© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen.

II. Über die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. (Herpobdella atomaria).

Von

Boris Sukatschoff,

Assistent am zootomischen Laboratorium der Universität St. Petersburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXII—XXIV und einer Figur im Text.

Einleitung.

Es war früher meine Absicht, die ganze Embryonalentwicklung von *Nephelis* zu erforschen, die, obwohl schon von mehreren Autoren untersucht, doch noch viele Unklarheiten aufweist und daher eine erneute Bearbeitung erfordert.

Ich untersuchte desshalb im Sommer 1898 die Furchung der *Nephelis*-Eier, kam aber nicht vollständig zum Abschluss und musste die Untersuchung aus verschiedenen Gründen unterbrechen. Als ich sie später wieder in Angriff nehmen wollte, war es mir unmöglich, geeignetes Material zu erhalten, da fast alle von den gefangenen *Nephelis* abgelegten Eier sich sehr schlecht entwickelten und kaum über die jüngsten Stadien hinauskamen; die Eier, möglicherweise auch die sie umgebende Eiweißmasse, schienen von einem Bakterium inficirt zu sein. Desswegen ließ ich die wenigen mir gebliebenen gesunden Eier sich weiter entwickeln und benutzte sie zur Untersuchung der Urnierenverhältnisse, über die ich 1900[1] besonders berichtete. Erst in dem Sommer 1901 wurde die unterbrochene Untersuchung wieder aufgenommen und die vorhandenen Lücken und Unsicherheiten hauptsächlich durch Anfertigung von Schnittserien ausgefüllt. Dazu war ich um so mehr veranlasst, als in der Zwischenzeit zwei

[1] B. Sukatschoff, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. I. Zur Kenntnis der Urnieren von *Nephelis vulgaris* und *Aulastomum gulo*. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedene Autoren Arbeiten veröffentlichten, die den gleichen Gegenstand behandeln; es sind die Untersuchung von Filatoff (1900) und die Darstellung von G. Brandes (1901) in seiner Bearbeitung von Leuckart »Die Parasiten des Menschen« (6. Lieferung, I. Bd., 2. Aufl.). Da die Angaben und Deutungen dieser Forscher in manchen Punkten mit meinen Befunden nicht in Einklang zu bringen sind, so will ich in dieser Schrift die Resultate meiner Untersuchung, so weit sie sich auf die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen von *Nephelis* erstrecken, mittheilen.

Nephelis hält in den Aquarien gewöhnlich sehr gut aus, und legt sehr gern — wenn keine glatten Gegenstände, besonders keine Wasserpflanzen mit auch nur ganz kleinen Blättern, wie z. B. Lemna in den Aquarien vorhanden sind — seine Kokons, in denen in bekannter Weise die Eier von einer gallertigen Eiweißmasse umhüllt sind, an die Wände ab. Die Kokons lassen sich leicht mit einem Skalpell ablösen; dann kann man bei schwacher Vergrößerung und bei durchfallendem Licht die im Kokon liegenden Eier sehen, ja manchmal, wenn der Kokon sehr abgeplattet und ziemlich durchsichtig ist, sogar mit einer gewissen Sicherheit das Entwicklungsstadium der Eier bestimmen. Auch die unter natürlichen Bedingungen im Freien abgelegten Kokons wurden zur Untersuchung verwandt. Sie waren besonders für spätere Stadien von Werth, bei denen die ursprünglich sehr zähe Eiweißmasse schon ziemlich dicht geworden ist, so dass die in ihr eingeschlossenen Embryonen beim Abtrennen des Kokons von den Steinen — resp. anderen Substraten — und Herauspräpariren der Eiweißmasse wenig geschädigt werden. Dies ist nämlich nicht der Fall bei frisch abgelegten Kokons, die noch sehr wenig gebräunt und sehr klebrig sind und deren Inhaltsmasse noch sehr flüssig ist; diese biegen sich sehr leicht, wobei die Eier leicht verletzt werden, besonders die ganz jungen Larven, bei denen schon die Deutolecithbildung begonnen hat.

Nachdem die ungefähr erwünschten Stadien aufgefunden waren, wurde der Kokon am Rand aufgeschnitten, die Eiweißmasse vorsichtig herauspräparirt und sammt den in ihr eingeschlossenen Eiern in die Fixirungsflüssigkeit gelegt. Als Fixirungsmittel für Totalpräparate benutzte ich fast immer Chromessigsäure, oder manchmal die Flemming'sche Mischung (Chromosmiumessigsäure), die wenigstens für die Furchungsstadien nichts zu wünschen übrig ließ. Die für Schnitte bestimmten Eier und jungen Larven wurden in einer koncentrirten Sublimatlösung fixirt, der ich 3—5 % starker (45 %iger) Salpetersäure zusetzte[1]. Der Zusatz der Salpetersäure vermindert die Brüchigkeit, welche die Entodermzellen und das verschluckte Eiweiß, sowie die ganze Eiweißmasse schon im Alkohol annehmen. Nach bis sechsstündiger Wirkung der Fixirungsflüssigkeit wurden die Objekte in Wasser überführt und aus dem Eiweiß mittels fein zugespitzter Präparirnadeln herausgenommen, falls sie für Totalpräparate bestimmt

[1] Filatoff (1900, p. 42) empfiehlt für Schnitte Fixirung mit Chromessigsäure; doch gelang es mir nicht damit gute Resultate zu erzielen. Die Eiweißmasse wurde schon im Alkohol, und besonders im Paraffin auf dem Wärmeschrank zu hart und brüchig, was Filatoff's Angabe widerspricht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

waren. Hierbei blieb gewöhnlich die Eihülle (Dotterhülle) am Eiweiß kleben, so dass das Ei fast stets ganz frei lag, was von besonderer Wichtigkeit ist, weil die stark färbbare Eihülle die Untersuchung erschwert. Es kam jedoch manchmal vor — obwohl verhältnismäßig selten — dass die Eihülle mit Nadeln von dem Ei entfernt werden musste, eine Operation, sie im günstigsten Falle bei höchstens 50 % der Eier gelingt. Nach dem Auswaschen der Eier im Wasser bis zum Verschwinden der gelben Farbe wurden sie für mehrere Stunden (bis 24) in 70 %igen Alkohol gebracht und dann mit stark verdünntem Delafield'schen Hämatoxylin (ca. 2—3 Tropfen desselben auf 5—10 ccm Wasser) gefärbt, wodurch eine ziemlich reine Kerntinktion erzielt wurde.

Um die Eier drehen, und so von verschiedenen Seiten betrachten zu können, wurden Glasfäden verwandt, auf die das Deckglas gelegt wurde. Mittels dieser bekannten Methode kann man sehr leicht und bequem das Deckglas bewegen, wobei sich das Präparat auf dem Objektträger dreht, ohne verletzt zu werden.

Die Schnitte, die nur selten angefertigt wurden, wurden stets mit Wasser auf dem Objektträger aufgeklebt und auch mit ca. 5—8fach mit Wasser verdünntem Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt; bisweilen kam eine Nachfärbung mit wässeriger ½ %iger Eosinlösung dazu. Es ist räthlich, die Objekte durch Chloroform in Paraffin überzuführen und die ganze Procedur des Einbettens möglichst rasch vorzunehmen, da die Eier sonst zu brüchig werden.

Untersuchungen früherer Forscher.

Die ersten Beobachtungen über die Entwicklung von *Nephelis* (Anfang des XIX. Jahrhunderts als *Hirudo vulgaris* bezeichnet) stammen, so viel mir bekannt, von Johnston (1817), dessen Untersuchung sich mehr auf die Dauer der Entwicklung und deren ganz oberflächliche Merkmale — im buchstäblichen Sinne des Wortes — bezog. Auch R. Wagner (1832, p. 398) gelang es nicht Johnston's Beobachtungen sehr zu erweitern, indem er die Eier meistens mit einer Lupe von 24facher Vergrößerung im Kokon betrachtete, was natürlich keinerlei Einzelheiten der Entwicklungsvorgänge zu sehen erlaubte. Als er mit einer stärkeren Vergrößerung die in der Eiweißmasse eingeschlossenen Keime betrachtete, fand er »sie deutlich von einer Haut oder Blase eingeschlossen«; »diese Haut war aber höchst zart und umgab die Keimscheiben in ziemlicher Entfernung, so dass zwischen beiden Raum genug war«. »In einzelnen Fällen,« bemerkte Wagner, »dass diese Blase auch sehr wenige zerstreute Körnchen oder Kügelchen enthielt, ähnlich denen, woraus der Keim bestand.« Das waren offenbar die Richtungskörperchen, die er im Inneren der Dotterhülle neben dem Ei sah und welche erst viel später richtig verstanden wurden. R. Wagner's Schüler, H. Frey (1845, p. 273—286), beobachtete, und in einigen Beziehungen ziemlich richtig, zuerst die Eifurchung bei *Nephelis*. Er sah die totale Furchung des Eies und zwar die Zwei- und Vierzellenstadien. Weiter konnte er die Furchung nicht verfolgen; er fand aber ein Stadium, dessen Entstehung er durch eine Hypothese zu erklären versuchte, die heut zu Tage als erwiesen gelten muss. Es ist nämlich das Stadium, in dem die vierte Makromere sich in vier Zellen getheilt hat, welche gegenüber dem sogenannten animalen Pol lagen (s. meine Figg. 10, 11, 11*a*, 12, Taf. XXII). Frey hat die Entstehung dieses Stadiums durch Theilung der vierten Makromere richtig erklärt. Die aus den Makromeren sich bildenden Mikromeren hat er gar nicht bemerkt (wahrscheinlich wegen ihrer geringen Größe); eben so wenig das Auftreten des Ento-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

derms. Er beobachtete die eigenthümliche mehr oder weniger ausgesprochene, dreilappige Form der Embryonen und fasste dieselbe ganz richtig auf, eben so ihre Umwandlung in eine runde oder ovale Form, an welcher »es gelang bisweilen noch die ursprünglichen drei Embryonalzellen[1] der früheren Theile zu erkennen. Sie haben sich unverändert erhalten«. Auch das Auftreten der Flimmerung bei der Larve entging ihm nicht.

1861 veröffentlichte Ch. Robin einen kleinen Aufsatz über die Blastodermbildung bei den Mollusken und Hirudineen. Auf Grund seiner an lebenden Eiern angestellten Untersuchungen behauptete er, dass die vier Mikromeren, — deren Existenz er als der Erste konstatirte, — in solcher Weise entstehen, dass zuerst zwei Mikromeren von zwei Makromeren abgeschnürt werden, hierauf die dritte Makromere eine Mikromere abgiebt und schließlich die vierte Mikromere aus einer der zwei ersten Makromeren entsteht, so dass also die vierte Makromere keine Mikromere liefern soll.

Die erste gründliche Untersuchung der Entwicklung von *Nephelis* (sammt *Clepsine*) war die von Rathke (1862), dessen Resultate nach seinem Tode von R. Leuckart abgeschlossen und herausgegeben wurden. Seine Angaben über die Furchung und Keimblätterbildung sind aber sehr lückenhaft, manchmal sogar unrichtig. Rathke bestätigte die Vermuthung Frey's über das Schicksal der vierten Makromere und verfolgte das passive Verhalten der drei anderen Makromeren eine längere Zeit hindurch. Die Entstehung der vier Mikromeren hat er eben so wenig wie Frey beobachtet, und die frühere Angabe von Robin nicht zu bestätigen vermocht. Dagegen verneint Leuckart in einer Anmerkung (Rathke, 1862, p. 12) diese Beobachtung Robin's und hält Rathke's Ansicht für richtig. Es handelt sich aber hier einfach um ein Missverständnis, indem Robin von den vier ersten Mikromeren sprach, wogegen Rathke — der die Mikromeren gar nicht sah — meinte, dass Robin von den vier Zellen (s. meine Fig. 12, Taf. XXII) gesprochen habe, welche aus der vierten Makromere entstehen. Ganz irrig beurtheilte Rathke die Regionen des jungen Embryo, indem er die dritte (mittlere) asymmetrische passive Makromere zum Vordertheil (Kopfabschnitt) sich entwickeln lässt. Obgleich er die Entstehung des Entoderms nicht sah, beobachtete er doch das Auftreten des sogenannten Deutoleciths und dessen Vergrößerung »durch Aufnahme und Aneignung von Stoffen aus dem umgebenden Eiweiß«, ohne aber seinen zelligen Charakter zu erkennen.

In der ersten Auflage seines bekannten Werkes »Die menschlichen Parasiten«, widerlegte Leuckart (1863, p. 698) die ganz falsche Angabe Rathke's über die Entstehung des Kopfes aus der dritten unsymmetrischen Makromere, beging aber selbst einen doppelten Irrthum, indem er die drei Makromeren mit den Urnieren der Larve von *Hirudo medicinalis* und den »kolossalen Zellen« von *Clepsine* verglich. Bekanntlich entstehen die Urnieren der Gnathobdelliden auf ganz andere Weise und die »kolossalen Zellen« des *Clepsine*-Embryo sind die sogenannten Teloblasten oder Scheitelzellen des Keimstreifens.

Nach Ratzel (1869, p. 282) kommt »eine regelmäßige Furchung, wie sie Rathke von *Nephelis* beschrieb« nicht vor. Diese Ansicht wurde aber von Kowalevsky (1871, p. 2—3) bezweifelt, welcher vermuthete, dass Ratzel die gewöhnlich sehr seltenen Zersetzungsstadien für normal gehalten hatte. Auch Kowalevsky (ibid.) fasste die drei passiven Makromeren unrichtig als

[1] D. h. eigentlich die Zellkerne derselben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mesodermanlage auf, indem sich von ihnen »zwei Zellenreihen abschnüren sollten, die die bekannten Keimstreifen von *Nephelis* sind«.

