet bin.

I. Die Eibildung bei *Onuphis tubicola*.

Eine Anzahl der von mir untersuchten Formen, z. B. *Rhynchobolus convolutus*, *Staurocephalus rudolphii*, *Siphonostoma diplochaeta*, zeigte die bei der Eibildung der marinen Anneliden ziemlich allgemein gültigen Verhältnisse, d. h. die Eier bilden sich bei ihnen aus dem Peritonealepithel der Dissepimente oder aus demjenigen an der Gabelung der Parapodien. Auf die Eibildung der angeführten Formen möchte ich daher weiter nicht eingehen. Dagegen stellten sich bei *Onuphis* wesentlich andere Verhältnisse heraus. Zur Untersuchung benutzte ich nur mit Sublimatlösung konservirtes Material, da alle übrigen Reagentien die Gewebe entweder zu spröde machten oder auch Schrumpfung hervorriefen.

Nach Entfernung der harten hornartigen Röhren wurde der Wurm der Länge nach an der dorsalen Seite aufgeschnitten. Das ganze Thier zählt ungefähr 110 bis 120 Segmente. Von etwa dem 31. bis zum 73. Segment war die Leibeshöhle der geschlechtsreifen Weibchen vollständig mit Eiern der verschiedensten Entwicklungsstadien angefüllt, von denen ich eine Serie von Totalpräparaten zur Kontrolle der Schnittserien anfertigte. Letztere wurden in Längs- und Querrichtung hergestellt und ich legte wegen einiger besonderer Punkte vor Allem Gewicht auf die Lückenlosigkeit dieser Serien.

Das Eigenthümliche an den Oocyten von *Onuphis tubicola* ist das Vorhandensein einer Gruppe von Zellen, die der Oocyte eng anliegen. Wie wir sehen werden, handelt es sich um Nährzellen. Sehen wir uns in der einschlägigen Litteratur um, so finden wir bei den Anneliden über die Eibildung unter Verwendung von Nährzellen eine ganze Anzahl von Angaben. So sehen wir bei *Ophryotrocha puerilis*

eine Nährzelle [KORSCHOLT (20 b), BRAEM (4), bei *Myxostoma* je eine an jedem Pol des Eies (WHEELER, 33). Eben so finden wir bei *Tomopteris* eine Anzahl zu einer Zellkappe vereinigte Zellen, CLAPARÈDE (9), VEJDOVSKÝ (30), FULLARTON (16), CHUN (6), PRINCE (24)] und bei *Diopatra cuprea* zwei Zellstränge, die wohl auch als Nährzellen betrachtet werden müssen (ANDREWS, 1).

Weiterhin beschrieben VEJDOVSKÝ und SPENGLER Gruppen von Zellen, die dem heranwachsenden Ei von *Bonellia* ansitzen und Ähnliches kommt auch noch bei anderen Anneliden vor. Ich möchte hier im Einzelnen darauf nicht eingehen, sondern verweise auf den allgemeinen Theil des Lehrbuches von KORSCHOLT und HEIDER, in welchem diese Verhältnisse (p. 348 ff.) eingehend behandelt sind.

1. Entstehung der Keimzellen, ihre Beziehung zum Peritonealepithel und die Loslösung von diesem.

In der Bildung der Eier tritt uns bei *Onuphis* schon bald ein recht bedeutender Unterschied von anderen Formen entgegen. Bei diesen erfolgt die Differenzirung von Ei und Nährzellen bereits in dem als Wucherung des Peritonealepithels entstehenden Ovarium, wie man es (nach KORSCHOLT) bei *Ophryotrocha*, (nach CHUN) bei *Tomopteris* und Anderen erkennt. Ein »Ovarium« in diesem Sinne ist bei *Onuphis tubicola* nicht vorhanden. An den Dissepimenten vom 31. bis zum 73. Segment finden sich ziemlich zahlreich kleine Zellanhäufungen (Taf. XVII, Fig. 1), die ich für Wucherungen des Peritonealepithels halte. Diese Wucherungen gleichen auffallend den Zellkomplexen, auf die ich nun zu sprechen komme. Es sind dies spindelförmige Gruppen von kleinen runden Zellen, 60 bis 100 an der Zahl, die einen verhältnismäßig großen, stark färbbaren Kern besitzen und frei in der Leibeshöhle schwimmen (Fig. 2—4). In der Mitte liegt ein von Plasma erfüllter Raum, der frei von Kernen ist, die Kerne gruppieren sich um denselben.

Bei einigen dieser Zellgruppen, die meist in der Nähe des Dissepimentes und nach den Parapodien zu liegen, sieht man allmählich Veränderungen in der Struktur der Kerne sich vollziehen. Das Chromatin, das Anfangs ziemlich gleichmäßig durch den Kern vertheilt war, ordnet sich jetzt knäuel förmig an. Es findet offenbar eine lebhaft Vermehrung der Kerne und Zellen in dem ganzen Zellkomplex statt. Dieselbe bildet die Einleitung zu einer Theilung der Zellgruppen selbst. Bald sieht man in der Mitte der Gruppe eine Einschnürung auftreten, die immer tiefer wird. Die Zellgruppe schnürt

sich in der Mitte durch, während die beiden Hälften noch zusammenhängen, nehmen die Kerne schon die regelmäßige Lage um den, diesen kleinen Zellgruppen charakteristischen kernfreien Raum ein (Taf. XVII, Fig. 3), welche der spindelförmigen Gestalt der ganzen Gruppe entspricht. Nach vollzogener Theilung unterscheiden sich die Theilgruppen von den ursprünglichen Gruppen nur durch die Zahl der Zellen, welche zwischen 30 bis 50 beträgt.

Sonst ähneln die Zellen durchaus jenen der ursprünglichen Gruppen. Diese selbst möchte ich den schwimmenden Ovarien der *Echinorhynchen* vergleichen (KORSCHULT und HEIDER, Allg. Theil Fig. 166), da auch aus ihnen heraus Eier sich differenzieren, wenn auch freilich auf weniger einfache Weise wie bei den Acanthocephalen.

Die Zellgruppen, die noch dem Dissepiment ansitzen, zeigen eben so wie die schon losgelösten Gruppen eine Anzahl von peripheren Zellen, die sich deutlich von den übrigen Zellen der Wucherung unterscheiden. Sie besitzen einen hellen, meist länglichovalen Kern, der jedoch manchmal, wohl in Folge des von den übrigen Zellen ausgeübten Druckes eine fast dreieckige Form annimmt.

Es handelt sich hier wohl um Peritonealzellen, die sich nicht in demselben Sinne wie die anderen Zellen differenzieren, und die nun eine Art von Follikel epithel um die Gruppe bilden (Taf. XVII, Fig. 1, 3 und 4).

Die Theilgruppen zeigen nach erfolgter Theilung ebenfalls diese Follikelzellen, wie ich sie nennen will, und es scheint, als ob bei der Theilung jede Theilgruppe eine annähernd gleiche Zahl von Keim- und Follikelzellen erhält. Ob sich die beiden Theilgruppen auf die ursprüngliche Zahl von Zellen ergänzen können und sich dann noch einmal theilen, oder ob es nur die eine Gruppe vermag, während die andere sich nun weiter differenziert, oder ob bei beiden nunmehr sofort die weitere Differenzierung erfolgt, habe ich nicht feststellen können. Am wahrscheinlichsten scheint mir der zweite Fall zu sein, denn da ich nur eine geringe Zahl von Zellwucherungen fand, so möchte ich die ursprünglichen vielzelligen Zellhaufen für schwimmende Ovarien halten, die im Stande sind, immer wieder, wenn sie die nöthige Zellenzahl wieder erlangt haben, eine neue, kleinere Zellgruppe abzugeben.

2. Die Oocyte und ihre Nährzellen.

Betrachten wir die Zellen einer Theilgruppe, so sehen wir, dass alle Zellen zunächst an Größe gleichmäßig zunehmen. Bald jedoch

übertrifft eine, an dem einen Pole der spindelförmigen Gruppe gelegene Zelle ihre Nachbarinnen an Größe. Ihr Kern wächst ebenfalls. Er wird heller und das Chromatin wird feinkörnig und vertheilt sich gleichmäßig in ihm (Taf. XVII, Fig. 5 *ei*), kurz er nimmt den Charakter des Keimbläschens an und die am Pole liegende Zelle ist zur jungen Oocyte geworden. Während diese letztere sich nun rasch vergrößert, nehmen auch noch die Nährzellen, denn als solche müssen wir wohl die übrigen Zellen der Gruppe ansprechen, an Größe zu, jedoch bedeutend langsamer (Taf. XVII, Fig. 5, 6, 7, 8).

Wenn die Oocyte ungefähr die Größe des Zellhaufens erreicht hat, hört das Wachsthum der Nährzellen auf. Diese haben jetzt einen auffallend großen Kern, in dem das Chromatin in Brocken zerfallen ist, und zwar ordnen sich die größeren Brocken an der Peripherie des Kernes an. Auch in diesen älteren Stadien sind noch einige Follikelkerne zu erkennen, jedoch liegen diese stets nur den Nährzellen, niemals dem Ei an (Taf. XVII, Fig. 8 und 10). Je älter das Stadium ist, desto dunkler färben sich die Follikelkerne. Sie scheinen allmählich zu degeneriren.

Bis zu dem Zeitpunkt, in dem das Ei die Größe der Nährzellgruppe erreicht, nehmen auch letztere konstant an Größe zu (Fig. 8). Jetzt ändern sich jedoch die Verhältnisse, indem das Ei schnell heranwächst und die Nährzellgruppe ihm gegenüber zurücktritt, was man im hohen Maße in einem späteren Stadium (Fig. 9) erkennt. Schon bedeutend früher begann die Bildung der Dotterhaut (*Zona radiata*) sich vorzubereiten.

3. Bildung der *Zona radiata*.

An der Peripherie der Oocyte, den Nährzellen gegenüber, nimmt das Ooplasma eine streifige großvacuolige Struktur an (Taf. XVII, Fig. 10). Das Plasma ordnet sich gewissermaßen in kleinen Säulen an; dies ist das erste Anzeichen eines Beginns der Ausscheidung der Dotterhaut, die eine *Zona radiata* darstellt.

Bei der Bildung der *Zona radiata* scheint das Keimbläschen eine wichtige Rolle zu spielen, denn man sieht auf diesem, jedoch auch noch auf älteren Stadien (Fig. 10 und 11) häufig einen Streifen Protoplasma, der bedeutend dunkler gefärbt ist, als das umgebende Ooplasma, und der gewöhnlich vom Keimbläschen nach der den Nährzellen gegenüber liegenden Seite zieht. An dieser Stelle sahen wir das Plasma sich zuerst streifig anordnen und hier gelangt thatsächlich später die *Zona radiata* zuerst zur Abscheidung. Das Verhalten

des Keimbläschens erinnert sehr an die Antheilnahme des Kernes von Eiern und anderen Zellen an gewissen Aufnahme- und Abscheidungsprocessen, wie sie besonders von KORSCHOLT (20a) in ausgedehntem Maße beobachtet worden sind.

An der Stelle, an der die Nährzellen dem Ei anliegen, fehlt zunächst die streifige Struktur des Ooplasmas. Dort, wo der dunkler gefärbte Plasmastreifen nach der Peripherie zieht und sich die Plasmastreifung zeigt, finden wir zuerst eine ganz feine homogene Membran, die an der Berührungsstelle der Oocyte mit den Nährzellen noch fehlt. Dies hängt wahrscheinlich mit der Nothwendigkeit einer längeren ausgiebigen Ernährung der letzteren durch die Nährzellen zusammen.

Dass eine solche Ernährung thatsächlich stattfindet, kann man sehr leicht an älteren Oocyten, bei denen die Zona radiata schon vollständig ausgebildet ist und auch schon der Dotter zum großen Theil abgeschieden ist, sehen.

Bei solchen Oocyten zieht ein Streifen feinkörnigen, hellen Protoplasmas, der ganz frei von den sich dunkel färbenden Dotterschollen ist, von dem Keimbläschen aus nach den Nährzellen zu, eine Erscheinung, die eben so wie die vorher erwähnte von KORSCHOLT (20a) an den Eiern verschiedener Thiere, besonders von Insekten beobachtet und mit der Antheilnahme des Kernes an der ernährenden Thätigkeit der Zelle erklärt worden ist. In ähnlicher Weise hat z. B. auch STAUFFACHER (28) am Ei von *Cyclus* besonders differenzirte Partien des Ooplasmas beschrieben, die vom Keimbläschen aus nach der Peripherie und speciell nach den ernährenden Zellen hinziehen.

Doch kehren wir nun zu der Bildung der Zona radiata zurück. Bald nach dem Auftreten der sie gewissermaßen vorbereitenden Strukturen an dem einen Pol des Eies sehen wir die Dotterhaut bereits um das ganze Ei als eine sehr dünne und völlig homogene Membran ausgeschieden (Taf. XVII, Fig. 12). Die Vacuolen am äußersten Rande sind kleiner, also die Plasmasäulen niedriger geworden. Die Dottermembran nimmt nun langsam an Dicke zu, bleibt jedoch noch eine Zeit lang völlig homogen (Fig. 13, 14). Bald jedoch können wir eine Schichtung wahrnehmen, und zwar so, dass eine nach innen, also der Streifenschicht des Ooplasmas anliegende Schicht, die andererseits von der äußeren Lage scharf gesondert ist, sich dunkler färbt und weniger stark lichtbrechend ist als die äußere Lage.

In späteren Stadien gelangen mehrere Schichten zur Sonderung, die am meisten nach innen gelegene, d. h. also die zuletzt ausge-

schiedene, ist immer die dunkelste. Die bisher ganz glatte Oberfläche der Zona radiata beginnt nun unregelmäßig zu werden (Fig. 15). Von ihrer Ausgestaltung wird weiter unten noch die Rede sein.

Etwas später sehen wir die Masse der Zona radiata zwischen den einzelnen Schichtflächen vacuolig werden. Es bilden sich fortlaufende Reihen von Lückenräumen. Die Zwischensubstanz zwischen den Hohlräumen nimmt ein doppelt T-förmiges Aussehen an. Die Reihen von Lückenräumen verlaufen jedoch nicht durch die ganzen Schichten, sondern sie treten bald hier bald dort in einer Schicht, und bald in dieser bald in jener Schicht auf. Die Unebenheiten der Oberfläche vertiefen sich (Fig. 16).

Im nächsten Stadium erkennt man noch immer die konzentrische Schichtung der Zona radiata, jedoch läuft jetzt durch die ganze Dicke derselben eine sehr feine radiäre Streifung, die der Zona radiata ihr charakteristisches Aussehen verleiht und die wohl aus den zwischen den einzelnen Schichten liegenden Lückenreihen entstanden ist, indem diese sich allmählich durch die übrigen Schichten erstreckten (Fig. 17). Die Oberfläche zeigt jetzt in ziemlich regelmäßigen Abständen Vertiefungen von kreisförmiger Gestalt (Fig. 17—19). Die Streifung geht überall gleichmäßig bis zur Oberfläche, einerlei ob dieselbe glatt ist, oder Vertiefungen zeigt (Fig. 17 und 18); die Streifung im peripheren Ooplasma ist unregelmäßig geworden.

In dem folgenden Stadium ist die Zona radiata vollständig ausgebildet. Die konzentrische Schichtung ist vollständig verschwunden und nur die radiäre Streifung durchsetzt die sonst ganz homogene Masse der Zona radiata (Fig. 18). Eine Basalmembran (unsere Grenzschicht) der Zona ist auch jetzt noch, wie in den früheren Stadien, vorhanden, jedoch ist sie sehr dünn geworden. Die Streifung des Protoplasmas ist vollständig verschwunden.

Dass wir die Zona radiata im vorliegenden Fall als eine Dotterhaut und nicht etwa als ein Chorion anzusprechen haben, beweist die vollständige Abwesenheit eines Follikelepithels in der Umgebung der Oocyte. Zwar zeigen die besprochenen flachen Kerne in der Umgebung der Zellgruppe das Vorhandensein eines Follikels um die Nährzellgruppe an, aber keinesfalls schließt dies die Oocyte mit ein.

Die Zona radiata wird von der Oocyte abgeschieden. Dass es sich hier um eine richtige Sekretion und nicht um eine allmähliche Umwandlung des Ooplasmas handelt, dafür spricht die jederzeit scharfe Grenze zwischen diesem und der Zona radiata. Fände eine

Umwandlung statt, so würde ein allmählicher Übergang von der Struktur des Plasmas zu der strukturlosen Masse der *Zona radiata* vorhanden sein. Andererseits spricht auch die in jüngeren Stadien vorhandene Schichtung der *Zona radiata* dafür und die streifige Struktur des peripheren Ooplasmas scheint mir auch auf eine sekretorische Thätigkeit der Oocyte hinzuweisen.

Die Ausbildung der Dotterhaut als *Zona radiata* ist eine sehr verbreitete Erscheinung und findet sich bei Echinodermen, Würmern, Mollusken und vor Allem bei den Wirbelthieren. Wir verweisen in dieser Hinsicht ebenfalls auf die von KORSCHOLT und HEIDER (p. 271 ff.) gegebene Darstellung.

Recht gleichartig scheint die *Zona radiata*, die BROCK (5) in seiner Arbeit über die Geschlechtsorgane der Knochenfische beschreibt, in ihrer Bildung mit dem Gebilde zu sein, das ich bei *Onuphis* als *Zona radiata* bezeichnete. Bei den von BROCK beschriebenen Formen besitzen die Eier jedoch einen Follikel, dessen Epithel sogar Fortsätze durch die Poren der *Zona radiata* hindurchsenden soll.

Von vorn herein schien es also nicht ausgeschlossen, dass es sich hier bei der *Zona radiata* nicht um eine Dotterhaut, sondern um eine Abscheidung des Follikel-epithels handelt, wie auch thatsächlich bei der Beschreibung dieser Hülle an Wirbelthiereiern die Auffassung als Chorion wiederholt vertreten wurde, während man jetzt wohl ziemlich allgemein der Ansicht ist, dass die Bildung der *Zona radiata* auch der Wirbelthiereier vom Ei ausgeht. Ich verweise nur auf die Arbeiten von WALDEYER, KÖLLIKER, BALFOUR, BROCK, EIMER, E. L. MARK, EIGENMANN, GIACOMINI, PALADINO, sowie auf die neue zusammenfassende Darstellung von KORSCHOLT und HEIDER.

Auch eine ähnliche Randschicht des Ooplasmas von streifigem Bau, wie ich sie von *Onuphis* beschrieb, ist an Wirbelthieren wiederholt zur Beobachtung gelangt [GEGENBAUR (17), EIMER (15), BROCK (5)] und es ist sehr wahrscheinlich, dass sie nicht, wie man vermuthet hat, mit den Fortsätzen der Follikelzellen, sondern vielmehr mit der Vorbereitung zur Abscheidung der *Zona radiata* zusammenhängt.

Wie erwähnt, kommt eine *Zona radiata* auch nicht selten an den Eiern wirbelloser Thiere vor und dürfte dann ihre Entstehung ebenfalls vom Ei aus nehmen.

Dies gilt z. B. nach GÉROULD (17a) von der Eihülle der Holothuriern, die bekanntlich eine *Zona radiata* darstellen kann. Eigenartig wird dieselbe von CRÉTY (12) bei den von ihm beobachteten Holothurieneiern aufgefasst, indem hier die radiäre Streifung der Ausdruck der vom

Follikelepithel abgegebenen feinkörnigen Nährsubstanz sein würde (*Holothuria Poli* und *tubulosa*). Dementsprechend tritt die radiäre Streifung später zurück und die ganze Zona radiata verliert überhaupt an Umfang.

Nach HAMANN'S Angabe soll dieselbe übrigens bei Holothuriern direkt als Abscheidung des Follikels entstehen, was wohl nicht wahrscheinlich ist und auch mit den Angaben der anderen Autoren nicht vereinbar ist. Bei *Onuphis* liegen die Verhältnisse, wie schon erwähnt, in so fern günstiger als ein Follikelepithel um die Oocyte nicht vorhanden ist und über die Natur der Zona radiata als Dottermembran also kein Zweifel entstehen kann.

Das Keimbläschen.

Das Keimbläschen unterscheidet sich bei Beginn der Differenzierung nur wenig von den Nährzellkernen. Es ist etwas größer und heller als diese und die Chromatinbrocken liegen in ihm weitläufiger zerstreut (Taf. XVII Fig. 5). Während das Ei wächst, vergrößert sich auch das Keimbläschen. An seiner Peripherie tritt eine Anzahl von stark färbbaren Brocken auf (Taf. XVII Fig. 6) und im Inneren ein großer, sich intensiv färbender Keimfleck (Taf. XVII Fig. 11). Der Keimfleck scheint später wieder in eine Anzahl (fünf bis sieben) kleinerer Nucleolen zu zerfallen; jedenfalls findet man diese dann in solcher Anzahl vor.