In einem umfangreichen Werke über die Embryologie der Blutegel hat Robin (1875) die Entwicklung von *Nephelis*, sowie von *Clepsine* und theilweise von *Hirudo* dargestellt. Doch gelang es ihm, trotz des großen Umfanges seines Werkes und sehr vieler fleißiger Detailbeobachtungen, schließlich nicht die Entwicklung der Hirudineen genügend aufzuklären (womit ich natürlich keinen Tadel aussprechen will, in Anbetracht der Unvollkommenheit der damaligen Untersuchungsmethoden und Erfahrungen). Seine Aufmerksamkeit war meistens auf die äußeren Verhältnisse der Furchung und Entwicklung gerichtet. Er hat daher auch einige ganz richtige Beobachtungen über die Furchung gemacht und einige unrichtige Darstellungen Rathke's korrigirt. Robin unterschied den animalen Pol, wo sich nach seiner Auffassung die vier Mikromeren (sowie die Richtungskörperchen) abschnüren, welche Seite dann der späteren Bauchseite des Thieres entspricht, indem die entgegengesetzte, wo schließlich die vierte Makromere — resp. ihre Abkömmlinge — liegen, zur Rückenseite wird. Eben so wenig wie seinen Vorgängern gelang es ihm, das Entstehen des Entoderms zu verfolgen und wie wir es bei Rathke fanden, beschreibt er nur das Auftreten der Öltröpfchen (Deutolecith). Er korrigirte die falsche Deutung Rathke's hinsichtlich der vorderen und hinteren Region des Embryo, ohne, wie es scheint, zu wissen, dass dies schon Leuckart (1863) berichtigt hatte. Wir finden bei Robin eine ziemlich genaue Beschreibung der Theilung der vierten Makromere. Das passive Verhalten der drei anderen Makromeren wurde von ihm bis in ganz späte Stadien der Entwicklung verfolgt, wo sie schließlich in eine Anzahl kleinerer Zellen zerfallen sollen. Von einem »Mesoderm« oder einer dementsprechenden Anlage weiß er nichts, eben so wenig von der Entodermanlage.

Von Bütschli besitzen wir zwei Mittheilungen über die Entwicklung von *Nephelis*: in der ersten — in seinem bekannten Werk »Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien« (1876), wo hauptsächlich die ersten Entwicklungsmomente, die Reifung des Eies, die Bildung der Richtungskörperchen, die Befruchtung und Theilungsverhältnisse besprochen werden — beschreibt er die Furchung bis zum vierzelligen Stadium. Die zweite (1877) blieb bis heute die einzige Arbeit, die zur Grundlage einer Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* genommen werden kann. Bütschli verfolgte jedoch nicht die ganze Furchung und Keimblätterbildung und desshalb blieben viele Lücken in seiner Darstellung; manche Punkte werden auch nicht zutreffend aufgefasst. Bütschli stellte die ersten Beobachtungen über die Bildung eines Entoderms und die Entstehung der ersten Entodermzellen an. Dieselben sollen seiner Ansicht nach aus drei später passiv bleibenden Makromeren hervorgehen. Er vermuthete auch, dass die vier ersten Mikromeren aus den vier Makromeren und nicht nur aus dreien hervorgehen, wie es Robin (1862 und 1875, s. auch oben) behauptete, wollte es aber nicht als sicher ansehen, weil diese Angabe nicht mit derjenigen Robin's übereinstimmte. Er hat ferner als Erster die von früheren Forschern als Öltröpfchen bezeichneten Gebilde als Zellen erkannt, und zwar als umgebildete Entodermzellen, welche er mit dem von Fol bei den Mollusken beschriebenen Deutolecith verglich. Nach Bütschli's Angaben entstehen die bei erwachsenen Larven getrennten und erst später sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimstreifen jederseits aus einer gemeinsamen Anlage. [Später ist diese Meinung durch Bergh (1885) bestritten worden, der beide Keime aus verschiedenen An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lagen sich entwickeln lässt.] Doch ist diese Ansicht von Bütschli mit Vorsicht ausgesprochen worden, indem er zufügt, dass er »über den auf der Abbildung angegebenen Zusammenhang der beiden Keimstreifen am Mundende nicht ganz klar geworden« ist (1877, p. 245). Bütschli spricht sich jedenfalls ganz bestimmt gegen Semper's Auffassung (1876) aus, welcher die Keimstreifen bei *Nephelis* aus einer Ektodermverdickung entstehen ließ.

Mehr als zwanzig Jahre sind nach dem Erscheinen dieser Arbeit Bütschli's verflossen, ohne dass Jemand sich mit der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* wieder beschäftigte[1]. Während dieser Zeit sind verschiedene Ansichten über die Entwicklung der Kieferegel ausgesprochen worden, die aber meist theoretischer und aprioristischer Natur waren, und sich hauptsächlich auf die bei der Entwicklung von *Clepsine* gefundenen Thatsachen gründeten. *Clepsine* war nämlich bis jetzt der einzige Blutegel, der gründlich und genau untersucht wurde und der aus verschiedenen Gründen, namentlich wegen der verhältnismäßig bedeutenden Größe der Eier und der direkten Entwicklung, das geeignetste Objekt zu embryologischen Untersuchungen an Hirudineen war.

In letzterer Zeit wurde die Untersuchung der Entwicklung von *Nephelis* durch Filatoff (1898, 1900) wieder aufgenommen. Leider ist seine Arbeit meist kompilatorisch und enthält nur sehr wenige eigene Beobachtungen, die an den betreffenden Stellen weiter berücksichtigt werden sollen. Hier möchte ich nur bemerken, dass Filatoff über die Furchung gar nichts Neues bringt. Was die Keimblätter betrifft, so schließt er sich der Ansicht Perrier's an (Traité de Zoologie), der vermuthet, dass die Entodermzellen sich auf Kosten der drei Makromeren vermehren. Er sagt sogar, dass es kaum möglich sei zu vermuthen (1900, p. 48), dass unter den Bedingungen, in welchen sich die Entodermzellen befinden, indem nämlich der Kern von dem Deutolecith auf eine Seite geschoben ist, diese Zellen theilungsfähig wären. Filatoff giebt sogar eine Abbildung (1900, Fig. 12), in welcher er die Bestätigung Perrier's und seiner Ansicht sieht. Dieselbe Ansicht wurde schon früher von Korschelt (1890, Korschelt und Heider, p. 217) ausgesprochen.

In allerjüngster Zeit erschien endlich die 6. Lieferung des I. Bandes (II. Aufl.) der Leuckart'schen »Parasiten des Menschen« von G. Brandes. Was die Entwicklung von *Nephelis* betrifft, über welche Brandes ziemlich viel redet, so ist diese anscheinend von ihm und nicht von Leuckart untersucht worden, da fast alle Figuren als Schemata »nach Brandes« bezeichnet sind. Desswegen will ich auch im Weiteren von Brandes (nicht Leuckart) reden. Über die Furchung finden wir auch bei ihm nichts Neues, indem sie einfach nach Robin und Bütschli dargestellt wird. Aber im Gegensatz zu Robin lässt er den animalen Pol zur Dorsalseite (1901, p. 806) und den Keimstreifen aus der vierten Makromere anscheinend auf der Ventralseite sich entwickeln (s. die Schemata Fig. 343 »nach Brandes«, p. 811, 1901). Leider sind aber alle von Brandes gegebenen Figuren Schemata und man weiß nicht bestimmt, ob er sie nur theoretisch konstruirt, oder nach Präparaten entworfen hat. Davon spricht er

---

[1] Die Entwicklung von *Nephelis octoculata*, *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo*, sowie von anderen mehreren Hirudineen wurde von Apáthy (1888, p. 155), und zwar »in ihrem ganzen Verlaufe« verfolgt. Bis jetzt sind aber leider die Resultate dieser Untersuchungen — so viel mir bekannt — nicht publicirt worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht. Weiter werde ich hier auf Brandes' Angaben nicht eingehen; sie sollen an den betreffenden Stellen berücksichtigt werden.

Wir fanden also eine Anzahl von mit einander sich stark widersprechenden Angaben. Diese Widersprüche zu erklären und einige der noch vorhandenen Lücken auf Grund eigener Untersuchung auszufüllen, soll im Folgenden versucht werden. Ich glaube aber bemerken zu dürfen, dass die Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* allein kaum die Verhältnisse der Kieferegelentwicklung genügend klar stellen kann. Es wäre sehr zu wünschen, diese Vorgänge bei *Hirudo* oder *Aulastomum* zu studiren, wo sie höchst wahrscheinlich in viel einfacherer Weise sich vollziehen.

Eigene Beobachtungen.

Bekanntlich durchlaufen die *Nephelis*-Eier die ganze Entwicklung im Innern des Kokons, indem sie anscheinend unmittelbar vor dem Ablegen des Kokons in dem Mutterthier befruchtet werden (Bütschli, 1876, O. Hertwig, 1877, Iijima, 1882). Jedenfalls findet man in ganz frisch abgelegten Kokons Eier, die schon mit einer Dotterhülle versehen sind, und auf welchen man schon die Bildung der Richtungskörperchen beobachten kann.

Die Bildung der vier ersten Furchungszellen, welche fast in gleicher Weise von Frey (1845), Rathke (1862), Robin (1875) und Bütschli (1876) beschrieben und identisch mit denselben Vorgängen bei *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887) und *Branchiobdella* (Salensky, 1885) sind, braucht hier nicht besonders berücksichtigt zu werden. Ich bemerke nur, dass die erste vertikal verlaufende Furchungsebene das Ei in zwei etwas ungleiche Zellen theilt. Die zweite Furchungsebene, die gleichfalls vertikal verläuft, theilt die kleinere Zelle in zwei von gleicher Größe (*A* und *C*), dagegen wird die größere Zelle in zwei Zellen von ungleicher Größe zerklüftet (*B* und *D*), von denen die kleinere (*B*) mit den Abkömmlingen (*A*, *C*) der ersten, kleineren Zelle ziemlich gleich an Volumen ist. Die zweite (*D*) unterscheidet sich aber von *C*, wie gesagt, durch größeres Volumen. Von diesem Stadium (Fig. 1, Taf. XXII) nehmen meine Beobachtungen ihren Ausgang.

Die drei eben besprochenen Blastomeren (Fig. 1, Taf. XXII) von annähernd gleicher Größe bezeichne ich einfach mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, derart, dass *A* und *B* die beiden der großen vierten Blastomere *D* anliegenden Zellen genannt werden, während die dritte dann *C* heißt. Die größere vierte Makromere ist also *D*. Die vier Zellen werden im Weiteren auf den Abbildungen in solcher Weise geordnet sein, dass die dem hinteren Ende entsprechende Makromere *C* — was schon Robin (1875) andeutete — nach unten gerichtet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist, die Makromere *A* und *B* nach rechts und links und die größere Makromere *D* nach oben. Später verändert die große Makromere *D* ihre Lage, die drei anderen behalten sie aber bis auf ganz weit entwickelte Stadien bei. Diese Stellung haben die vier Zellen bei Ansicht auf den animalen Pol (Fig. 1, Taf. XXII). Bei der Ansicht vom vegetativen Pol liegt *A* links und *B* rechts. Man wird danach aus der Lage von *A* und *B* in meinen Figuren erkennen können, von welchem Pol das betreffende Ei beobachtet ist.

Die dritte Furchungsebene verläuft senkrecht zu den zwei ersteren und schnürt in der Richtung des animalen Pols vier Mikromeren ab, die nach den Beobachtungen Robin's (1861, 1875) nicht aus den vier ursprünglichen Blastomeren entstehen, sondern nur von den drei Zellen *A*, *B*, *C* stammen sollen, wobei eine von diesen zwei Mikromeren den Ursprung geben würde. Bütschli (1877, p. 240) »war früher[1] der Meinung, dass zuerst die zwei durch Theilung der größeren Kugel des zweikugeligen Stadiums entstandenen Furchungskugeln zwei solcher kleinen Zellen erzeugen und hierauf einige Zeit später die beiden aus der kleineren Zelle des erwähnten Stadiums hervorgegangenen Furchungszellen die zwei anderen kleinen Zellen hervorbrächten«. »Nach den Beobachtungen Robin's« — sagt weiter Bütschli — »scheint dies jedoch nicht der Fall zu sein, sondern sich zuerst aus *a* und *b* zwei der vier kleinen Furchungskugeln zu erzeugen und später aus *a* und *b'* die beiden anderen kleinen Furchungskugeln hervorzugehen; da ich den Entstehungsprocess dieser vier kleinen Furchungskugeln nicht durch fortlaufende Untersuchungen an lebenden Eiern festgestellt habe, so muss ich die Unrichtigkeit meiner Annahme zugeben.« Ich bin jetzt im Stande die 1876 von Bütschli ausgesprochene Meinung zu bestätigen, wie man es aus den Figg. 1, 2 und 3 (Taf. XXII) sehen kann. Auf Fig. 1 sind alle Kerne der vier Blastomeren *A*, *B*, *C*, *D* von Strahlungen umgeben und in Vorbereitung zur Theilung. In Fig. 2 liegen auf den Zellen *B* und *D* zwei kleinere *b* und *d*, die aus ihnen entstanden sind, was erfahrungsgemäß daran zu erkennen ist, dass die Kerne beider Zellen noch ganz klein sind. Auch der Kern der Zelle *B* ist noch nicht vollkommen im Ruhezustande, dagegen ist der Kern der Makromere *D* schon wieder in Vorbereitung zur Theilung. Die Zellen *A* und *C* schnüren die ihnen entsprechenden Mikromeren (*a*, *c*) etwas später ab, so dass man in dem Ei (Fig. 2) die Kernspindeln gut beobachten

[1] Bütschli, 1876, p. 9, 10.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann. In Fig. 3 (Taf. XXII) sind die Mikromeren *a* und *c* schon abgetrennt und man erkennt aus dem Vergleiche ihrer Kerne mit denjenigen der Makromeren *A* und *C*, dass sie eben erst abgeschnürt worden sind. Sämmtliche vier Kerne zeigen nämlich sehr klar die von ihnen ausgehende Strahlung. Diese Art der Mikromerenentstehung aus den vier Makromeren ist auch sehr wahrscheinlich, wenn man dieselben Processe bei anderen Würmern, Mollusken etc. vergleicht. So wurde sie speciell für Hirudineen in ebenbeschriebener Weise bei *Clepsine* von Whitman (1878, 1887) beobachtet. Dagegen stand die Darstellung Robin's in vollkommenem Widerspruch mit diesen Angaben.

Wenn wir uns jetzt der vierten Makromere *D* zuwenden, so finden wir, dass dieselbe sofort nach der Abschnürung ihrer Mikromere *d* sich wieder theilt, wobei die Theilungsebene ungefähr parallel zu der Ebene verläuft, in der die drei anderen Makromeren liegen. Dabei wird auch die Zelle *D* mehr gegen den vegetativen Pol verschoben und die aus ihr hervorgehenden zwei Zellen D^1 und D^2 ordnen sich so, dass D^2 an den vegetativen Pol gegenüber den Mikromeren zu liegen kommt, indem D^1 zwischen den Mikromeren und D^2, also etwa auf der Stelle der ursprünglichen Makromere *D* verbleibt (Fig. 3—5, Taf. XXII).

Die Theilung der vierten Makromere *D* ist schon von früheren Forschern angedeutet worden. Zuerst wurde sie von Frey (1845) vermuthet (s. oben p. 323), dann von Rathke (1862) genau beschrieben. Robin (1875) spricht auch von dieser Theilung, nur lässt er die kleinste der vier Makromeren in dieser Weise in zwei Zellen zerfallen. Ich glaube diese Angabe Robin's dadurch erklären zu können, dass er nicht die ganze Zelle, die in diesem Falle sich stark verlängert, sah, sondern nur den Theil, der nach dem animalen Pol schaut. Ich habe an lebenden Eiern diese Theilung nicht verfolgt, erlaube mir aber diese Ansicht auszusprechen, da sie auch meinen Präparaten (s. Fig. 2 und 3, Taf. XXII) mehr entspricht, und weil derselbe Vorgang sich bei *Clepsine* in dieser Weise vollzieht. Auch Brandes (1901, p. 805, 806, 810) spricht sich ähnlich aus.

Während diese Vorgänge sich abspielen, verändern auch die Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* ihre Lage gegenüber den Makromeren (Fig. 3, Taf. XXII), indem sie um die Achse, welche den animalen Pol mit dem vegetativen verbindet, sich um ca. 45° drehen und zwar in der Richtung des Uhrzeigers. Sie nehmen also schließlich eine Lage, wie es auf Fig. 4 (Taf. XXII) abgebildet ist, ein, wo jede Mikromere nicht mehr auf der ihr entsprechenden Makromere liegt, sondern in der Furche zwischen jener und der benachbarten Makromere. Dieser Lagewechsel, welcher schon von Robin (1875) und Bütschli (1877)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wahrgenommen wurde, ist unter dem Namen der Spiralfurchung bekannt und kommt sehr häufig vor. Auch *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887) zeigt dieselben Verhältnisse.

Auf dem in Fig. 3 abgebildeten Stadium kann man schon deutlich eine Furchungshöhle erkennen (*Fh*), welche von den vier Mikromeren oben und den drei Makromeren *A*, *C*, *B* und den zwei Abkömmlingen der vierten Makromere — D^1 und D^2 — von den Seiten und von unten begrenzt wird. Auf Fig. 5 (Taf. XXII), welche das Stadium der Fig. 4 in Profilansicht darstellt, nämlich von der Seite der Makromere *A* gesehen, die eben so wie die Mikromeren *d* und *a* nicht abgebildet ist, sieht man die Furchungshöhle sehr schön.

Bis zu diesem Stadium gleicht die Furchung der *Nephelis*-Eier vollkommen der von *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887) und *Branchiobdella* (Salensky, 1885). Von jetzt ab jedoch wird sie verschieden.

Im folgenden Stadium, das Fig. 6 (Taf. XXII) darstellt, tritt ein neues Element auf — das Entoderm. Dieses Stadium hat schon Bütschli (1877, p. 241 und Fig. 3, Taf. XVIII) gesehen und abgebildet. Wir finden nun eine neue Zelle *Bg*, die zweifellos aus der Makromere *B* hervorgegangen ist. Neben den Kernen von *B* und *Bg* bemerkt man noch eine Strahlung und beide sind noch verhältnismäßig klein, was auf einen eben beendigten Theilungsprocess hindeutet. Auch geht dies aus der Lage der kleinen Zelle *Bg* klar hervor, sie ist sogar noch nicht ganz von der Mutterzelle abgeschnürt. *Bg* ist die erste Entodermzelle, als welche sie schon Bütschli (1877) richtig erkannte. Die nächst folgenden Vorgänge führen zur Vermehrung der Entodermzellen und zum Auftreten zweier neuer Zellen neben dem animalen Pol und zwar geschieht dies auf Kosten der zwei Abkömmlinge der vierten Makromere.

Schon aus der Fig. 7 (Taf. XXII) geht hervor, dass die beiden Zellen D^1 und D^2 in Theilung begriffen sind. Die Zelle D^1 theilt sich nun verhältnismäßig sehr rasch und schnürt drei Zellen nach einander ab, während in dieser Zeit die Zelle D^2 nur eine einzige neue abschnürt. Zuerst theilt sich also D^1 und zwar in der Richtung gegen den animalen Pol zu, indem sie zwei kleinere Zellen ($D^{1.1}$ und $D^{1.2}$) nach einander abschnürt, die sich zwischen ihre Mutterzelle D^1 und die Mikromeren *b* und *d* schieben (Fig. 8, Taf. XXII). Die diesbezügliche Angabe von Bütschli konnte ich demnach vollständig bestätigen und verweise auf seine betreffende Abbildung (1877, Fig. 4, Taf. XVIII). Zu ungefähr der gleichen Zeit lässt sich ferner das Entstehen einer zweiten Entodermzelle verfolgen, die von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Zelle D^2 abgeschnürt wird. Fig. 8*a* und 9 (Taf. XXII) zeigen dies ganz klar. Diese neue Zelle bezeichne ich als $D^{2.g}$. Während der Bildung dieser Zelle, oder auch manchmal etwas früher wird noch eine — die dritte — Entodermzelle $D^{1.g}$ erzeugt und zwar höchstwahrscheinlich — nach ihrer Lage zu der Zelle D^1, sowie nach den Kernverhältnissen beider Zellen ist es zweifellos — ist sie aus der Zelle D^1 hervorgegangen (Fig. 8, Taf. XXII). D^1 hat auch eben die zwei kleinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ gebildet. Nach Bütschli's Angaben sollen schon zwei Entodermzellen vorhanden sein, wenn die Makromere *D* sich zu der Theilung anschickt, aus welcher die Zellen D^1 und D^2 hervorgehen. Bütschli sprach die Vermuthung aus, dass die drei ursprünglichen Entodermzellen aus den drei Makromeren (d. h. aus *D*, *A* und *B*) entstehen. »Aus ihrer Lage zu den drei großen Furchungskugeln« — sagt er — »scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass sie diesen drei großen Furchungszellen ihren Ursprung verdanken und zwar in der Weise, dass jede dieser drei großen Furchungszellen eine dieser kleinen Zellen in der Richtung nach der Achse, um welche die großen Zellen gelagert sind, erzeugt« (1877, p. 241). In diesem Fall stehen meine Beobachtungen in Widerspruch mit denen Bütschli's. Ich vermuthe, dass in dem Fall, wo Bütschli zwei Entodermzellen gesehen hat (s. 1877, Fig. 2, Taf. XVIII), er die Mikromeren *c* und *a* dafür hielt, die auf seiner Abbildung fehlen und deren Lage genau die entsprechende wäre.

Wir sind nun bei einem Stadium mit 14 Zellen angekommen, was auf den Figg. 8, 8*a* und 9 (Taf. XXII) abgebildet ist. Die Fig. 8 und 8*a* stellen das Ei von dem animalen Pol dar. Am animalen Pol liegen sechs Zellen: die vier Mikromeren (*a*, *b*, *c*, *d*) und die zwei ihnen anliegenden kleinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$. Bei tieferer Einstellung sieht man die drei Entodermzellen (die Zellen B^g und $D^{1.g}$ sind auf den Figg. 8 und 8*a*, die Zelle $D^{2.g}$ nur auf der Fig. 8*a*), die auf meinen Figuren gelb gezeichnet sind. Bei noch tieferer Einstellung kann man die beiden Abkömmlinge der vierten Makromere — die Zellen D^1 und D^2 wahrnehmen. Fig. 9 zeigt dasselbe Stadium in Profilansicht, wobei man auch die Furchungshöhle *Fh* bemerkt, welche am animalen Pol von den sechs kleineren Zellen *a*, *b*, *c*, *d*, $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ bedeckt wird; am vegetativen Pol von den zwei Zellen D^1 und D^2. An den Seiten ist sie durch die Makromeren *A* und *B* und von hinten durch die drei Entodermzellen und die Makromere *C* abgeschlossen. Die vier Mikromeren (*a*, *b*, *c*, *d*), sowie die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, und die großen Zellen D^1 und D^2 liegen mit einem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theil ihres Körpers frei nach außen, der übrige Theil ist zwischen die Makromeren *A*, *B*, *C* eingeschoben.

Der weitere Fortschritt in dem Furchungsprocess besteht in einer Vermehrung der Zellen an dem vegetativen Pol. Dies wurde schon 1862 von Rathke, dann von Robin (1875) beschrieben, indem jede Zelle D^1 und D^2 sich in der Querrichtung theilt; und zwar theilt sich zuerst D^2, dann D^1 (Fig. 10, Taf. XXII), so dass schließlich vier Zellen entstehen, die eine den vier Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* entsprechende Lage am vegetativen Pol haben[1]. Frey (1845) hat schon

[1] An dieser Stelle will ich einer Erscheinung gedenken, die mir nicht ohne Interesse zu sein scheint, und die auch schon von Anderen beschrieben wurde. Ich meine die »Spiralaster«-Figur, welche Mark (1882) zum ersten Mal in den noch nicht gefurchten Eiern von *Limax campestris* beobachtete. Iijima (1882) sah dieselbe Erscheinung in den frisch abgelegten Eiern von *Nephelis vulgaris* var., die in dem Stadium der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchen waren. In dem Stadium der Fig. 11 (Taf. XXII) habe ich das Bild eines solchen »Spiralasters« gesehen. Die Fig. 11 stellt dasselbe Stadium und aus dem Präparat wie Fig. 10 (Taf. XXII) dar, nur in Profilansicht, während Fig. 10 die Ansicht vom vegetativen Pol bietet. Man bemerkt auf Fig. 10 sehr deutlich die beiden Theilungsfiguren in den Zellen D^1 und D^2 die ganz normal zu sein scheinen. Dreht man jetzt das Präparat um 90° so bekommt man Ansichten wie sie auf den Figg. 11 und 11*a* (Taf. XXII) abgebildet sind. Sowohl in der oberen Zelle D^1, als in der unteren D^2 beobachtet man jetzt eine deutliche spiralige Krümmung der Asterstrahlen; dabei sind die Spiralen der beiden Strahlungen derselben Zellen in der gleichen Richtung gekrümmt, wie es aus dem Vergleich der Figg. 11 und 11*a* hervorgeht. Fig. 11 stellt die obere Profilansicht des Eies (die Makromere *B* ist nicht abgebildet), die Fig. 11*a* die tiefere Zellenlage (auch hier ist die Makromere *A* nicht angedeutet) dar; die Fig. 11 entspricht also dem rechten Theil, letztere dem linken Theil der Fig. 10 (Taf. XXII). Vergleicht man nun die beiden Spiralen um die beiden Pole der Spindelfigur jeder Zelle in Fig. 11 und 11*a*, so hat sie gleichen Verlauf, dagegen ist die Spirale in der Zelle D^1 nach rechts, in der Zelle D^2 nach links gekrümmt.

Leider konnte ich diese Spiralasterfiguren an lebenden Eiern nicht bemerken. Es sind mir auch einige »Spiralaster« in einem vierzelligen Stadium aufgefallen, jedoch habe ich sie nie mit der gleichen Deutlichkeit wie in dem eben beschriebenen Präparate beobachtet.

Mark (1881) hält die Möglichkeit eines Kunstprodukts in seinem Fall (*Limax campestris*) für ausgeschlossen, giebt aber keine Erklärung dieser merkwürdigen Figur. Auch Iijima (1882) versucht keine Erklärung. In letzterer Zeit ist die Spiralfigur wieder beobachtet worden und zwar von Fick (1893) im *Axolotl*-Eie, von Byrnes (1899, p. 210) in den Eiern von *Limax agrestis* und von v. Kostanecki und Wierzejski (1896) in dem Ei von *Physa fontinalis*.