4. Schicksal der Nährzellen.

Zu der Zeit, in welcher die Oocyte die Größe der Nährzellgruppe erlangt hat, erreicht diese letztere ihre höchste Entwicklung. Mit dem weiteren Wachsthum der Oocyte nimmt die Nährzellgruppe allmählich an Umfang ab. Die frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit schwimmende Oocyte bedarf ihrer nicht mehr. Wenn das Ei seine vollständige Ausbildung erreicht hat, werden die Nährzellen abgestoßen. Man kann diese Loslösung leicht beobachten, wenn man eine große Oocyte mit ihrer Nährzellgruppe unter dem Deckglas einem gelinden Druck aussetzt. Bei der Präparation und auch auf Schnitten begegnet man häufig solchen losgelösten Nährzellgruppen, die allmählich degenerieren.

5. Litteratur zum Abschnitt Eibildung bei *Onuphis*.

1. E. A. ANDREWS, Reproductive Organs in *Diopatra*. Journ. Morph. Boston. Vol. V. 1891. p. 113—122. Pl. VII, VIII.
2. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880.

Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. 287

3. F. M. BALFOUR, A monograph of the development of Elasmobranch fishes. 1878. (Memorial edition. Vol. I and IV. 1885.)
4. F. BRAEM, Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis* Mezz. Diese Zeitschr. 1893. Bd. LVII. p. 187—223. Taf. X, XI.
5. J. BROCK, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878. p. 505—572. Taf. XXVIII, XXIX.
6. C. CHUN, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Bibl. zool. (CHUN u. LEUCKART) Heft. I. 1888. 66 pag. 4 Taf.
7. E. CLAPARÈDE, Glanures zootomiques parmi les annélides de Port Vendres. (Pyrénées orientales.) Mémoires de la société de Physique et d'histoire naturelle de Genève. Tome XVII. p. 463—600. 18 Taf.
8. Derselbe, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mémoires etc. Tome XIX. 1868. p. 313—584. 16 Taf.
9. Derselbe, Les Annélides etc. (seconde partie). Mémoires etc. Tome XX. p. 1—225. Taf. XVII—XXXI.
10. Derselbe, Les Annélides etc. (supplément). Mémoires etc. Tome XX. p. 365—542. Taf. I—XIII.
11. Derselbe, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. An der Küste der Normandie angestellt. p. 220. 18 Taf. Leipzig 1863.
12. C. CRETÿ, Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico. Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. IV. 1895.
13. E. EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.
14. C. H. EIGENMANN, On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XIX. 1890.
15. TH. EIMER, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. für mikr. Anat. VIII. Bd. 1872.
16. J. H. FULLARTON, On the generative Organs and products of *Tomopteris onisciformis*. Zool. Jahrb. Morph. Abth. VIII. Bd. 1895.
17. C. GEGENBAUR, Über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. MÜLL. Archiv. 1861.
- 17a. J. H. GEROULD, The anatomy and histology of *Caudina*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXIX. 1896.
18. E. GIACOMINI, Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci. Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della università di Roma. Roma 1895—1896.
- 18a. O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Die Holothurien. Jena 1884.
19. I. IJIMA, On the origin and growth of the eggs and egg-strings in *Nepheleis* etc. Quart. Journ. Vol. XXII. 1882.
- 20a. E. KORSCHOLT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. Abth. III. Bd. 1889.
- 20b. Derselbe, Über *Ophryotrocha puerilis* Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpochaeta cingulata* nov. gen. nov. spec.). Diese Zeitschr. LVII. Bd. 1893. p. 224—289. Taf. XII—XV.
- 20c. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. Allgem. Theil. I. u. II. Aufl. Jena 1902.

21. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreich. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. I. 1874.
- 21a. E. L. MARK, Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XIX. 1890.
22. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. VII. Bd. 1886—1887.
23. ED. PRINCE, On the Ova of Tomopteris onisciformis. Rep. 57 Meet. Brit. Ass. Adr. Sc. p. 769 (71).
24. G. PALADINO, I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule folliculari e la formazione della Zona pellucida. Anat. Anz. V. Bd. 1890.
25. G. RETZIUS, Die Intercellularbrücken des Eierstockes und der Follikelzellen, sowie die Entwicklung der Zona pellucida. Hygiea. (Festschr.) 1890 u. Verh. d. Anat. Ges. Berlin. 1889.
26. K. SEMPER, Eibildung von Thalassema. (Citirt von H. LUDWIG.) Die Eibildung im Thierreich. p. 53.
27. S. W. SPENGLER, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von Bonellia. Mitth. Zool. Station Neapel. I. Bd. 1879.
28. H. STAUFFACHER, Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* L. Jena 1898.
29. F. VEJDOVSKÝ, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Diese Zeitschr. XXXI. Bd. 1878.
30. Derselbe, Über die Eibildung und die Männchen von *Bonellia viridis*. Idem. XXXI. Bd. 1878.
31. W. WALDEYER, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
32. W. M. WHEELER, The sexual phases of *Myzostoma*. Mitth. Zool. Station Neapel. XII. Bd. 1897.

II. Über die Eibildung in der Zwitterdrüse von *Hesione sicula*.

Von *Hesione sicula* konnte ich leider, da ich die Untersuchungen erst später vornahm, nur konservirtes Material studiren, doch wäre es wünschenswerth gewesen, auch das lebende Objekt heranzuziehen, um ein abschließendes Urtheil über einige Punkte zu gewinnen, die ich an meinem Material nicht mit völliger Sicherheit zu entscheiden vermochte. Ich denke hier besonders an die Beziehungen des Blutgefäßsystems und des Peritonealepithels zu den Geschlechtsorganen.

1. Vertheilung der Geschlechtsorgane und Beziehung derselben zum Körper.

Beim Öffnen des Wurmes von der Dorsalseite fällt eine Anzahl schlauchförmiger Gebilde auf, die gruppenweise vom 6.—16. Segment zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie liegen. Von einem Mittelpunkt aus, der genau über der Ansatzstelle eines Parapodiums liegt, strahlen die Schläuche nach allen Seiten aus. In den Schläuchen erkennt man Eier von verschiedener Größe. Der ganze Raum zwi-

sehen den Eiern wird von einer körnigen Masse ausgefüllt, die, wie wir sehen werden, aus Samenzellen besteht.

Die ganze Zwitterdrüse, denn dass es eine solche ist, hat schon EISIG gezeigt, wird von einem hellen Strang durchzogen, dem Blutgefäß, das sich am proximalen Theil von einem Hauptstamme abzweigt und an dem distalen Ende wieder aus der Zwitterdrüse austritt. An der Austrittsstelle ist das Blutgefäß so zart, dass es bei der Präparation trotz der größten Vorsicht meist abreißt. Eine derartige Umlagerung der Blutgefäße durch die Keimzellen bzw. eine Entstehung der letzteren in der Umgebung von Blutgefäßen wird auch sonst bei Anneliden beobachtet, ich erinnere z. B. an die von FAUVEL für *Ampharete*, sowie von MALAQUIN für *Haplosyllis* gegebene Darstellung. Auch hier liegen die jüngeren Keimzellen der Wand des Blutgefäßes näher an, die älteren weiter von ihm entfernt.

An gefärbten Totalpräparaten sieht man jedoch stets ein kleines Stück des abgerissenen Blutgefäßes über das distale Ende der Zwitterdrüse hinausragen (Taf. XVIII, Fig. 27). Auch an Schnittserien durch das Ende der Zwitterdrüse gelang es mir, das Austreten des Blutgefäßes nachzuweisen (Taf. XVII, Fig. 20).

CLAPARÈDE und EISIG halten das centrale Blutgefäß für ein blind endigendes Divertikel des Blutgefäßsystems, EISIG spricht speciell von einem Divertikel der Wundernetze, die oberhalb der Parapodien liegen und zwischen die Arterien und die in das Bauchgefäß mündenden Venen eingeschaltet sind.

An meinem Material konnte ich den Verlauf dieses Wundernetzes nicht feststellen. Ich vermute jedoch, dass es sich nicht um ein blindes Divertikel desselben handelt, denn in einem solchen müsste der Blutstrom sich stauen, sondern dass man es nur mit einer Schlinge des Wundernetzes zu thun hat. Das große Blutgefäß traf ich an Querschnitten durch die Körperwand und Längsschnitten durch die Zwitterdrüsen stets quer getroffen, es verläuft also in der Längsrichtung des Thieres; von ihm zweigen sich die einzelnen Gefäße, welche die Zwitterdrüsen durchziehen, ab.

Dieser längsziehende Gefäßstamm ist durch ein Ligament mit der Leibeshöhlenwand verbunden. Dieses Ligament erscheint meist nur als eine dünne Membran, manchmal erweitert es sich jedoch an der Basis und zuweilen auch weiter oben nach dem Gefäß zu. In diesen Erweiterungen liegen blasig strukturirte Hohlräume.

Ich vermute, dass wir elastische Fasern vor uns haben, die das Ligament durchziehen und aussteifen, kann dies aber nicht mit

Bestimmtheit behaupten, da, wie gesagt, mein Material hierfür nicht ausreichte.

2. Bau der Zwitterdrüse und Vertheilung der Keimzellen.

Die Achse der Zwitterdrüse wird von dem Blutgefäß gebildet. Die langgestreckten flachen Kerne seiner Wandung sind besonders deutlich in Längsschnitten sichtbar (Taf. XVII, Fig. 20, 21). Nach außen zu wird das Blutgefäß von dem Peritonealepithel umkleidet, dann folgen junge Ei- und Spermazellen, denen sich noch weiter nach außen zu immer ältere Genitalprodukte anschließen (Taf. XVIII, Fig. 23). Umkleidet wird das ganze Gebilde von einem flachzelligen Epithel, dessen platte Kerne in Fig. 23 und Fig. 26 Taf. XVIII deutlich erkennbar sind. EISIG giebt an, dass die ganze Zwitterdrüse von keinerlei Hülle umgeben ist und sowohl Eier wie Spermatozoen frei in die Leibeshöhle hineinragen. Dies bezieht sich vielleicht auf ältere Ausbildungsstufen der Zwitterdrüse, in den früheren, von mir untersuchten Stadien ohne die ausgebildeten Spermatozoen war die erwähnte äußere Bekleidung wie gesagt in der oben angegebenen Weise vorhanden.

An der Verzweigungsstelle des Blutgefäßes und noch eine kurze Strecke an diesem hinauf, findet man regelmäßig nur männliche Keimzellen, die alle ungefähr auf ein und derselben Entwicklungsstufe stehen (Taf. XVII, Fig. 21, Taf. XVIII, Fig. 27). Weiter nach oben sind Eier und Spermazellen in verschiedenen Ausbildungsstadien vorhanden, welche in Längsschnitten, besonders aber in Querschnitten, eine gruppenweise Anordnung zeigen (Taf. XVIII, Fig. 22, 23).

Es rührt diese Anordnung von einer Art Acinus- oder Follikelbildung her, indem von dem das Blutgefäß umkleidenden Epithel zarte Scheidewände mit einigen, sich sofort durch ihr verschiedenes Aussehen von den Spermazellen unterscheidenden Kernen nach dem Überzugsepithel ziehen und so die Gruppen, welche von Ei- und Samenzellen gemeinschaftlich gebildet werden, von einander trennen (Taf. XVIII, Fig. 26 *f.w.*).