Fick sah (1893, p. 578), »dass die Strahlen manchmal nicht ganz gerade verlaufen, sondern bogenförmig, als ob sich das Centrum um sich selbst gedreht hätte, die Strahlen aber in der Peripherie befestigt gewesen wären, so dass also eine wirbelähnliche Figur entsteht«. Man kann in diesen Zeilen Fick's die Vermuthung ausgesprochen sehen, dass es sich hier um eine Umdrehung des Cen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

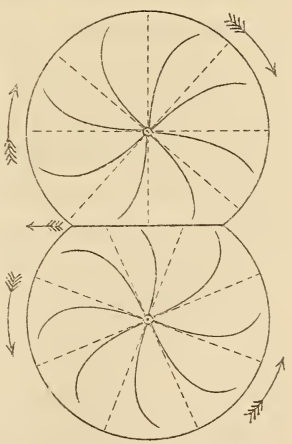
früher (s. oben) die Vermuthung ausgesprochen, dass die vier Zellen ($D^{1.4}$, $D^{1.3}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$) in der Weise entstehen, wie es eben beschrieben ist, doch konnte er es nicht direkt beobachten.

Figg. 12 und 12*a* (Taf. XXII) stellen das folgende 16zellige Stadium von dem vegetativen Pol dar und zwar 12 die am vegetativen Pol liegenden oberflächlichen Zellen, 12*a* bei tieferer Einstellung die Zellen am animalen Pol. Figg. 13 und 13*a* sind Profilansichten und zwar 13 die Zellen der linken Seite, 13*a* bei tieferer Einstellung die der rechten Seite. Von den 16 Zellen sind drei die Makromeren *A*, *B*, *C*; vier Zellen, nämlich die neuen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ liegen am vegetativen Pol; die vier Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* liegen am animalen Pol und die zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ zwi-

---

trums um sich selbst handelt, wobei centrirte Radien in dem Sinne von Heidenhain vorauszusetzen wären. Bis jetzt ist also keine bestimmte Erklärung dieser interessanten Erscheinung gegeben, obwohl sie nicht so selten vorzukommen scheint, da sie bei Mollusken, Würmern und Vertebraten nachgewiesen wurde.

Eine Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung ließe sich — natürlich nur vermuthungsweise — vielleicht in folgender Art geben. Bereits Robin (1875) hat beobachtet, dass die Furchungskugeln bei *Nephelis* sich gegen einander verschieben. Nehmen wir nun an, dass beide Zellen, die diese Erscheinung zeigen, sich derartig gegen einander verschieben, dass sie, um ihre parallelen Spindelachsen sich drehend, ihrer Berührungsfläche entlang gleiten (etwa wie zwei in einander greifende Zahnräder), so werden sich die beiden Zellen in verschiedenem Sinne drehen (s. Textfigur). Nehmen wir nun ferner an — was a priori nicht ausgeschlossen erscheint —, dass die äußerste plasmatische Schicht der Zelle in sich eine größere Kohäsion besitzt, als das innere Plasma, so müssten natürlich die vorher gerade verlaufenden Strahlen in der Richtung der Drehung spiralig gedreht werden. Ein Blick auf die nebenstehende Textfigur, in der die ursprünglich geraden Strahlungen punktirt eingezeichnet sind, macht dies wohl leicht verständlich. Es sei allerdings nicht verhehlt, dass solche »Spiralaster« auch an einzelnen Eizellen, z. B. bei der Bildung der Richtungskörperchen und in der ersten Furchungsspindel beobachtet worden sind, wofür diese Erklärungsweise nicht möglich wäre. Man könnte höchstens annehmen, dass hier bei der Konservirung die äußerste Plasmaschicht in ungleichmäßiger Weise schrumpfte, wodurch auch eine Drehung zu Stande kommen könnte.



Bis man aber nicht parallel mit den fixirten Objekten auch lebende genau untersucht hat, wird wahrscheinlich keine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung gegeben werden, falls sie nicht ein Kunstprodukt der Konservirung ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schen der Mikromerengruppe und dem am vegetativen Pol liegenden Zellenquartett. Endlich liegen die drei Entodermzellen im Inneren des Embryo. Dieses Stadium, welches schon von Bütschli (1877, Fig. 5, Taf. XVIII) genau beschrieben und abgebildet wurde, habe ich in drei verschiedenen Ansichten dargestellt, weil sich mit ihm die späteren am bequemsten vergleichen lassen, bei denen die Zahl der Zellen sehr groß ist, wesshalb Ansichten von verschiedenen Seiten unentbehrlich werden.

Das 16-Zellenstadium erreichen die Eier in ca. 24 Stunden nach der Ablage und verbleiben merkwürdigerweise auf diesem Stadium mehrere Stunden in anscheinend vollkommener Ruhe; ja ich konnte manchmal beobachten, dass erst nach 16 bis 20 Stunden die weitere Furchung wieder fortschreitet. Im Inneren des Eies, resp. in dessen Zellen, muss aber ein lebhafter Stoffwechsel stattfinden, dessen Resultate nach Beendigung des Ruhestadiums zu Tage treten. Denn während bis zu dieser Zeit alle Zellen ganz gleich aussahen und sich die Kerne sehr schlecht mit Delafield'schem Hämatoxylin und Karminfarbstoffen färbten, das Protoplasma aber viel Farbe speichert, tritt nun während dieses Stadiums in allen Zellkernen eine Veränderung ein. Wesentlich ist, dass dadurch die drei großen Makromeren von allen anderen Zellen unterschieden werden. Sie beginnen nämlich einen Degenerationszustand zu zeigen; ihre Kerne nehmen immer mehr und mehr an Größe zu, während der Kerninhalt sehr blass wird und offenbar aus einer Flüssigkeit besteht; die Kerne schrumpfen daher bei Einwirkung des Alkohols stark, nachdem sie schon fixirt waren, und bei Färbung mit Hämatoxylin oder Alaunkarmin zeigen sie sich sehr arm an Chromatin. Die Kerne der übrigen Zellen verhalten sich dagegen ganz anders und zwar werden sie nun reicher an Chromatin. Sie nehmen stark an Größe zu und erhalten einen — nicht selten auch zwei — große Kernkörperchen, die sich sehr stark mit Kernfärbungsmitteln färben. Der Durchmesser des ruhenden Kernes erreicht nun manchmal die Hälfte desjenigen der Zelle. Das äußere Aussehen des Protoplasmas der Zellen bleibt wesentlich das frühere, indem nur seine gleichmäßig wabige Struktur, die sich auch im Leben sehr schön sehen lässt, etwas feiner wird. Die drei Makromeren werden jedoch viel blasser und durchsichtiger.

Von diesem Stadium ab beginnt die allmähliche Differenzirung der Keimblätter, wenn man überhaupt von solchen bei *Nephelis* reden kann, wo diese Anlagen in sehr komplicirter Weise entstehen. Je-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

doch kann man schon jetzt für einige der Anlagen ihre zukünftige Bedeutung feststellen.

Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* nehmen an den weiteren Entwicklungsvorgängen nicht mehr Theil, wie wir es des Weiteren sehen werden. Nach Robin's (1875) Angaben nehmen sie Theil an der Anlage des eigentlichen Embryonalkörpers und zerfallen endlich in mehrere kleinere Zellen. Rathke (1862) ließ sie bekanntlich den hinteren Saugnapf bilden, was bald durch Leuckart (1863) widerlegt wurde. Letzterer äußerte dabei die Meinung, dass sie den Urnieren von *Hirudo medicinalis* analoge Gebilde darstellen. Kowalevsky (1871, p. 3) vermuthete, dass aus diesen drei Zellen die Keimstreifen hervorgehen. Bütschli (1877, p. 245) verfolgte die drei Zellen bis auf ein sehr spätes Stadium und bestätigte die Angabe Robin's. Balfour (1880, p. 334) schließt sich Bütschli's Ansicht an, was die Entstehung der ersten drei Ektodermzellen betrifft. Er meint, dass auch die weitere Vermehrung der Entodermzellen auf Kosten dieser drei Makromeren vorgeht, was nach der Analogie mit *Clepsine* zu vermuthen wäre. Dagegen meint Bergh (1885, p. 292), dass die drei Zellen »später einem Resorptionsprocesse anheimfallen«. In letzterer Zeit hat Filatoff (1898, 1900) die Ansicht aufgestellt, die er auch durch Abbildungen zu bestätigen sucht, dass die drei Zellen beim Wachsthum der Larve am Hinterende bleiben, und in der Richtung nach vorn kleine Zellen erzeugen, die zu Entodermzellen werden. Derselben Meinung ist auch Perrier (Traité de Zoologie). Ich glaube hier bestimmt sagen zu können, dass die drei Makromeren *A*, *B* und *C*, nachdem sie die drei ihnen entspringenden Mikromeren abgeschnürt haben (*a*, *b*, *c*) und eine von ihnen (*B*) eine Zelle (B^g) in das Innere geliefert hat, ihre Thätigkeit abschließen und nun ihre Kerne anfangen allmählich zu degeneriren. Ihr Plasma dürfte aber höchstwahrscheinlich von Wanderzellen der Larve resorbirt werden, die möglicherweise von Robin und Bütschli (s. oben) für Zerfallzellen der Makromeren gehalten wurden.

Ich konnte niemals mehr eine Andeutung irgend welchen Theilungsprocesses an den drei genannten Zellen wahrnehmen. Auf ganz späten Stadien (Fig. 35, Taf. XXIV) sah ich sie noch am hinteren Ende der Larve. Ihr Plasma, welches sich relativ stark mit Hämatoxylin färbt, hatte nun wenig scharfe Grenzen, die Kerne erschienen als große abgeplattete Bläschen mit schwachen Spuren von Chromatin, wie auch schon auf früheren Stadien. Filatoff meint (1900, p. 48) Chromatinpartikeln in dem Plasma der Zellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

selbst gesehen zu haben und schließt daraus, dass diese Chromatintheilchen, welche aus dem Kern herstammen sollen, sich mit dem Plasma der Zelle umgeben können und als Zellen sich isoliren, die sich den benachbarten Entodermzellen anschließen. Derartige Zellen, zwischen Entoderm und den drei großen Makromeren, hat er nämlich gesehen und abgebildet (1900, Fig. 12, Taf. XXII, auch 1898 Textfig. p. 646). Davon später mehr. Was aber die sich stark färbenden Theilchen in dem Plasma der Makromeren betrifft, so halte ich sie für eine Degenerationserscheinung und man kann jedenfalls nicht behaupten, dass diese Theilchen aus dem Kern auswandern. Die Kerne der Makromeren sind von Anfang an sehr arm an Chromatin. Eine Entstehung des Chromatins aus dem Plasma der drei Makromeren meint aber Filatoff sicher nicht.

Die an dem animalen Pole liegenden vier Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d*, die sich mit den Mikromeren von *Clepsine* identificiren lassen, liefern einen Theil des larvalen Ektoderms, und zwar gehen sie alle in die Bildung des Kopfzapfens ein. Bekanntlich liefern die vier Mikromeren von *Clepsine* (Whitman) das Ektoderm des Kopfabschnittes. Die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, die Whitman (1887) nach der Analogie mit *Clepsine* als Neuroblasten bezeichnet und welche mit den vorderen zwei Mesomeren von *Rhynchelmis* (nach Vejdovský, 1886) verglichen werden können, bleiben längere Zeit hindurch passiv und liefern schließlich je eine Reihe von Zellen in den Rumpfkeimen und zwar höchstwahrscheinlich entstehen aus ihnen die zwei inneren Zellenreihen, welche die Nervenkette bilden, wodurch die eben angeführte Bezeichnung Whitman's (Neuroblast) bestätigt wäre. Darüber aber später.

Die an dem vegetativen Pol liegenden Zellen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$, welche aus der Theilung der zwei größeren Zellen D^1 und D^2 entstanden sind, werden schließlich nach lebhafter Vermehrung das larvale Ektoderm (des Rumpfes), Muskel- und Nervenzellen, wandernde Zellen des Rumpfes, endlich die Keimstreifen (oder die Rumpfkeime und Kopfkeime, wie man jetzt diese Anlage, nach der Bergh'schen Terminologie, nennt) und einen Theil des Entoderms liefern. Der übrige Theil des Entoderms entsteht aber direkt aus den schon erwähnten drei im Inneren des Embryo liegenden Zellen B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$.

Nachdem also das Ei in dem Ruhezustand die obenerwähnten Veränderungen erfuhr, geht die Entwicklung weiter. Der Embryo behält dabei die charakteristische dreilappige Form, die für die Orientirung der Präparate von besonderem Werth ist, weil die durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Centra der drei Makromeren (die diese Form verursachen) bestimmte Ebene der Horizontalebene des erwachsenen Thieres ziemlich parallel läuft. Auch die für Schnitte bestimmten Eier, die in der Eiweißmasse eingeschlossen sind, lassen sich dadurch orientiren, dass sie gewöhnlich so liegen, dass die erwähnte Ebene in der natürlichen Lage im Kokon meist horizontal liegt. Die dreilappige Form des Embryo ist aber nicht immer gleich ausgesprochen, indem sie sich manchmal einem Kreis nähert, wie es z. B. auf der Fig. 12 (Taf. XXII) zu sehen ist. Eine strenge Gesetzmäßigkeit in dem Vorkommen dieser dreilappigen Form konnte ich nicht finden.