3. Entstehung und weitere Ausbildung der Eier.

Wie wir sahen, liegt um das Blutgefäß ein Epithel, dessen große Kerne noch keine Spur von irgend welcher Differenzirung zeigen. Aus diesem gemeinsamen Mutterboden bilden sich nun, wie schon EISIG beobachtete, gleichzeitig Spermazellen und Oocyten. Taf. XVIII, Fig. 25 zeigt den Übergang der dicht am Blutgefäße liegenden indifferenten

Keimzellen zu Spermazellen. Je weiter nach außen die Spermafollikel liegen, desto mehr nähern sich die verschiedenen Zellelemente ihrer Ausbildung (Taf. XVIII, Fig. 22, 23). Taf. XVIII, Fig. 24 zeigt eine noch ziemlich junge Oocyte. Solche junge Oocyten konnte ich an den von mir untersuchten Objekten nur verhältnismäßig selten beobachten und daher gelingt es auch nicht leicht, den Übergang von den indifferenten Keimzellen zu den jungen Oocyten festzustellen, doch kann sich derselbe offenbar nur hier an dieser Stelle vollziehen. In der jungen Oocyte liegt bereits der große helle Kern mit einem verhältnismäßig großen Nucleolus; das Ooplasma ist noch sehr wenig umfangreich. Keimbläschen und Keimfleck nehmen an Größe zu, jedoch langsamer als die Oocyte. Diese zeigt häufig eine längliche oder auch birnförmige Gestalt (Taf. XVIII, Fig. 22), wie sie EISIG beschreibt. Jedoch konnte ich niemals beobachten, dass die Oocyte mit einem Stiel der Blutgefäßwand ansaß.

Meist liegen in den älteren Eiern die Keimbläschen nach dem Blutgefäß zu, was wohl mit der Ernährung des Eies vom Blutgefäß aus zusammenhängt, und in der Weise aufzufassen ist, wie KORSCHOLT dies von den Eizellen vieler Thiere in seinen Beiträgen zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns (1889) beschrieb.

Den Keimfleck älterer Eier findet man häufig aus einer dunkelgefärbten und einer helleren Hälfte zusammengesetzt (Fig. 23), er zeigt also ein ähnliches Verhalten, wie es neuerdings (1899) von OBST bei Lamellibranchiaten und anderen Thierformen eingehend untersucht wurde.

Selbst die ältesten Eier, die ich vor mir hatte und welche das Überzugsepithel bereits vorbuchteten, zeigten noch keine Spur irgend welcher Eihülle. Weiter möchte ich hier auf das Verhalten der Geschlechtsprodukte in der Zwitterdrüse von *Hesione* nicht eingehen, hoffe jedoch später noch eingehende Mittheilungen darüber machen zu können, da es meine Absicht ist, die begonnenen Untersuchungen über die Genitalorgane der Anneliden weiter fortzusetzen.

Was das eigenartige Verhalten der *Hesione* hinsichtlich der gleichzeitigen Entstehung von männlichen und weiblichen Genitalzellen in derselben Keimdrüse betrifft, so wird dasselbe gelegentlich auch bei anderen Anneliden angetroffen, wenn es auch im Ganzen recht selten ist. So giebt es EISIG auch kurz von *Tyrrhena* an und KORSCHOLT beschrieb ein ähnliches Verhalten von *Ophryotrocha puerilis*. Bei den letztgenannten Anneliden kann übrigens durch frühzeitigere Ausbildung der männlichen Geschlechtszellen eine Proterandrie ein-

treten und Ähnliches kommt auch bei anderen Formen vor (*Myxostoma* nach WHEELER, *Stichostemma* nach MONTGOMERY). Auf diese und die bekannten Verhältnisse derjenigen anderen Thierformen, bei denen männliche und weibliche Zellen in derselben Geschlechtsdrüse neben einander vorkommen, möchte ich hier nicht weiter eingehen, sondern ebenfalls auf die im Allg. Theil des Lehrbuches von KORSCHULT und HEIDER (p. 365 ff.) gegebene Darstellung verweisen.

4. Litteratur zu dem Abschnitt über die Eibildung von Hesione.

1. J. F. BABOR, Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. K. zool. Bot. Ges. Wien. 1898.
2. E. CLAPARÈDE, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868.
3. H. EISIG, Über das Vorkommen eines schwimmbblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitth. Zool. Station Neapel. II. Bd. 1881.
4. P. FAUVEL, Recherches sur les Ampharétiens etc. Bull. scient. France Belg. Tome XXX. 1897.
5. E. KORSCHULT, Über Ophryotrocha puerilis Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpachaeta cingulata* nov. gen. nov. spec.).
6. A. MALAQUIN, Recherches sur les Syllidiens. Mém. Soc. Sc. Lille 1893.
7. TH. MONTGOMERY, *Stichostemma* Eilhardi. Diese Zeitschr. LIX. Bd. 1895.
8. P. OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken u. Arachnoïden. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
9. W. M. WHEELER, The sexual phases of *Myzostoma*. Mitth. Zool. Station Neapel. XII. Bd. 1897.

III. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung bei den Cephalopoden.

1. Entstehung und Ausbildung der Eier.

Die folgenden Angaben über die Entstehung der Oocyten bei Cephalopoden beziehen sich auf die Decapoden, von denen namentlich die jungen Ovarien von *Illex coindetii* sehr klare Verhältnisse aufwiesen. Das bindegewebige Stroma des Ovariums, in welchem Oocyten der verschiedensten Ausbildungsstadien liegen, wird von einem flachzelligen Epithel überzogen, dem Überzugsepithel der Leibeshöhlenwandung (Fig. 28 *ü.e*). Dieses Epithel ist die eigentliche Keimstätte der jungen Oocyten; einzelne seiner Zellen nehmen ein von den übrigen abweichendes Aussehen an; ihr Kern vergrößert sich, indem das Chromatin desselben sich in größeren Körnchen der Wandung anlegt, während das Innere heller und fast körnchenfrei erscheint, nimmt er das blasse Aussehen der Kerne junger Keimzellen an (Fig. 29 *ei₁*). Starke Veränderungen des Kernes in der folgenden Wachstumsperiode verleihen der Zelle sodann das normale Aussehen

junger Oocyten, der Kern vergrößert sich stark, wird hell bläschenförmig und zeigt im Inneren einen dunkleren Kernkörper. Das Ooplasma ist gleichfalls weit umfangreicher geworden, es buchtet sich in das Innere des Eierstocksstromas vor (Fig. 29 *ei*₂), und löst sich endlich, nachdem es eine bestimmte Größe erreicht hat, sammt einigen anhaftenden Zellen des Überzugsepithels von diesem ab und wandert in das Eierstocksstroma hinein (Fig. 29 *ei*₃), in welchem es nun die ovariellen Eihüllen erhält, während Ooplasma und Eikern selbst eine Reihe weiterer Veränderungen durchmachen.

Ganz ähnlich verhält sich in Bezug auf die Eibildung *Sepiola rondeletii*, nur waren die Verhältnisse hier in Folge der stärkeren Falten der Ovarialwandung nicht so klar zu übersehen, an günstig getroffenen Stellen war jedoch ohne Weiteres der gleiche Zusammenhang jüngster Oocyten mit dem Überzugsepithel, ihr allmähliches Wachstum und schließliche Loslösung zu beobachten.

Diese Darstellung der Eibildung bei Decapoden bestätigt den von BROCK in Form einer Vermuthung ausgesprochenen Gedanken einer epithelialen Entstehung der Eier von *Argonauta argo*. Das Keimepithel wirklich nachzuweisen, gelang allerdings auch BROCK eben so wenig wie seinen Vorgängern, die ohne Weiteres eine Entstehung der Eier aus den tieferen Lagen des Bindegewebsstromas annehmen, eben so wie BROCK selbst in seiner ersten Abhandlung.

Bei der weiteren Ausbildung der Oocyte kommen vor Allem die Verhältnisse des Keimbläschens und Keimfleckes in Betracht. Derselbe war bei *Illex coindetii* zunächst in der Einzahl vorhanden; in älteren Stadien sind in der Regel mehrere zu sehen (Fig. 29 *ei*₃), welche die verschiedensten Stadien gegenseitiger Verschmelzung aufweisen. Noch complicirtere Verhältnisse zeigt *Sepiola rondeletii*.

Auf jüngeren Stadien finden sich auch in der Regel mehrere gleich dunkel und homogen gefärbte Nucleolen, auf etwas älteren Stadien werden dieselben bläschenförmig, während zugleich noch eine Anzahl kleiner homogener Kernkörperchen in wechselndem Verhältnis hinzutreten (Fig. 30). Daneben erscheinen sie öfter, namentlich auf den älteren Stadien, stark vacuolisirt (Fig. 31, 32), um sich endlich völlig in der Substanz des Keimbläschens aufzulösen, wie der blasse Kernkörper von Fig. 32 anzudeuten scheint. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei *Eledone moschata*. Wir treffen hier ganz ähnliche vacuolisirte Nucleolen an, wie sie soeben von *Sepiola* beschrieben wurden, später verschmelzen dann diese zahlreichen kleineren Vacuolen zu einer einzigen größeren, welche den größten Theil

des Nucleolus einnimmt und ihn so als ein Bläschen erscheinen lässt (Fig. 33). Neben dem sich stärker färbenden Nucleolus tritt aber auf diesen Stadien fast stets noch ein zweiter hinzu, der ein völlig homogenes blasses Aussehen zeigt. Manchmal erscheint der erstere wie eingedrückt und bietet so auf dem Schnitt eine halbmondförmige Gestalt dar, von der ich es jedoch dahingestellt lassen möchte, ob sie nicht möglicherweise durch die Konservierung hervorgerufen ist (Fig. 34).

Wiederholt wurde bereits eine größere Zahl von Nucleolen in den jungen Eiern der Cephalopoden beobachtet, so von BROCK bei *Sepia officinalis* und *Argonauta argo*, am eingehendsten hat die wechselnden Strukturverhältnisse des Keimbläschens VIALLETON bei *Sepia officinalis* behandelt. Er fand eine beträchtliche Anhäufung größerer und kleinerer Granulationen und Kügelchen in dem Keimbläschen, die sich durch Zerfall in feinste Körnchen auflösen und der Chromatinsubstanz entsprechen sollen.