Der nächste Fortschritt der Entwicklung besteht darin, dass fast gleichzeitig eine Vermehrung der drei Zellgruppen stattfindet, die wir eben besprochen haben: der animalen Gruppe, der vegetativen Gruppe und der Entodermanlage. Die Figg. 15, 15*a*, 16, 16*a* (Taf. XXII) und 17 (Taf. XXIII) stellen solche Stadien dar; Figg. 15 und 17 sind vom vegetativen Pole gegeben, die Fig. 16 dagegen im Profil. Die vier größeren Abkömmlinge der *D*-Makromere $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ vermehren sich in der Weise, dass jede sich parallel der Längsachse des Embryos theilt; jede dieser Zellen wird also eine Zelle seitwärts abschnüren in der Richtung gegen die ihr anliegende Makromere *A* oder *B*. Die Zellen $D^{1.4}$ und $D^{2.1}$ schnüren also je eine Zelle nach *A*, dagegen die $D^{1.3}$ und $D^{2.2}$ je eine nach *B* zu ab. Auf der Fig. 15 (Taf. XXII) ist ein Stadium abgebildet, wo die Theilung der Zellen $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ schon seit einiger Zeit vollendet ist und die Kerne ihr normales Aussehen erhalten haben. Dagegen sind auf der Fig. 17 (Taf. XXIII) die Zellen $D^{1.3}$ und $D^{1.4}$ gerade in der Theilung getroffen, indem man in $D^{1.4}$ die Äquatorialplatte, in $D^{1.3}$ das Auseinandergehen der Chromosomen bemerkt. Während derselben Zeit theilte sich die Entodermzelle $D^{2.g}$ in zwei Zellen von fast gleicher Größe: $D^{2.g.1}$ und $D^{2.g.2}$ (Fig. 15, Taf. XXII). Auch am animalen Pol findet eine Erzeugung neuer Zellen statt und zwar schnüren die zwei Mikromeren *b* und *d* je eine Zelle nach dem Inneren ab (b^2 und d^2), welche viel größer sind als die flachen Zellen (b^1 und d^1), die an der Oberfläche bleiben. Man könnte auch diesen Vorgang derart auffassen, dass die Zellen *b* und *d* je eine äußere flache Zelle b^1, d^1 abspalten, wodurch die Deutung des Vorganges dieselbe bleiben wird. Auf den Figg. 15*a* und 16*a* (Taf. XXII) sieht man solch eine Zelle d^1 und die ihr entsprechende tiefer liegende d^2, welche beide aus der Mikromere *d* entstanden sind. In Fig. 16 ist die Mikromere *b* gerade in der Theilung getroffen, aus welcher die zwei Zellen b^1 und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b^2 hervorgehen. Bald theilen sich auch die hinteren Mikromeren c und a in derselben Weise in je eine größere Zelle in der Tiefe und eine oberflächliche. Auf Fig. 18 (Taf. XXIII) ist die Zelle c gerade in dieser Theilung begriffen, dagegen hat die ihr entsprechende Zelle a (Fig. 18a, Taf. XXIII) sich schon getheilt; von den zwei aus ihr entstandenen Zellen a^1 und a^2, liegt a^2 tief von der Zelle a^1 bedeckt. Auf diesem Präparat (Figg. 18 und 18a, Taf. XXIII) war die Furchungshöhle nicht wahrnehmbar.

Die vier am animalen Pol liegenden flachen Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 bilden eine Art Scheibe und liegen Anfangs alle vier ganz oberflächlich. Indessen beginnen die zwei Zellen b^1 und d^1 sich allmählich in die Tiefe einzuschieben, zwischen die ihnen entsprechenden Mikromerenderivate a^1 und c^1 einerseits und die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ andererseits. Dabei ändern sie ihre Gestalt, indem sie sich parallel der Längsachse des Embryo ziemlich in die Länge strecken. Wenn man sie jetzt von dem animalen Pol betrachtet (Fig. 20, Taf. XXIII), so erscheinen die Zellen b^1, d^1 ganz klein, in der Profilansicht sind sie längsgestreckt und stark zwischen die Zellen $D^{1.1}$, $D^{1.2}$ hineingepresst. Dies geschieht dadurch, dass die frühzeitig entstandenen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ nunmehr nach der Seite und gegen den animalen Pol geschoben werden, wobei sie die Zellen b^1 und d^1 seitlich überlagern.

Die Erzeugung neuer Zellen geht nun nicht mehr regelmäßig weiter; und es ist ziemlich schwer dieselben genau zu verfolgen, weil die Theilungen sehr rasch verlaufen, so dass man nur zufällig auf Kerntheilungsfiguren stößt. Die Untersuchung an lebenden Eiern ist an diesen Stadien schon fast unmöglich.

Hauptsächlich vermehren sich jetzt die Zellen des vegetativen Poles. Dies wurde schon von Robin (1875) beobachtet, doch gelangte er zu keiner genauen Einsicht. Auch die im Inneren des Embryo befindlichen Zellen bleiben nicht passiv und ihre Zahl wird allmählich größer, indem einige von ihnen besonders blass auszusehen anfangen und anscheinend den Charakter der Deutolecithzellen annehmen, wie es schon Bütschli (1877) beschrieb. Dies steht höchst wahrscheinlich mit dem Auftreten der larvalen Mundöffnung im Zusammenhang. Schon auf Fig. 20 (Taf. XXIII) bemerkt man zwischen den Zellen a^1, b^1, c^1 und d^1 eine kleine Öffnung (o), die zwischen den tiefer liegenden Zellen a^2, b^2, c^2, d^2 in ein dünnes Rohr übergeht. Diese Öffnung hat schon Bütschli beschrieben (1877) und als Mundöffnung bezeichnet, da sie zweifellos dem Mund der Larve entspricht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und bei der weiteren Entwicklung zu diesem wird. Die Mundöffnung bildet sich also als eine Spalte zwischen den vier flachen Mikromerenabkömmlingen a^1, b^1, c^1, d^1 und wir finden hier keine Andeutung einer Ektodermeinstülpung. Diese Ansicht wurde vor Kurzem durch Filatoff (1898, p. 646) ausgesprochen. Die in der Tiefe liegenden Zellen a^2, b^2, c^2, d^2 bilden den Schlund, welcher also ektodermaler Natur ist und dessen Lumen in derselben Weise wie das des Mundes entsteht, d. h. durch ein Auseinanderweichen der Zellen a^2, b^2, c^2, d^2. Diese vier Zellen, welche ich als Ösophagealzellen bezeichnen werde, sind sehr durchsichtig und verharren längere Zeit hindurch ziemlich passiv und ohne Lageveränderung, indem sie immer ein sehr regelmäßiges Viereck bilden. So viel ich bemerken konnte, produciren sie während der nächsten Entwicklungsstadien nur ganz wenige Zellen und zwar schnüren sie kleinere Zellen in der Richtung gegen die Oberfläche ab. Darüber weiter unten Näheres. Der Schlund führt in eine an diesem Stadium sehr geringfügige Darmhöhle, die an der Stelle der ursprünglichen Furchungshöhle liegt und nach allen Merkmalen aus jener direkt entsteht. Das Darmlumen ist an Totalpräparaten nicht immer gut nachzuweisen, dagegen konnte ich sein Vorhandensein an Paraffinschnitten leicht konstatiren. Ich bemerke hier, dass manchmal Stadien vorkommen, welche mehr Zellen besitzen, als das auf Fig. 20 (Taf. XXIII) dargestellte und noch keine Mundöffnung erkennen lassen. Es ist bei *Nephelis* überhaupt ziemlich häufig, dass gewisse Entwicklungsvorgänge eine Verspätung zeigen, wie auch Brandes vor Kurzem (1901) bemerkte, was die Untersuchung der Furchung sehr erschwert.

Wenden wir uns etwas genauer zu Fig. 20 (Taf. XXIII).

Die vier ektodermalen Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 und die ihnen zugehörenden, tiefer liegenden a^2, b^2, c^2, d^2 sind, wie oben bemerkt, sehr regelmäßig angeordnet, besonders die letzteren, welche ein Quadrat bilden und an ziemlich weit entwickelten Embryonen, ja sogar an jungen Larven, wegen ihrer regelmäßigen Anordnung und relativ bedeutenden Größe leicht bemerkt werden. Auf Fig. 34 (Taf. XXIV), welche einen optischen Querschnitt durch eine aus der Eihülle ausgetretene Larve im Niveau des Schlundes darstellt, sieht man noch drei von diesen Zellen (*Oez*), während die vierte sich schon in zwei kleinere (möglicherweise mehrere) getheilt hat.

In Fig. 20*a* (Taf. XXIV), welche dasselbe Stadium und dieselbe Ansicht (von oben), wie Fig. 20 darstellt, nur bei etwas tieferer Einstellung, bemerkt man schon die Andeutung einer Vermehrung der am

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vegetativen Pol (*ve*) liegenden Zellen, nämlich deren hinteren Reihe. Die Vermehrung geht hier, wie auch an dem animalen Pol, sehr symmetrisch vor sich, nur theilen sich die Zellen nicht alle gleichzeitig, wodurch eine temporäre Asymmetrie hervorgerufen werden kann, was die Beobachtung mehr oder minder erschwert. Die in der Mitte liegenden zwei Zellen $D^{2.1.1}$ und $D^{2.2.1}$ theilen sich in der Richtung gegen die Oberfläche, so dass je eine Zelle in der Tiefe erzeugt wird, $D^{2.1.1.2}$ und $D^{2.2.1.2}$ und je eine auf der Oberfläche bleibt, $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2.1.1}$ Figg. 20*a*, 21 und 22*b* (Taf. XXIII). Die theilweise schon in der Masse der ihnen anstoßenden Makromeren *A* und *B* liegenden Zellen $D^{2.1.2}$ und $D^{2.2.2}$ dagegen schnüren je eine Zelle nach seitwärts ab, wie man es aus Fig. 20*a* (Taf. XXIII) ersehen kann, wo die Spindeln in den Zellen $D^{2.1.1}$ und $D^{2.1.2}$ die Richtungen der nächsten Theilung andeuten. Auf Fig. 21 (Taf. XXIII) ist diese Theilung schon abgeschlossen und die aus ihr hervorgegangenen Zellen haben eine regelmäßige symmetrische Anordnung angenommen. Man bemerkt, dass die sechs innen liegenden Zellen der unteren (hinteren im Sinne der Larve) Reihe einen stark gekrümmten Bogen bilden. Diese Anordnung ist einfach mechanisch verursacht, da die ganze Reihe an die drei Makromeren *A*, *B*, *C* stößt und die Zellen sich zwischen jene legen. Auch die vordere Zellenreihe der vegetativen Seite krümmt sich allmählich etwas nach oben (vorn), da ihre Zellen denjenigen der hinteren Reihe fest anliegen. Figg. 21*a* und 21*b* (Taf. XXIII) zeigen denselben Embryo wie Fig. 21 vor der vegetativen Fläche, 21*a* den mittleren optischen Durchschnitt und 21*b* die untere oder animale Fläche.

Die Zellen im Inneren des Embryo haben sich bedeutend vermehrt und zwar nur auf einer Seite, was die ganze innere Anordnung der Zellen auf die linke Seite gegen die Makromere *A* verschoben hat. Wir sehen eine ganze Kette von Zellen, nämlich $D^{2.g.1}$, $D^{2.g.2.1}$, $D^{2.g.2.2}$, $D^{1.g.1}$, $D^{1.g.2}$, während die rechts liegende, schon bei Beginn der Furchung von der Makromere *B* abgeschnürte Zelle B^g in der früheren Lage verblieben und keine Theilung erfuhr. Sie ist aber zu beträchtlicher Größe angewachsen, wodurch man sie sofort von anderen benachbarten Zellen unterscheidet.

Dieses Verhalten kann dadurch erklärt werden, dass die links liegenden Zellen aus den zwei ursprünglich von den Zellen D^1 und D^2 entstandenen abstammen, dagegen die Zelle B^g durch die Makromere *B* abgeschnürt ist. Wenn wir nun die ganze Furchung verfolgt haben werden, so werden wir finden, dass die Zellen D^1 und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

D^2 und fast alle ihre Abkömmlinge — abgesehen von den zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{2\,2}$, die vorerst passiv bleiben, — eine besonders rege Theilungsfähigkeit besitzen und den größten Theil des späteren Thieres liefern.

Im Centrum des auf Figg. 21, 21*a*, 21*b* (Taf. XXIII) dargestellten Stadiums findet sich ein kleiner Hohlraum (*Dh*), der mittels eines feinen Rohrs nach außen mündet. Er ist höchstwahrscheinlich aus der Furchungshöhle hervorgegangen und die erste Anlage der Gastralhöhle; auf Fig. 21*a* ist diese Höhle schief schraffirt. Das Ausmündungsrohr, welches dem larvalen Schlund entspricht, verläuft zwischen den vier Zellen a^2, b^2, c^2, d^2, die man als Ösophagealzellen bezeichnen durfte und die noch an den aus der Eihülle geschlüpften Larven wegen ihrer Größe sich erkennen lassen. Je zwei von diesen Zellen sind auf den Figg. 21*a*, 21*b* dargestellt. Auf den Figg. 21—21*b* ist der Embryo etwas schief gestellt; desswegen kann man den Schlund schlecht unterscheiden. Dagegen sind die Fig. 22—22*b* (Taf. XXIII) bei einer sehr günstigen Lage des Embryo (nahezu von vorn gesehen) aufgezeichnet worden, in welcher die vermehrten Entodermzellen sehr gut hervortreten und die zwischen den Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 liegende Mundöffnung (*M*) deutlich wahrzunehmen ist. Den Ursprung der ektodermalen Zellen x, y konnte ich leider nicht beobachten.