Während der Ausbildung der Follikelfalten wächst sodann das Keimbläschen allmählich immer mehr heran und verschiebt sich, von einem Hofe dichterem Protoplasmas umgeben, nach dem freieren, spitzeren Ende des Eies. Es besitzt bis zu dieser Zeit noch eine eigene, deutliche Kernmembran, die bei beginnender Rückbildung der Falten undeutlich wird und schließlich schwindet. Bei Eiern, die ihren Follikel bereits verlassen haben, ist von dem Keimbläschen als solchem nichts mehr zu sehen, es scheint somit bereits in die Spindelbildung zur Ausstoßung der Richtungskörperchen übergegangen zu sein. Die letzteren Beobachtungen stimmen im Ganzen mit den bisherigen Untersuchungen über diese Verhältnisse überein.

2. Ausbildung der Hülle des Eierstockseies.

Wir sahen, wie die jungen Oocyten von *Illex coindetii* und *Sepioloa rondeletii* beim Überwandern aus dem Keimepithel in das Eierstocksstroma einige Zellen des Überzugsepithels mit sich nahmen. Dieselben legen sich dicht dem einen Pole des Ooplasmas an (die weiteren Ausführungen gelten für die Eier von *Sepioloa rondeletii*), bilden Anfangs nur zwei bis vier sich dunkel färbende Zellen (Fig. 30 *f.k.*), theilen sich aber sehr bald lebhaft (Fig. 31 *f.k.*) und bilden so schließlich ein einfaches, sehr flaches Epithel, welches das Ei von einem Pol zum anderen umwächst (Fig. 32 *f.k.*), und als Follikelepithel allseitig umhüllt.

Je enger die Kerne desselben sich nunmehr in Folge der regen

Theilung an einander drängen, desto mehr geben sie ihre abgeflachte Form auf und gestalten sich zu einem kubischen Epithel um, welches nun eng das Ei umschließt. Auch dieser Process schreitet von einem zum anderen Pole fort, wie es deutlich die Fig. 36 auf Taf. XVIII von *Eledone moschata* zeigt, und wie es bereits von früheren Autoren, vor Allem von BROCK, eingehender geschildert wurde, Hiermit ist die Vermehrung der Zellen jedoch noch nicht beendet. sie geht offenbar so weit, dass sie in der Peripherie des Eies keinen Platz mehr finden und in Folge dessen unter Faltenbildung in das Innere des Eiplasmas eindringen. Diese Einbuchtungen sind zunächst nur flach, bald aber werden sie tiefer, nehmen gleichzeitig an Zahl beträchtlich zu und durchziehen schließlich nach allen Richtungen hin das Ei (Fig. 38 *f.k.*), wie dies ja seit KÖLLIKER'S und RAY LANKESTER'S Untersuchungen schon bekannt ist und in der Folgezeit des öftern bestätigt wurde. Bald dringen auch Verzweigungen der Blutgefäße in die Falten ein, wie dies Fig. 39 (Taf. XIX) von *Loligo vulgaris* deutlich erkennen lässt; sie dienen wohl zur Ernährung der Oocyten.

Das Follikelepithel stellt jedoch keineswegs die einzige Hülle der Oocyten im Ovarium dar, neben dieser epithelialen Zellenlage umgeben sehr bald noch mehrere bindegewebige Hüllen die heranwachsende Oocyte. Sie leiten sich ab aus Bindegewebszellen des Stromas sowie aus Theilen der Ovarialwandung. Wir sahen oben, wie die Oocyten aus dem Keimepithel zunächst in das Eierstockstroma hineinwachsen; sowie sie eine gewisse Größe erreicht haben, wird ihnen der Raum hier zu eng, sie beginnen sich nunmehr, umgekehrt zu dem früheren Verhalten, nach außen, d. h. in das Lumen des Eierstocks vorzubuchten und drängen dabei naturgemäß sowohl das Bindegewebe des Stromas sowie auch das Überzugsepithel des Ovariums vor sich her, diese umgeben somit die Oocyte in zwei neuen Zellenlagen, die nach innen hin durch einen Stiel, dem der Eifollikel aufsitzt, mit dem eigentlichen Ovarium verbunden bleiben. Im Einzelnen gestaltet sich dieser Process etwas complicirter. Ich gebe zunächst in Fig. 35 das an die oben besprochenen Bilder anschließende Stadium von *Sepiola rondeletii*. Wir sehen, wie die vorgebuchtete Oocyte außer von den dicht anliegenden Follikelzellen (*f.k.*) noch von einer zweiten Hülle (*ü.e.*) überzogen ist, deren Kerne ebenfalls sehr stark abgeflacht sind und die nichts Anderes darstellt als das nach außen vorgedrückte Überzugsepithel des Ovariums. Der Stiel, auf welchen sich dieses Überzugsepithel fortsetzt, ist erfüllt von Bindegewebszellen und diese beginnen sich allmählich zwischen Follikel-

zellen und Überzugsepithel einzuschieben, so dass auf diese Weise eine neue, dritte Hülle hinzutritt. Wir wollen diesen Vorgang etwas näher betrachten an den Oocyten von *Eledone moschata*, bei welcher in dem Stadium von Fig. 36 das Follikelepithel und Überzugsepithel bereits deutlich ausgebildet ist und einige Bindegewebszellen schon weit zwischen diesen beiden Hüllen vorgedrungen sind (*b*).

Die Vollendung dieses Processes zeigt nun Fig. 37, wo diese mittlere, von Bindegewebszellen des Stieles und mithin des Eierstocksstromas abstammende Zellenlage bereits völlig das Ei umwachsen hat, und überall mit seinen zunächst noch wenig zahlreichen, heller gefärbten, flachen Kernen zwischen innerer und äußerer Hülle zu beobachten ist (*b*). Am Stiele ist eine bemerkenswerthe Differenzirung in so fern eingetreten, als das Überzugsepithel desselben sich zu einem dicht gedrängten, kubischen Epithel umgewandelt hat, wie es auf den älteren Stadien (Fig. 38) stets anzutreffen ist.

Hiermit sind die typischen drei Eihüllen der Ovarialeier bei den Cephalopoden gegeben, im Einzelnen erleiden dieselben nun noch mancherlei Modifikationen. Die Faltenbildung des Follikelepithels ist oben bereits besprochen worden, mit ihr im engen Zusammenhang steht eine starke Ausdehnung der mittleren Bindegewebschicht, in so fern diese sich stark verdickt, mit ihrer Zellenmasse in die Hohlräume der Falten zugleich mit den Blutgefäßen eindringt und dieselben ausfüllt (Fig. 38*b*). Nach außen erscheint sie deutlich gegen das ebenfalls modificirte Überzugsepithel abgegrenzt; man findet nunmehr eine höchst zellenreiche mächtige äußere Hülle um die Oocyte (Fig. 38).

Die ovarialen Eihüllen sind bereits wiederholt Gegenstand eingehendster Darstellung gewesen. RAY LANKESTER unterschied zwei Hüllen, eine innere und eine äußere Kapselmembran, von denen erstere das Follikelepithel bildet, letztere die bindegewebigen äußeren Hüllen darstellt, Ussow bezeichnete dieselben Hüllen als Membrana granulosa und Theca folliculi. Erst BROCK gab eine schärfere Unterscheidung der einzelnen Hüllen, auch nach ihrer Entstehung, indem er die äußere Bindegewebshülle außen durch ein besonderes Epithel, das Kapsel-epithel, abgrenzt; namentlich an der Abbildung, die er von einem jungen Ei von *Argonauta argo* giebt, lässt sich sehr klar die Scheidung der äußeren bindegewebigen Schicht in das Kapsel-epithel, welches dem Überzugsepithel des ganzen Ovariums entspricht, und in die eigentliche Bindegewebslage, die dem Stroma des Stieles und somit des ganzen Ovariums zugehört, verfolgen. Auch schildert er

bei Octopoden, wie das auf den Stiel sich fortsetzende äußere Kapsel-epithel hier bald in ein einschichtiges kubisches Epithel mit großen Kernen übergeht, ganz entsprechend meiner obigen Darstellung von *Eledone moschata*.

3. Bildung des Chorions.

Alle diese bisher geschilderten Eihüllen bilden jedoch die Hülle des Eies nur so lange, als dasselbe am Eierstock fest sitzt, sobald es sich von demselben löst bleiben dieselben zurück, und an ihre Stelle ist eine neue Hülle getreten von fester, homogener Beschaffenheit, das Chorion. Dieses bildet sich als Ausscheidungsprodukt des Follikelepithels in einer sehr charakteristischen Weise, die von der bei anderen Thieren beobachteten Form der Chorionbildung ziemlich verschieden ist. Wenn die Faltenbildung des Follikels den höchsten Grad ihrer Entwicklung bereits überschritten hat, und die Dotterschollen in das Ooplasma bereits abgeschieden sind, erscheinen in der Oocyte, dem Follikel dicht anliegend, kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die sich gegenüber den Dotterschollen durch ihre starke Färbbarkeit auszeichnen, indem sie durch Eisenhämatoxylin eine tief-schwarze Färbung annehmen (Taf. XIX, Fig. 40 *ch*). Diese Körnchen, die zunächst sehr klein und weniger zahlreich sind, nehmen an Zahl und Größe stetig zu, und bilden schließlich zwischen Dotter- und Follikelepithel (auf Schnitten) eine Reihe perlchnurartig an einander gereihter Kügelchen (Fig. 41 *ch*), die nun immer enger an einander rücken, förmlich mit einander verfließen und so schließlich einen kontinuierlichen Streifen auf dem Schnitte darstellen, dessen Zusammensetzung und Entstehung aus mit einander verschmelzenden Körnchen sich noch deutlich zu erkennen giebt (Fig. 42 *ch*). Die bisherige Betrachtung galt für *Sepiolo rondeletii*; in ganz der gleichen Weise spielt sich der Process auch bei *Loligo vulgaris* ab; in Fig. 44 ist ein Schnitt durch ein Ei dargestellt, dessen Chorion etwa den gleichen Bau aufweist, wie das zuletzt von *Sepiolo* beschriebene, aber auch auf jüngeren Stadien verläuft der Process seiner Bildung in völlig analoger Weise.

Später verschwinden diese Spuren seiner ursprünglichen Zusammensetzung vollständig, das Chorion wird völlig homogen und bildet als solches nun die definitive Hülle des Eies. Besonders hervorheben möchte ich nochmals, dass der ganze Ausscheidungsprocess des Chorions erst anhebt, wenn die Follikelfalten sich rückzubilden beginnen, und dass er etwa vollendet ist, nachdem die Falten sich

fast ganz zurückgezogen haben, wie es das Übersichtsbild von Fig. 43 deutlich erkennen lässt. Eine Verwechslung dieser Vorgänge mit der früher sich abspielenden Ausscheidung der Dotterschollen ist somit völlig ausgeschlossen, zumal letztere ja auch überall bereits nachzuweisen sind und in total verschiedener Weise auf die Farbstoffe reagiren.