Die Betrachtung des folgenden Stadiums der Figg. 23—23*b*, das von der vegetativen Fläche in zwei oberflächlichen (23 und 23*b*) Ansichten und einem mittleren Durchschnitt (23*a*) dargestellt ist, lehrt, dass die beiden Querreihen der Zellen der vegetativen Fläche stark in die Massen der Makromeren eingesenkt sind und nur noch ein Theil der Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.1}$, sowie die zwei mittleren, nach außen abgespaltenen Zellen der unteren (oder hinteren) Reihe $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2\,1.1}$ zum größeren Theil hervorragen. Die Zellen an den Enden der beiden Reihen sind erheblich vergrößert, so dass ihr Volumen demjenigen der großen entodermalen Zelle B^g (auf diesem Stadium schon zweigetheilt) gleich wird. Doch besteht diese Ähnlichkeit zwischen ihnen nicht lange Zeit, weil, wie bemerkt, die Zelle B^g sich bald in $B^{g.1}$ und $B^{g.2}$ theilt (Fig. 23*a*, Taf. XXIII). Weiter, als bis zu diesem Stadium konnte ich das Schicksal der ursprünglichen drei entodermalen Zellen B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$ nicht im Einzelnen verfolgen. Ich bemerke, dass diese Zellen immer im Inneren des Embryos liegen und nur vorübergehend, bei lebhafter Vermehrung der Zellen in einem anderen Theil des Embryo, können

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einige von ihnen mehr oder weniger auf kurze Zeit an die Oberfläche der umschließenden Makromeren verschoben werden. Bald nehmen sie aber ihren früheren Platz wieder ein.

Nach Bütschli (1877) sollen diese inneren Zellen in das Entoderm übergehen unter einer temporären Umbildung in Deutolecithzellen. Filatoff (1900, p. 45) hat die drei ursprünglichen Zellen, d. h. B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$, auch gesehen, ist aber der Ansicht, dass man sie ohne genauere Ermittelungen nicht als Entoderm bezeichnen darf. Leider hat er dies selbst nicht versucht und die Frage als offene erklärt. Mir scheint, dass die Angabe Bütschli's in diesem Fall sehr genau und wohlbegründet ist. Nachdem ich diese erwähnten Zellen Schritt für Schritt verfolgte und das Stadium Fig. 23*a* mit den späteren verglichen habe, komme auch ich zu der Ansicht, dass Bütschli's Auffassung ganz richtig ist.

Bei der weiteren Entwicklung vermehren sich die Zellen an der vegetativen Fläche rasch. Auf Fig. 23 sehen wir die Zellen $D^{1.4.1}$, $D^{1.3.1}$, $D^{1.4.2}$, $D^{1.3.2}$ der vorderen Querreihe fast gleichzeitig sich theilen, und zwar spalten die ersteren je eine Zelle in der Richtung gegen die Oberfläche ab, während die letzteren je eine Zelle seitwärts abschnüren. Auf Fig. 24*a* (Taf. XXIV) ist derselbe Moment in der Ansicht von oben (vorn) dargestellt, wo die Richtung der Kernspindeln in den Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.2}$ besser zu erkennen ist. Ungefähr gleichzeitig oder etwas später theilen sich die oberflächlich liegenden zwei Zellen der hinteren Querreihe $D^{2.2.1.1}$ und $D^{2.1.1.1}$, wie aus der Fig. 25 (Taf. XXIV) zu ersehen ist. Auch hat sich die Zahl der Zellen in dieser Querreihe um zwei neue vermehrt, die nun etwas in die Tiefe von den Endzellen der Reihe abgeschnürt werden (Fig. 25*a*, Taf. XXIV). Wie man aus der Fig. 25 entnimmt, sind von allen den 24 Zellen, die aus den ursprünglichen vier Zellen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ (Fig. 12, Taf. XXII) herstammen, nur die Abkömmlinge von $D^{2.2.1.1}$ und $D^{2.1.1.1}$ ganz an der Oberfläche der Makromere *C* gelagert, sowie auch die zwei äußeren Zellen der vorderen Reihe $D^{1.4.1.1}$ und $D^{1\ 3.1.1}$, die theilweise zwischen die Makromeren *A* und *B* sich einschieben. Alle anderen Zellen sind tief nach innen verlängert und einige von denselben stoßen fest an die innen liegenden Entodermzellen an.

Es sind dies im Besonderen die vier inneren mittleren Zellen der hinteren Reihe (Fig. 23, Taf. XXIII) $D^{2.2.2.1}$, $D^{2.2.1.2}$, $D^{2.1.1.2}$, $D^{2.1.2.1}$ (s. auch Fig. 25*b*, Taf. XXIV).

Auf den Figg. 25, 25*a*, 25*b* (Taf. XXIV) haben wir endlich ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadium, wo schon alle embryonalen Anlagen vorhanden sind. Auf Fig. 25 ist die Schicht der Zellen der vegetativen Fläche als parallel dem Gesichtsfelde gelagert dargestellt. An dieser Fläche liegen mehr in der Tiefe auf jeder Seite je fünf durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnete Zellen. — Es sind die drei Zellen $D^{1.\frac{3}{4}.1.1}$, $D^{1.\frac{3}{4}.2.1}$, $D^{1.\frac{3}{4}.1.2}$ der vorderen Querreihe, dann (Fig. 25*a*) eine Zelle der hinteren Querreihe $D^{2.\frac{1}{2}.2.2}$ und endlich je eine Zelle von den ganz in der Tiefe liegenden $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ (Fig. 25*b*). Man erinnert sich wohl, dass diese zwei Zellen auf einer sehr frühen Furchungsstufe von der Zelle D^1 producirt wurden und hat wohl bemerkt, dass sie bis jetzt immer passiv geblieben sind. Diese fünf Paar großen Zellen sind die Scheitelzellen oder Teloblasten, welche durch rasche Abschnürung von kleineren Zellen fünf Paar Zellreihen liefern werden, welche die Keimstreifen bilden.

Diese fünf Zellen jeder Seite sind also vollständig mit den fünf Paar großen Endzellen am Hinterende des Rumpfkeimes identisch, wie Bergh von *Nephelis* (1885b) und *Aulastomum* (1885a) angab und entsprechen den fünf Paar Teloblasten, die Whitman (1878) bei *Clepsine* beschrieb und die auch schon von älteren Forschern bemerkt waren. Die Teloblasten sind also sämmtlich Abkömmlinge der vierten Makromere *D* und zwar sind je vier aus der Zelle D^1 und je eine aus Zelle D^2 entstanden, was bei *Clepsine* in gleicher Weise geschieht. Der Unterschied besteht nur darin, dass es bei *Clepsine* zu keiner so frühzeitigen Absonderung der zwei ersten Teloblasten ($D^{1.1}$ und $D^{1.2}$) kommt, wie bei *Nephelis*. Bei ersterer zerfällt der »primäre Neuroblast« in acht Zellen, welche den aus der Zelle D^1 entstehenden vier Teloblasten bei *Nephelis* entsprechen; von diesen vier wird aber bei *Nephelis* schon eine (resp. das Teloblastenpaar) auf einem ganz frühen Stadium, von ca. 10—14 Zellen, abgeschnürt. Ein ähnliches Verhalten soll nach Vejdovský (1886) bei *Rhynchelmis* vorkommen, wo die vierte Makromere in der Richtung gegen die Mikromeren zwei Mesomeren (das vorderste Paar) abschnürt.

Das fünfte Paar der Teloblasten ($D^{2.1.2.2}$ und $D^{2.2.2.2}$) entsteht aus der hinteren Querreihe der Zellen der vegetativen Fläche und kann wohl seiner Herkunft sowie seiner Lage nach mit den zwei »Mesoblasten« von *Clepsine* verglichen werden.

Bei *Nephelis* ist das Verhalten der ganzen Anlage am vegetativen Pol von derjenigen bei *Clepsine* verschieden, wo die »Meso- und Neuroblasten« unmittelbar neben den Mikromeren liegen, während bei *Nephelis* sich die ursprüngliche Zellenmasse (an der vegetativen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fläche) weit auf die spätere Rückenfläche erstreckt; erst auf einem Fig. 26 abgebildeten Stadium gewinnen die Teloblasten des Rumpfkeims eine mehr seitliche Lage. Beim weiteren Wachsthum des Embryo, besonders bei der Weiterentwicklung des Entoderms werden die beiden Rumpfkeime mehr seitwärts gedrängt und nähern sich der Ventralseite, um schließlich auf einem relativ sehr weit entwickelten Stadium zusammenzuwachsen (s. dazu die Fig. 1 von Bergh 1885b). Bekanntlich geschieht dieses Zusammenwachsen beider Keimstreifen bei *Aulastomum* (Bergh, 1885a) auf einem viel früheren Stadium als bei *Nephelis*.

Dieser Unterschied in der Lage der Keimstreifenanlage bei *Nephelis* ist offenbar durch die Dotterarmuth der Eier zu erklären im Vergleich mit *Clepsine*, deren Eier bekanntlich sehr dotterreich sind. Wenn wir uns jetzt die Frage stellen, welcher Zellreihe der späteren Keimstreifen entspricht jede der fünf Zellen, so wird es schwer eine genaue Antwort zu geben.

Wie schon eben erwähnt, entsprechen die hinteren Teloblasten, welche aus der hinteren Zellreihe entstanden sind ($D^{2.1.2.2}$ und $D^{2.2.2.2}$), ihrer Lage und ihrem Ursprung nach dem »Mesoblast« bei *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887). Leider war in dieser Richtung meine Untersuchung fast ganz fruchtlos und es gelang mir nicht vollständig klar darüber zu werden, hauptsächlich wegen der technischen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung dieser Stadien bietet[1]. Jedenfalls ist es mir gelungen die früher von Bergh theoretisch begründete ausgesprochene Vermuthung über die Herkunft der Rumpfkeime in positivem Sinne zu entscheiden und seine Meinung durch Beobachtung zu bestätigen. Bergh bemerkte 1886 (p. 5), dass nach Whitman's »Ergebnissen für *Clepsine*, auch für die Kieferegel nur das Eine möglich sein könne, dass auch hier die vierte größere Furchungskugel durch ihre Theilungen die zehn Scheitelzellen am Hinterende der Rumpfkeime hervorbringt; denn jede andere Annahme würde vollkommsn sinnlos sein«. Die aus der vorderen Querreihe

[1] Ich möchte an dieser Stelle noch bemerken, dass das frühzeitige Entstehen der Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ vielleicht mit der speciellen Bedeutung, die ihnen — resp. den aus ihnen entstehenden Zellenreihen — zukommt, zusammenhängt. Ich habe nämlich auf späteren Stadien sehen können, dass sie die zwei inneren Reihen liefern, aus welchen nach Bergh die Nervenkette entsteht. Auch bei *Lumbricus* bildet die der Bauchlinie am nächsten liegende Zellreihe die Nervenkette (Bergh. 1890. Diese Ansicht wird bekanntlich durch Apáthy verneint (1889, 1891), der das Nervensystem aus den drei inneren (medianen) Zellreihen sich entwickeln lässt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entstandenen drei Paar Teloblasten dürften wahrscheinlich die Zellreihen II—IV der Rumpfkeime (s. Bergh, 1891, p. 9) produciren, aus welchen nach Bergh's Angaben — »nach Abgabe einiger zur Bildung der Ringmuskulatur bestimmten Zellen — die ganze definitive Epidermis der Kieferegel« entsteht. Whitman sprach zuerst die Vermuthung aus, dass bei *Clepsine* sich die Nervenkette aus den vier äußeren Zellenreihen entwickelt. Später korrigirte er seine erste Angabe in dem Sinn, dass nur die medianste Zellreihe das Nervensystem giebt, die zwei nach außen folgenden, also mehr seitlich liegenden, werden zu Nephridialreihen, die vierte gäbe das Muskelgewebe. Bergh (1886) bestätigte die Angabe Whitman's bezüglich der Entstehung des Nervensystems aus der medianen Reihe und widerlegte die Angabe, nach welcher die Nephridien sich aus II und III Zellreihen entwickelten.

In seiner Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte von *Nephelis* giebt Filatoff (1900, p. 49) zwei Abbildungen (Fig. 11 *A* und *B*) von einem Stadium und meint, dass die von ihm abgebildeten acht großen Zellen Urzellen der späteren Keimstreifen seien. Die zwei Zellen dagegen, die er mit *mx* bezeichnet und welche jene zwei Zellen darstellen, die auf einem früheren Stadium von D^1 abgeschnürt sind, sollen die tiefere (fünfte) Reihe des Keimstreifens bilden, aus welcher sich das definitive »Mesoderm« entwickeln wird. Es scheint mir aber, dass die Figg. 11 *A* und *B* von Filatoff ein viel früheres Stadium darstellen, als jenes, welches wirklich alle zehn Teloblasten unterscheiden lässt, was man ohne Weiteres aus dem Vergleich seiner Abbildung mit meinen Figg. 22, 24 (Taf. XXIV) und 25, 25*a* (Taf. XXIV) erkennen kann. Die mit *mx* bei Filatoff bezeichneten Zellen scheinen mir sicher mehr den tieferen aus den Mikromeren entstehenden Zellen zu entsprechen, als meinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, die bald nach ihrer Bildung mehr nach den Seiten verschoben werden. Ihren (d. h. $D^{1.1}$, $D^{1.2}$) Antheil an der Bildung der Keimstreifen hat aber Filatoff ganz richtig angegeben. Auch bei Brandes (1901, p. 810) finden wir eine Darstellung der Bildung der Urzellen des Keimstreifens. Brandes giebt sogar Schemata dieses Vorganges, die wahrscheinlich theilweise nach den Verhältnissen von *Clepsine* zusammengestellt sind, wo die mittlere passive Makromere vorn liegt. Bekanntlich ist ihre Lage bei *Nephelis* eine gerade umgekehrte. Er hat auch einen Unterschied in der Größe der zwei aus den vierten Makromeren entstehenden Furchungskugeln angegeben, der in Wirklichkeit, so viel ich sehen konnte, nicht existirt. Nach der Vermuthung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Brandes sind auch die zwei sich früh von der vorderen Tochterkugel der vierten Makromere abschnürenden Zellen dazu bestimmt, die »Gewebselemente des Kopfes« zu bilden, mit anderen Worten spricht er die Vermuthung aus, dass sie die Kopfkeime bilden. Wir haben schon gesehen, dass dies nicht der Fall ist; aus welcher Anlage aber thatsächlich die Kopfkeime gebildet werden, werden wir später erfahren.

Man hat wohl schon früher die Frage gestellt: was wird aus den in der Mitte der ganzen Zellgruppe des vegetativen Pols liegenden Zellen hervorgehen? Wir fanden, dass von den 22 Zellen des Stadiums der Figg. 25 und 25*a* (Taf. XXIV) nur acht zu den Teloblasten werden. Was wird nun aus den anderen 14? Schon früher wurde bemerkt, dass die zwei in der Mitte der vorderen Reihe der vegetativen Fläche liegenden Zellen (Fig. 24, Taf. XXIV) — $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.1}$ — je eine Zelle nach außen abspalten, ganz in der Weise, wie die ihnen entsprechenden zwei Zellen der hinteren Reihe $D^{2.2.1}$ und $D^{2.1.1}$ (Fig. 22, Taf. XXIII) auch zwei Zellen nach außen abgeben. Der Unterschied zwischen diesen zwei Paar nach außen abgetrennten Zellen der vorderen und der hinteren Reihe besteht nun darin, dass erstere mehr und mehr von den vorderen Rändern der Makromeren *A* und *B* überwachsen werden, letztere dagegen ganz frei an der Oberfläche des vorderen Randes der Makromere *C* liegen, eine Lage, die auch alle ihre Abkömmlinge behalten. Denn sie (d. h. diese Abkömmlinge) bilden das Ektoderm des Rumpfes der Larve und umwachsen allmählich die Makromeren. An einer gewissen Stelle in der vorderen Region müssen sie aber mit den Mikromeren zusammenstoßen. Wahrscheinlich — es gelang mir nicht dies ganz genau zu beobachten — wird die Grenzlinie zwischen diesen Zellen und den Abkömmlingen der Mikromeren an der Oberfläche des vorderen Abschnittes des Embryo die Grenze zwischen dem Kopfzapfen und dem Rumpfabschnitt darstellen. Wenn ich hier diese Vermuthung ausspreche, so stütze ich mich auf die Beobachtung, dass die Mikromeren, resp. ihre Derivate, eine verhältnismäßig sehr geringe Produktionsfähigkeit besitzen und z. B. auf dem späteren Stadium der Figg. 27, 28 (Taf. XXIV), welches eine junge, aus der Eihülle schon ausgeschlüpfte Larve darstellt, nur sehr wenige Ektodermzellen in der späteren Ventralregion vorhanden sind, während dagegen die ganze Dorsalseite (*d*, ehemalige vegetative Fläche) von den Abkömmlingen der erwähnten Zellen umwachsen ist. Man bemerkt sogar, dass die letzte Zelle in der Theilung begriffen ist; dagegen ist die Zahl der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mikromerenderivate ganz gering. Auch in früheren Stadien konnte man wohl wahrnehmen, dass die Zellen a^1, c^1, d^1, b^1, nur ganz wenige Zellen an der Oberfläche producirt haben und mehr solche nach der Tiefe lieferten. In diesem Fall stehen meine Beobachtungen mit den von Bergh öfters ausgesprochenen Ansichten bedeutend in Widerspruch. Bergh (1886, p. 5) vermuthet nämlich, dass die Mikromeren — resp. ihre Abkömmlinge — sämmtliche »übrigen Furchungsprodukte nach und nach umwachsen und sich zum primitiven Ektoderm (Larvenepidermis) ausbilden sollen«. Es ist aber wohl auch sehr begreiflich, dass er zu dieser Ansicht kam, wenn man sich nur daran erinnert, dass »ein solcher Vorgang — ein Ausbreiten des kleinzelligen Theils des Eies um den großzelligen herum — bekanntlich eine sehr große Verbreitung hat«. [So schrieb nämlich Bergh (1886, p. 6), indem er die Beobachtung Whitman's über das Entstehen des definitiven Ektoderms aus der Nachkommenschaft der Mikromeren durch Umwachsen der Makromeren verneinte.] Auch muss man nicht aus den Augen lassen, dass es sich um eine theoretische Ansicht handelt, die sich nicht auf Untersuchungen des betreffenden Objekts stützt. Wenn wir jetzt die Bildung des Kopfektoderms aus den Mikromeren und das Entstehen der Rumpfepidermis aus den Keimstreifen bei *Clepsine*, wie es Bergh (1886) vermuthete, mit den oben erwähnten Beobachtungen, die ich an *Nephelis* machte, vergleicht, so findet man eine vollkommene Übereinstimmung zwischen den beiden Vorgängen, so dass man das Kopf- und Rumpfektoderm der *Nephelis*-Larve mit der Kopf- und Rumpfepidermis der *Clepsine*, die eine direkte Entwicklung durchmacht, leicht homologisiren könnte. Nun hat zwar Bergh später (1890, p. 14) seine eben angedeutete Vermuthung, dass die definitive Epidermis von *Clepsine* »aus den oberen Zellreihen des Keimstreifens sich entwickle«, zurückgenommen.

Nach dem aber, was wir bei *Nephelis* gesehen haben, wäre es auch nicht unwahrscheinlich, dass die definitive Epidermis bei *Clepsine* in der Rumpfregion sich in der Weise entwickelt, wie es Bergh früher vermuthete; sie wäre nämlich auf noch ganz frühen Furchungsstadien angelegt und zwar von den Derivaten der vierten Mikromere her, bevor diese sich zu Teloblasten entwickelte. In diesem Fall hätten wir, wie gesagt, eine vollständige Homologie dieser Gebilde mit den entsprechenden Gebilden der Larve von *Nephelis*. Dass auch Kleinenberg (1886, p. 129) einen ähnlichen Gedanken gefasst haben mag, beweist wohl folgende Stelle: »so bleibt doch noch zu wissen, wie die vergängliche Epidermis entsteht, und diese Frage

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheint Bergh sich gar nicht vorgelegt zu haben[1]. Könnte sie nicht aus derselben Quelle entspringen, wie die bleibende Epidermis und das Nervensystem, und nur früher als diese zur Ausbildung kommen?« Diese Frage Kleinenberg's stimmt mit dem, was für *Nephelis* eben angegeben ist, vollständig überein. Eine ähnliche Bildung des Ektoderms giebt anscheinend auch Salensky (1885) für *Branchiobdella* an.

Auch wenn wir uns der Entstehung der larvalen Exkretionsorgane, der bekannten Urnieren, erinnern, welche nach Bergh's Untersuchungen bei *Nephelis* und *Aulastomum* (1885) aus dem Keimstreifen als Nebenäste sich entwickeln, um später zu Grunde zu gehen, so wird es vielleicht möglich, dies mit der Bildung der larvalen Haut, die auch später abgeworfen wird, zu vergleichen.

In der hinteren Querreihe der vegetativen Fläche finden wir endlich auf dem Stadium Fig. 22 (Taf. XXIII) noch vier mittlere tief liegende Zellen, die auf dem Stadium Fig. 25*a* (Taf. XXIV) noch mehr in die Tiefe gerückt sind und jetzt auf sechs vermehrt in einer gekrümmten Querreihe sich angeordnet haben (gelb getont). Diese Zellen, die den früher geschilderten Entodermzellen unmittelbar anliegen, gesellen sich zu dem Entoderm und bilden, so weit ich es beobachten konnte, den hinteren Abschnitt des Darmes. Sie bilden sich im Weiteren in typische Deutolecithzellen um. Aus dem Vergleich der Fig. 25*a* mit der Fig. 26 (Taf. XXIV) geht dies ganz klar und unzweifelhaft hervor. Man sieht nämlich auf dem Präparat, von welchem Fig. 26 stammt, keine den sechs mittleren Zellen der hinteren Querreihe von Fig. 25*a* ähnliche Zellen, vielmehr liegen an der gleichen Stelle und fast in derselben Anordnung vier typische Entodermzellen und neben ihnen die zwei anderen zwischen den ursprünglichen Entodermzellen gelagert, von welchen sie schon nicht mehr zu unterscheiden sind. Diese Beobachtung wird wohl nicht leicht mit der Keimblättertheorie in Einklang zu bringen sein und von denen, die in den Keimstreifen Mesodermstreifen sehen, mit Skepticismus entgegengenommen werden. Wenn man sich aber erinnert, welchen Antheil die Keimstreifen an der Bildung des Nervensystems nehmen, sowie dass fast alle[2] anderen ektodermalen Ge-

[1] Es handelt sich um die Arbeit von Bergh, »Über die Metamorphose von *Nephelis*«. 1885.

[2] Ich sage fast alle, weil auch Bergh vermuthete, dass die larvalen Nervenzellen vielleicht an der Bildung der Bauchkette Theil nehmen. Auch theile ich nicht Bergh's Ansicht über das Entstehen der Ringmuskelfasern, welche, so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bilde des Kieferegelkörpers aus den Kopf- und Rumpfkeimen hervorgehen, wie es die geistvollen Untersuchungen von Bergh gezeigt haben, so wird man sich auch darüber nicht wundern. Wir haben auch schon oben gesehen, dass die zwei Tochterzellen der vierten Makromere je eine innen liegende Zelle produciren, die schon Bütschli (1877) zum Entoderm rechnete, obwohl er ihr Entstehen aus den Makromeren vermuthete. Ich glaube, dass auch diese Thatsache meine Ansicht und Beobachtung bestätigen kann, denn wenn aus dieser Anlage schon zwei Teloblasten $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ und zwei Entodermzellen sich gebildet haben, warum sollte es dann nicht möglich sein, dass von ihr noch einmal ähnliche, d. h. Entodermzellen gebildet würden. Überhaupt weist die Entwickelung der Hirudineen so viele merkwürdige Momente auf, dass man kaum eine scharfe Grenze zwischen »Keimblättern« finden könnte, und es wird daher besser sein, von ihnen vorerst in dem Sinne scharf abgesonderter embryonaler Anlagen nicht zu sprechen.

Ich muss bei dieser Gelegenheit noch einmal auf die von Perrier Traité de Zoologie) ausgesprochene und durch Filatoff (1898, p. 646; 1900, p. 48) gestützte Ansicht über die Theilnahme der drei passiven Makromeren an der Bildung des Entoderms zurückkommen. Diese Ansicht, welche sich auf die sehr verbreitete Entstehung des Entoderms aus den Makromeren stützt, wofür wir ein Beispiel bei *Clepsine* haben, trifft für *Nephelis* nicht zu. Und was die Beobachtung von Filatoff (ibid.) angeht, so bin ich der Meinung, dass es sich hier einfach um ein Missverständnis handelt. Filatoff zeichnet nämlich zwei anscheinend in dem Inneren der rechten Makromere (s. seine Fig. 12, Taf. II, 1900; sowie Fig. 1, p. 646, 1898) liegende Zellkerne, die sich später mit Plasma umgeben und zum Entoderm treten sollen. Auch zwischen der asymmetrischen (mittleren) und der linken Makromere sehe ich einen ähnlichen Zellkern. Nun habe ich häufig beobachten können, dass in der Rinne zwischen der mittleren und den zwei seitlichen Makromeren Ektodermzellen liegen, deren Kerne manchmal paarweise angeordnet sind. Falls die betreffende Stelle nun nicht genau im Profil liegt (was auf einem Paraffinschnitte natürlich nur sehr selten zu bekommen ist, da die Orientirung so kleiner Objekte, wie die *Nephelis*-Larven, außerordentlich

---

viel ich auf meinen Präparaten bei *Aulastomum* sehen konnte, in die definitiven Ringmuskeln übergehen (mindestens in einen Theil derselben), was mit E. Meyer's Vermuthung (1901) übereinstimmen würde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwer ist)[1] und besonders, wenn diese Stelle unter einer der Makromeren liegt, sieht es bei oberflächlicher Betrachtung aus, als ob in dem Inneren der Makromere Zellkerne lägen. Bringt man aber durch Drehen die Larve in verschiedene Lagen und verfolgt diese Kerne, so überzeugt man sich, dass sie zu gewöhnlichen Ektodermzellen gehören. Ich selbst habe auch diese Zellkerne zuerst für innen liegende gehalten, überzeugte mich aber bald, dass es ein Irrthum war.

Ich muss nun noch einen weiteren Punkt erörtern. Auf den von Filatoff gegebenen Abbildungen ist der Embryo noch nicht vollständig vom Ektoderm überwachsen. Das Stadium entspricht etwa dem von mir auf den Figg. 27, 28 (Taf. XXIV) und Figg. 29, 30 (Taf. XXIV) abgebildeten. Nun konnte ich bemerken, dass das Umwachsen des Embryo in der Weise sich vollzieht, dass die Zellen sich zuerst in die Rinnen schieben, zwischen der mittleren und den zwei seitlichen Makromeren und erst etwas später auch den gewölbten Theil der Makromeren bedecken.