Bemerkenswerth für die geschilderte Bildung des Chorions ist, dass es nicht wie sonst gewöhnlich in Form einer kontinuierlichen, zunächst sehr dünnen und Cuticula-ähnlichen Lage, sondern vielmehr in Gestalt einzelner Tröpfchen oder Körnchen auftritt, die sich erst später vereinigen und zusammenfließen, um nunmehr erst die kontinuierliche homogene Membran zu bilden, als welche das Chorion später erscheint.

Beobachtungen über die Ausbildung des Chorions sind in der Litteratur nur spärlich vorhanden. RAY LANKESTER macht keine Angaben darüber. USSOW lässt es durch eine Abscheidung der Follikelzellen (seiner Membrana granulosa) entstehen, und zwar in mehreren, über einander gelagerten dünnen Schichten, die nach einander erhärten sollen. Und ähnlich beschreibt auch VIALLETON sein erstes Auftreten in Gestalt eines hyalinen Häutchens unmittelbar unter den Falten des Follikels. In wie fern die von USSOW beschriebene Eiweißausscheidung des Follikels, welche der Chorionbildung vorausgehen soll, mit der letzteren vielleicht in Zusammenhang steht, vermochte ich bisher nicht sicher zu entscheiden.

Während die Chorionausscheidung in Gang kommt, ist die vorher lebhafteste Zelltheilung in den Follikelepithelzellen zurückgegangen. Da das Volumen des Eies immer noch zunimmt, die Falten des Follikelepithels jedoch zurückgehen, so werden dieselben auf mechanischem Wege aus dem Körper des Eies herausgezogen. Taf. XIX, Fig. 45 stellt ein Ei von *Illex coindetii* nach erfolgtem Verstreichen der Falten dar. Das Chorion folgt den sich ausglättenden Falten, muss also bis dahin sehr geschmeidig sein. Bevor jedoch eine vollständige Glättung der Oberfläche erfolgt, zerreißt das Ei seine ovarialen Hüllen und fällt in die Leibeshöhle, während die leeren Follikel als Corpus luteum zurückbleiben. Von RAY LANKESTER und USSOW wurde angenommen, dass die Follikelfalten vom Ei aufgenommen und resorbirt wurden, schon BROCK und VIALLETON wiesen die Annahme eines derartigen Vorganges zurück, zumal ihn ja schon die Gegenwart eines Chorions unmöglich macht.

Die freien Eier zeigen noch ziemlich lange auf ihrem relativ

dicken und glashellen Chorion die Abdrücke der Follikelfalten. An dem einen Pole tritt ein heller Fleck auf, welcher die Mikropyle darstellt, die sich inzwischen gleichfalls angelegt hat. Erst während das Ei durch den Uterus hindurchtritt, verschwinden sodann endlich auch die Faltenabdrücke und das Ei zeigt eine völlig glatte Oberfläche.

4. Litteraturverzeichnis zu dem Abschnitt über die Eibildung der Cephalopoden.

1. J. BROCK, Die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
2. Derselbe, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Idem. Bd. XXXVI. 1882.
3. A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.
4. E. RAY LANKESTER, Contributions to the developmental History of the Mollusca. Philosophical transactions of the royal Society of London. 1875.
5. M. USSOW, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Archives de Biologie. Tome II. 1881.
6. Derselbe, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. TROSCHEL'S Archiv f. Naturgeschichte. 40. Jahrgang. 1874.
7. L. VIALLETON, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (*Sepia officinalis*). Annales des scienc. natur. Zool. VII^e sér. Tome VI. 1888.

Marburg, im Mai 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind unter Benutzung des Zeichenprismas hergestellt.

Erklärung der Buchstaben:

<i>b</i> , Bindegewebszellen;	<i>K.b</i> , Keimbläschen;
<i>bl.g</i> , Blutgefäß;	<i>K.e</i> , Kapselepithel;
<i>ch</i> , Chorion;	<i>K.fl</i> , Keimfleck;
<i>d</i> , Dissepiment;	<i>k.ü</i> , Kern des Überzugsepithels;
<i>do</i> , Dotter;	<i>l</i> , Ligament;
<i>ei</i> , Ei (Oocyte);	<i>n.x</i> , Nährzelle;
<i>f.e</i> , Follikelapithel;	<i>o.p</i> , Ooplasma;
<i>f.k</i> , Follikelkerne;	<i>sp.x</i> , Spermazellen;
<i>f.w</i> , Follikelwand;	<i>ü.e</i> , Überzugsepithel;
<i>i.k</i> , Kerne indifferenten Zellen;	<i>z.r</i> , Zona radiata.

Tafel XVII.

Fig. 1—19 *Onuphis tubicola*, Fig. 20 u. 21 *Hesione sicula*.

Fig. 1. Keimzellengruppen, noch am Dissepiment festsitzend. Vergr. 550.

Fig. 2. Freie Keimzellengruppe, deren Kerne sich zur Theilung anschicken.

Vergr. 550.

Fig. 3. Keimzellengruppe, im Begriff sich durchzuschneiden. Vergr. 550.

Fig. 4. Freie, noch völlig indifferente Keimzellengruppe mit ihren Follikelkernen. Vergr. 400.

Fig. 5. Keimzellengruppe mit beginnender Differenzirung der Oocyte an einen Pole. Vergr. 400.

Fig. 6. Keimzellengruppe mit bereits ausgebildeter jungen Oocyte. Vergr. 400.

Fig. 7 u. 8. Wachstum von Oocyte und Nährzellen. Vergr. 400.

Fig. 9. Große Oocyte mit anliegender Nährzellengruppe, die im Beginn der Degeneration steht. Vergr. 160.

Fig. 10 u. 11. Das Ooplasma ordnet sich vor Beginn der Ausscheidung der Zona radiata streifig an. Vergr. 1050.

Fig. 12—17. Bildung der Zona radiata an der Peripherie verschieden alter Oocyten (vgl. Text p. 8 und 9). Vergr. 1050.

Fig. 18. Fertig ausgebildete Zona radiata. Vergr. 800.

Fig. 19. Flächenbild der Zona radiata. Vergr. 1050.

Hesione sicula.

Fig. 20. Längsschnitt durch das distale Ende der Zwitterdrüse. Austritt des Blutgefäßes. Vergr. 160.

Fig. 21. Längsschnitt durch den proximalen Theil der Zwitterdrüse. Längsziehendes Hauptgefäß mit Verzweigungen. Vergr. 160.

Tafel XVIII.

Fig. 22—27 *Hesione sicula*, Fig. 28—33 *Cephalopoden*.

Fig. 22. Querschnitt durch die mittlere Region der Zwitterdrüse. Vergr. 150.

Fig. 23. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse. Oocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 300.

Fig. 24. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse. Keimepithel mit indifferenten Zellen und einer nur wenig differenzirten Oocyte. Vergr. 700.

Fig. 25. Entwicklung der Spermazellen aus indifferenten Zellen des Keimepithels. Vergr. 700.

Fig. 26. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse und deutlich ausgeprägter Follikelwand, die vom Blutgefäß nach dem äußeren umkleidenden Epithel hinzieht. Vergr. 700.

Fig. 27. Totalbild zweier Zwitterdrüsen. Vergr. 40.

Fig. 28. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Illex coindetii*. Vergr. 80.

Fig. 29. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Illex coindetii* bei stärkerer Vergrößerung, die Entstehung und Loslösung der jungen Oocyten (e_1 — e_3) zeigend. Vergr. 800.

Fig. 30 u. 31. Junge Oocyten von *Sepiola rondeletii* mit einigen anliegenden Follikelkernen. Im Keimbläschen sind mehrere Keimflecke von verschiedener Größe und Struktur vorhanden. Vergr. 425.

Fig. 32. Ältere Oocyte von *Sepiola rondeletii* mit weiter ausgebildetem Follikel und verschiedenen Keimflecken. Vergr. 425.

Fig. 33. Keimbläschen einer Oocyte von *Eledone moschata*, mit mehreren verschieden gestalteten Keimflecken. Vergr. 400.

Fig. 34. Keimbläschen in einer Oocyte von *Eledone moschata* mit eingebuchtetem Keimfleck. Vergr. 300.

Fig. 35. Beginn der Bildung der ovarialen Eihüllen von *Sepiola rondeletii*. Vergr. 300.

Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. 301

Fig. 36 u. 37. Ausbildung der Eihüllen von *Eledone moschata*. Vergr. 400 und 200.

Fig. 38. Schnitt durch den Zweig eines Eierbäumchens von *Eledone moschata*, dessen Oocyten völlig ausgebildete Eihüllen aufweisen. Vergr. 100.

Tafel XIX.

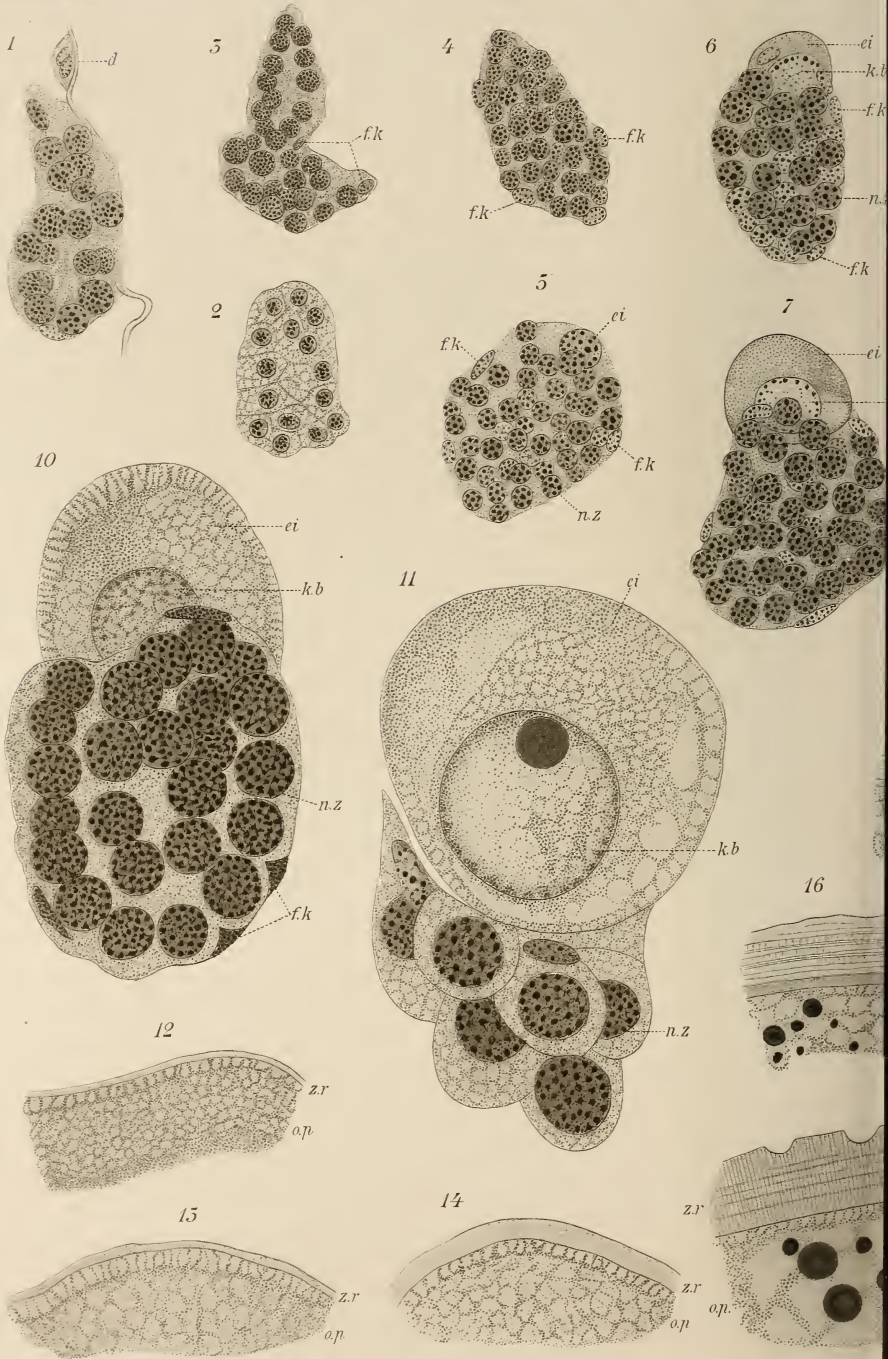
Fig. 39. Follikelfalte von *Loligo vulgaris* mit eingedrungenem Blutgefäß. Vergr. 680.

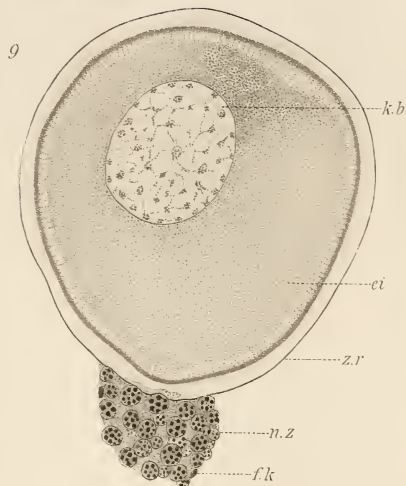
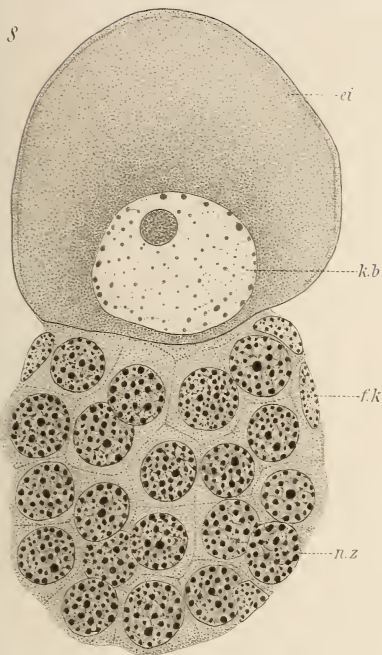
Fig. 40—42. Allmähliche Abscheidung und Ausbildung des Chorions von *Sepiola rondeletii*. Vergr. 400.

Fig. 43. Ausgebildetes Chorion von *Sepiola Rondeletii* nach fast gänzlicher Rückbildung der Follikelfalten. Vergr. 90.

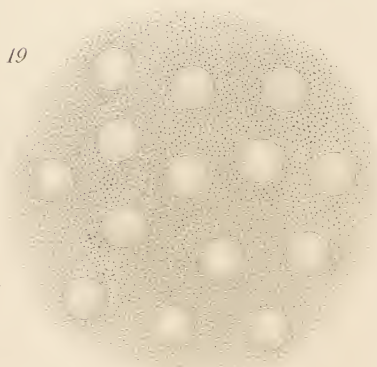
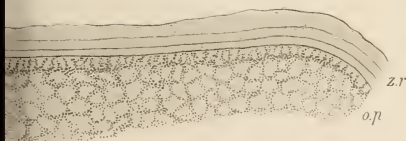
Fig. 44. Ausgebildetes Chorion von *Loligo vulgaris*, noch deutlich die perschnurartige Aneinanderreihung seiner Bestandtheile erkennen lassend. Vergrößerung 550.

Fig. 45. Schnitt durch das Ei von *Illex coindetii* nach vollständiger Rückbildung der Follikelfalten. Vergr. 60.

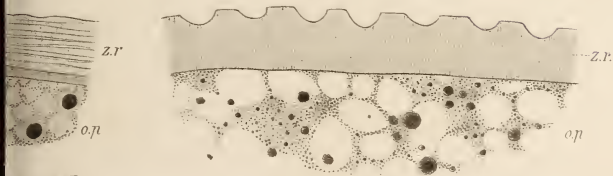




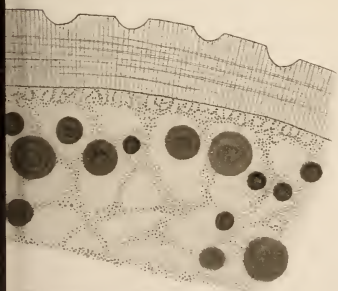
15



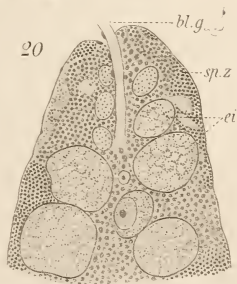
18



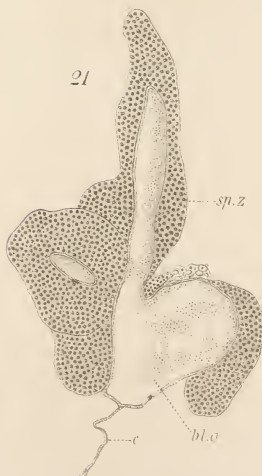
17

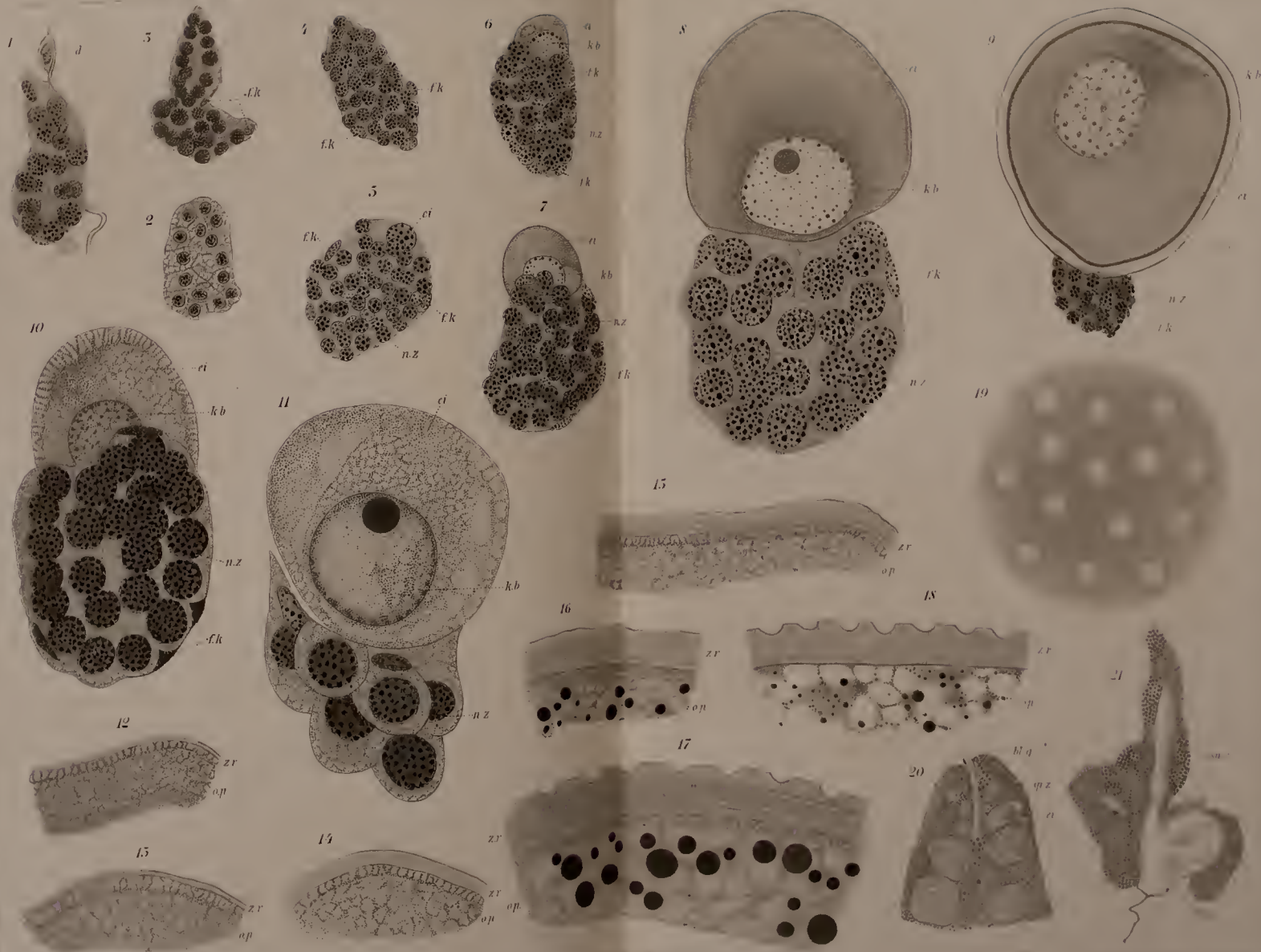


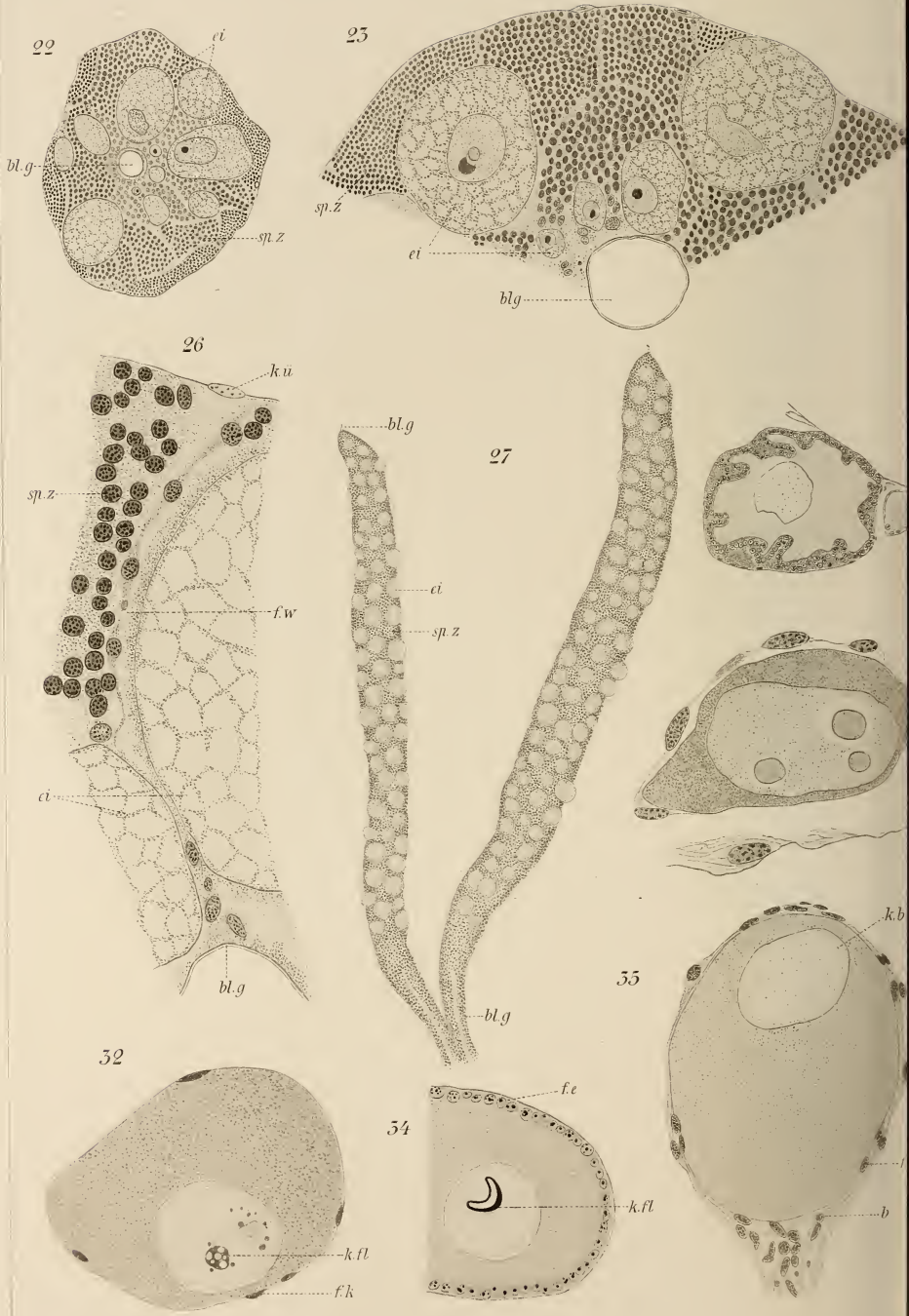
20



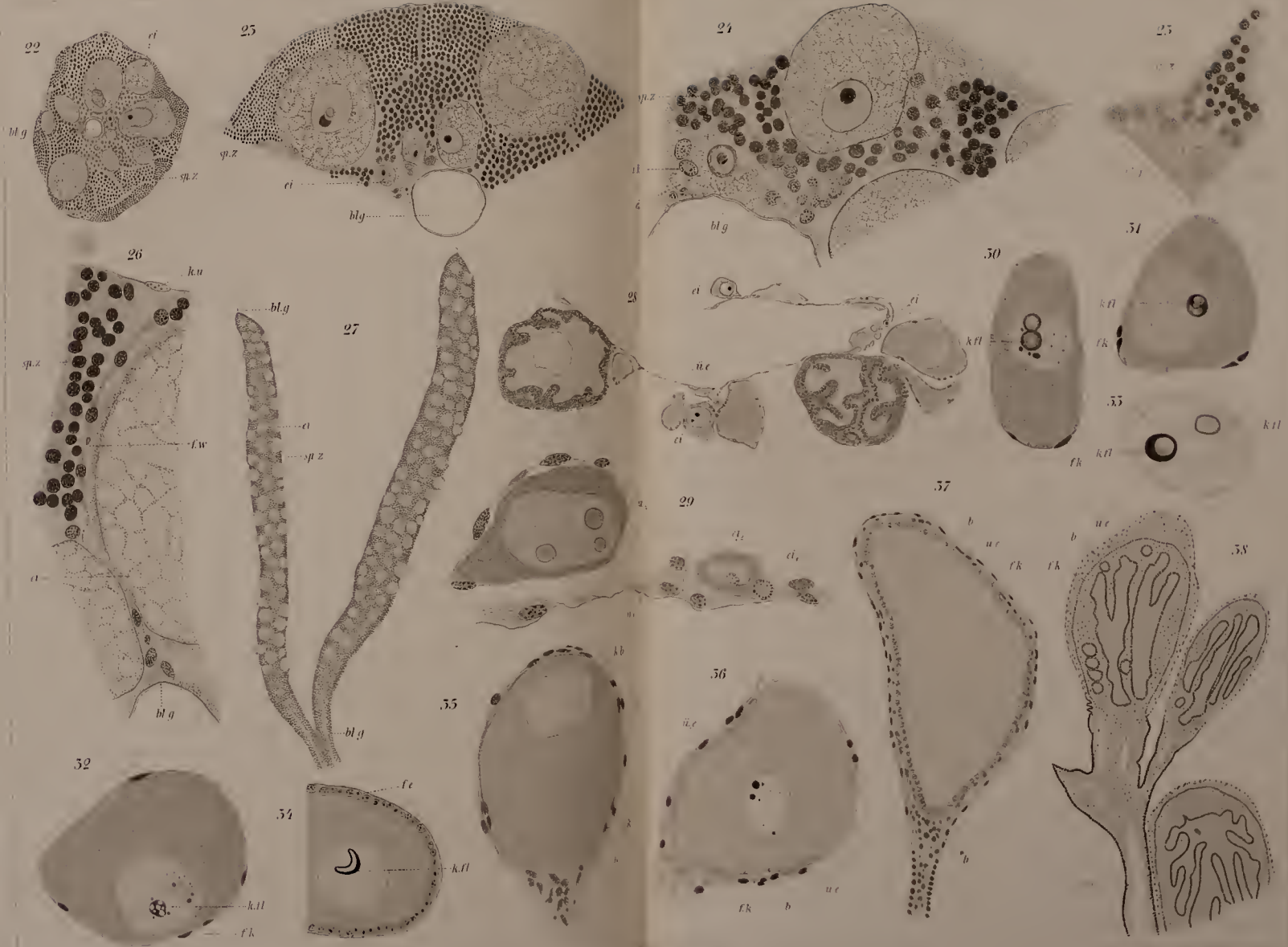
21

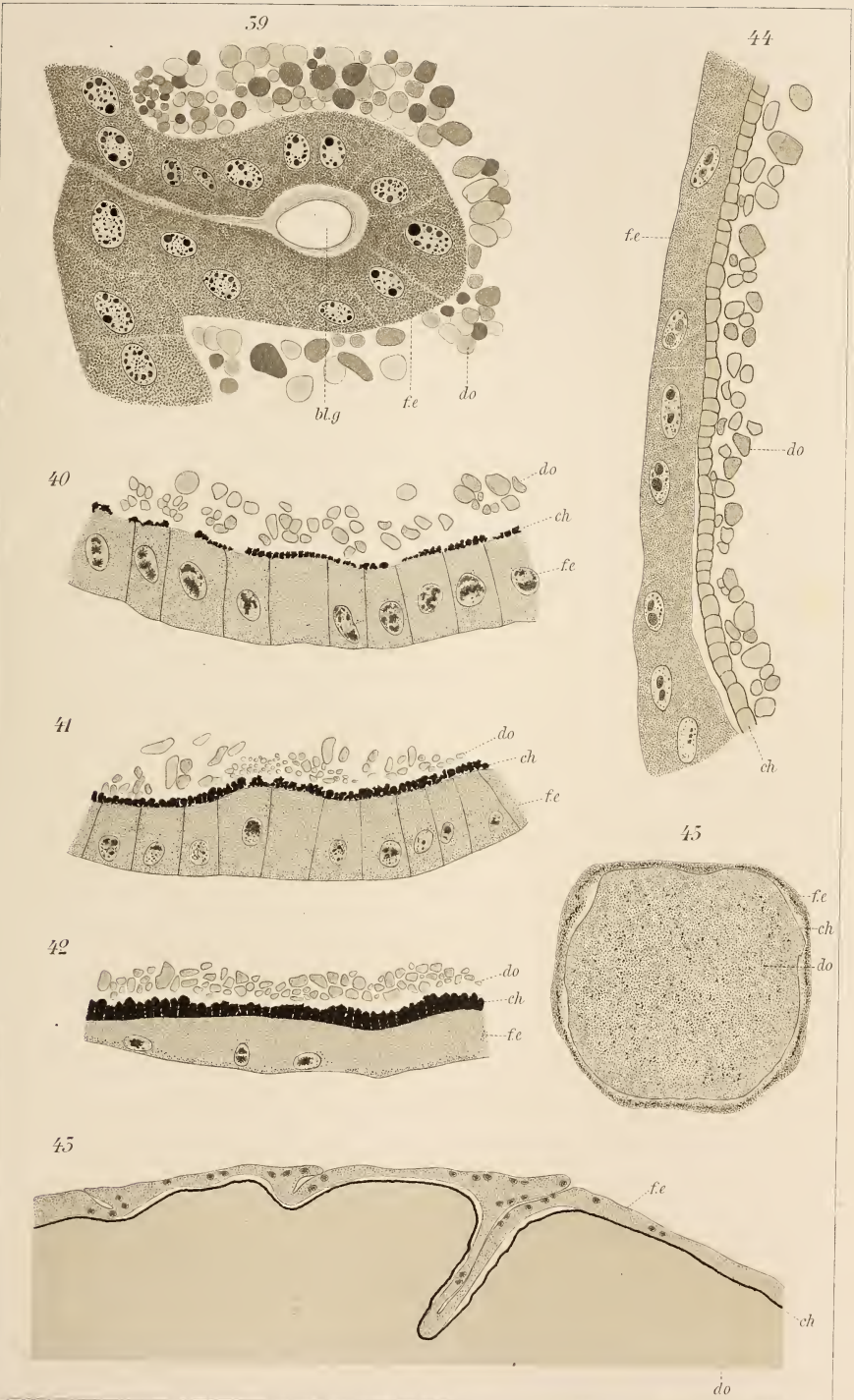












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Bergmann W.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden 278-301](#)