In Bezug auf die Theilnahme, welche die oben besprochenen tiefen Zellen des mittleren Theils der hinteren Querreihe an der Bildung des Entoderms nehmen, wäre noch eine kurze, aber nichtsdestoweniger interessante Angabe Whitman's zu berücksichtigen. In seiner »Rekapitulation« der Entodermbildung bei *Clepsine* (1887, p. 138) sagt er: »It is possible that the residual mesoblasts (the remnants left after the completion of the germ-bands) contribute to the formation of the Mesenteron. Such a termination of their history has not been ascertained, but is suggested by the fate of the posterior macromere in *Rhynchelmis*.« Nach den Beobachtungen Vejdovský's an *Rhynchelmis* (*Euaxes*) [1886, p. 235(10)] liefert nämlich die vierte hintere Makromere die »Mesomeren«, die wohl den Teloblasten der Keimstreifen zu vergleichen sind, und theilt sich hierauf, um mit den anderen drei Makromeren an der Bildung des Entoderms Theil zu nehmen.

Wenn wir uns jetzt wieder den Figg. 25 und 25*a* (Taf. XXIV) zuwenden, so finden wir noch vier Zellen, über deren Schicksal ich nicht vollständig ins Klare kommen konnte. Zwei von ihnen, nämlich $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$, sind auf der Fig. 25 in der Tiefe liegend zu sehen, die zwei anderen, $D^{1.4.1.2}$ und $D^{1.3.1.2}$, sind bedeutend

[1] Filatoff hat seine Beobachtungen auf Paraffinschnitten gemacht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

größer und ihrer äußeren Gestalt nach den Teloblasten ähnlich. Sie liegen etwas von den ersteren bedeckt, haben aber noch einen Theil ihrer Oberfläche frei. Wahrscheinlich werden die unteren (hinteren) zwei Zellen $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$ die Muskel- und Mesenchymzellen, sowie die verzweigten Zellen des Rumpfes, welche Bergh für Nervenzellen hält, liefern, dagegen könnten die zwei anderen größeren Zellen eine Anlage des Kopfkeimes darstellen. Sie entsprächen auch ihrer Lage nach den zwei Teloblasten, aus welchen Brandes (s. sein Schema *C*, Fig. 343, p. 810, 1901) die Kopfkeime sich entwickeln lässt. Bekanntlich existiren über das Entstehen der Kopfkeime zwei Ansichten. Nach Bütschli (1877) sollen sie sich aus einer gemeinsamen Anlage mit den Rumpfkeimen entwickeln, die erst bei dem Wachsthum der Larve von einander getrennt werden, um später wieder zusammenzuwachsen. Die andere Ansicht, als deren Vertreter Semper (1876, p. 246—247, 368) und Bergh (1885 und andere Arbeiten) genannt werden können, lässt die Kopfkeime aus einer Ektodermeinwucherung des Kopfzapfens entstehen, und führt sie also auf Mikromeren zurück. Zuerst hat Semper diese Ansicht ausgesprochen. Nach seinen Angaben entstehen die Kopfkeime »aus der Vereinigung zweier in Halbkreisbögen den Schlund des Embryo umspannender Einsenkungen aus dem Ektoderm«. In derselben Weise schilderte er die Bildung des Rumpfkeimes, welcher auch aus einer Ektodermeinwucherung entstehen sollte, was aber später bekanntlich von Bergh widerlegt wurde. Dagegen konnte anscheinend Bergh die Bildung der Kopfkeime nicht beobachten und seine Meinung ist daher nicht auf Thatsachen gestützt. Auch die Ansicht, dass die Kopfkeime abgetrennt von den Rumpfkeimen sich bilden, gründete sich bei Semper (l. c.), wie bei Bergh auf Beobachtungen viel späterer Stadien als die, welche Bütschli untersuchte (s. Bütschli, 1877, Fig. 11, Taf. XVIII). Doch hat Bütschli seine Ansicht unter Reserve ausgesprochen und das letzte Wort ist das von Bergh geblieben.

In letzterer Zeit wurde Bütschli's Ansicht von Filatoff (1901, p. 51) vertheidigt, der auf Schnitten einen Zusammenhang zwischen den Kopf- und den Rumpfkeimstreifen sah. Er giebt eine Abbildung von seinem Präparat (Taf. II, Fig. 13), die jedoch nicht besonders beweisend ist. Auch sieht er die Reste des Zusammenhangs zwischen beiden Keimstreifen in zwischen ihnen zerstreuten kleinen verzweigten Zellen. Obwohl ich die oben erwähnte Abbildung Filatoff's für nicht beweisend halte, schließe ich mich doch vollständig Bütschli's Ansicht an und zwar nicht aus theoretischen Gründen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sondern auf Grund eigener Beobachtungen. Es gelang mir nämlich, Präparate von Larven, die in dem von Bütschli abgebildeten Stadium waren, anzufertigen, deren Studium mich von dem ursprünglichen Zusammenhang zwischen den Kopf- und Rumpfstreifen überzeugte. Wenn dies aber so ist, so wird es auch ganz verständlich, dass die beiden Streifengebilde, welche ein ganz ähnliches Schicksal in den beiden Körpertheilen haben, sich auch aus einer gemeinsamen Quelle entwickeln. Und diese »Quelle« ist die vierte Makromere, resp. ihre vordere Tochterzelle D^1. Die Bütschli's Abbildung entsprechenden Stadien, von welchen ich eben sprach, sind auf den Figg. 27, 28, 29 und 30 (Taf. XXIV) abgebildet. Ein Stadium, das dem von Bütschli abgebildeten fast genau ähnlich ist, ist in vier verschiedenen Ansichten dargestellt (Figg. 27—30), das andere, etwas spätere, ist ungefähr das Zwischenstadium zwischen dem der Figg. 12 und 13 von Bütschli (1877, Taf. XVIII) und ist im seitlichen optischen Durchschnitt (Fig. 31, Taf. XXIV), sowie von der Mundseite (Fig. 33, 34, Taf. XXIV) dargestellt.

Auf Fig. 28 (Taf. XXIV) sieht man den linken Rumpfkeim (*Rkstr*, dunkler getont), der noch ziemlich seitlich gelagert ist, mit den großen vier hinten liegenden und einem seitlich und etwas nach vorn liegenden Teloblasten. Nicht weit von der Mundregion geht der Keimstreifen, dessen Zellen sich von den anderen durch besonders starke Tinktionsfähigkeit unterscheiden, in eine halbkreisförmige Zellenreihe über, deren Zellen sich eben so stark färben; diese Zellenreihe ist auf diesem Stadium noch einfach und umzieht den Schlund auf der dorsalen Seite. Auf Fig. 29 (Taf. XXIV), die einen frontalen optischen Durchschnitt darstellt, kann man deutlich wahrnehmen, dass beide Rumpfkeime an den Schlund anstoßen. Auch an einem sehr genau geführten Frontalschnitt wurden die an Totalpräparaten gemachten Beobachtungen völlig bestätigt. Die Figg. 32, 32*a* (Taf. XXIV) stellen zwei solche auf einander folgende Paraffinschnitte dar, wobei auf Fig. 32*a* die tiefere Zellenschicht abgebildet ist. Auf der Fig. 32 ist der Schlund in der Längsrichtung getroffen und jederseits ziehen ihm drei stärker gefärbte Zellen, die den vordersten Partien der beiden Rumpfkeime oder den letzten (hinteren) Zellen des Kopfkeimes entsprechen. Eine scharfe Grenze zwischen beiden lässt sich natürlich nicht durchführen. Wenn man jetzt tiefer einstellt, so bemerkt man (Fig. 32*a*), dass diese beiderseits liegenden Zellen in eine über dem Schlunde liegende einfache, aus eben so stark gefärbten Zellen bestehende Zellenreihe übergehen. Diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellenreihe ist nichts Anderes als der Kopfkeim und sie liegt unmittelbar dem Ektoderm auf der dorsalen Seite des Schlundes an. Betrachten wir jetzt ein etwas späteres Stadium, in welchem die Larve schon mit Wimpern in der adoralen Region versehen und aus der Eihülle herausgeschlüpft ist. Solch' eine Larve, bei welcher die Muskeln des Schlundes, resp. des Kopfzapfens sich gerade zu entwickeln anfangen, ist auf Fig. 33 (Taf. XXIV) abgebildet. Das Ektoderm ist nur an der Mundöffnung (*M*) angedeutet. Dagegen auf der Fig. 34 (Taf. XXIV) ist eine andere fast ähnlich ausgebildete Larve dargestellt, und zwar ist das Ektoderm in der Mundregion nicht gezeichnet, bis auf einige Ektodermzellen (*Ep*) der Basis des Kopfzapfens und nur die tiefere Ansicht dargestellt. Auf beiden Figuren kann man sehr deutlich den Zusammenhang der Kopf- und Rumpfkeime (*Kk* und *Rk*) erkennen. Die Zellreihe ist einfach in der Mitte über dem Schlund; an den Stellen aber, wo der Kopfkeim in den Rumpfkeim übergeht, wird sie doppelt. Von einer Duplicität des Kopfkeimes, d. h. von einem rechten und linken Theil war nichts zu sehen.

Auf den späteren Stadien trennt sich der Kopfkeim von den Rumpfkeimen, wobei ersterer sich gleichzeitig in zwei seitliche Anlagen theilt. Dies ist wohl sicher eine Folge des außerordentlich starken Wachsthums der Larve, welches mit der Aufnahme des umgebenden Eiweißes eintritt. Diese rein mechanische Aufblähung der Larve geht viel schneller vor sich, als das Wachsthum der Keimstreifen. Bei der in solch' mechanischer Weise entstehenden Abtrennung der Kopf- und Rumpfkeime ist die Grenze zwischen beiden wenig scharf ausgesprochen, indem die vorderen Zellen der Rumpfkeime sich ablösen und zu verzweigten isolirten Zellen werden. Diese Zellen und ihr Entstehen hat neuerdings Filatoff (1900) beobachtet und ich kann seine Angabe völlig bestätigen.

In seiner Arbeit »Über die Metamorphose von *Nephelis*« (1885 b, p. 297) giebt Bergh folgende Erklärung der Angabe Bütschli's über die gemeinsame Anlage der Kopf- und Rumpfkeime: »Wahrscheinlich hat er (Bütschli), indem er die Entstehung der Urnieren verkannte, das erste Paar der Urnierenknospen, die ziemlich nahe am Vorderende der Rumpfkeime von diesen aus dorsalwärts emporsteigen, für die Kopfkeime angesehen, die später einen ganz ähnlichen Verlauf zeigen, jedoch mit den Rumpfkeimen durchaus nicht verbunden sind.« Die Möglichkeit eines solchen Fehlers ist in meinem Fall schon dadurch ausgeschlossen, dass die Urnieren sich erst in einem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadium zu bilden anfangen, auf welchem die Larve schon ganz vom Ektoderm umwachsen ist und also meiner Fig. 31 (Taf. XXIV) ähnlich ist. Auf diesem Stadium habe ich ja auch die sich bildenden Urnieren beobachtet, doch sind sie nicht an der Dorsalseite der Larve zusammengewachsen und man kann sie daher leicht von dem Kopfkeim unterscheiden. Letzteren habe ich aber, wie oben erwähnt, auf früheren, aus der Eihülle herauspräparirten Embryonen gesehen, auf welchen noch keine Urnierenanlage zu sehen ist und zwar von verschiedenen Seiten. Dass übrigens auch BERGH, der der meinen Beobachtungen entsprechenden Ansicht über den Ursprung der Kopfkeime nicht ganz fremd gegenüber steht, ergiebt sich daraus, dass er sich nicht bestimmt darüber aussprechen wollte (1885b, p. 297), ob die Kopfkeime »einfache Ektodermwucherungen, wie SEMPER meinte«, sind, »oder in ähnlicher Weise, wie die Rumpfkeime aus einzelnen, sehr frühzeitig in die Tiefe wandernden Zellen entstehen«. Wenn er sich später viel bestimmter über die Entstehung der Kopfkeime äußerte und sagte (1886, p. 4), dass sie »höchstwahrscheinlich durch lokale Wucherungen der Larvenepidermis entstehen« und also (ibid. p. 5) »auf die Anlage der kleinen Furchungszellen zurückzuführen« sind, so war immerhin diese Ansicht theoretisch und stützte sich nicht auf eine Untersuchung der Bildung der betreffenden Anlagen.

Ich muss noch kurz auf die zwei übrig gebliebenen Zellen, die offenbar aus der hinteren Querreihe entstehen und welche auf der Fig. 25*a* (Taf. XXIV) zwischen der hinteren und vorderen Zellenreihe liegen, zurückkommen. Es sind dies die Zellen $D^{2\cdot2\cdot1\cdot2}$ und $D^{2\cdot1\cdot1\cdot2}$, deren Entstehung ich nicht direkt beobachten konnte. Sie liegen also unmittelbar unter den Zellen, aus welchen sich das Ektoderm des Larvenrumpfes bildet, und zwischen diesem und dem Entoderm. Ich vermuthe, dass sie später die Muskel- und Mesenchymzellen und die verzweigten Zellen der Larve, welche BERGH als Nervenzellen betrachtet, liefern. Sie theilen sich später zuerst in der Querrichtung mehrfach so, dass ein dorsaler Längsstrang von Zellen gebildet wird, der zwischen dem Entoderm und Ektoderm des Rumpfes liegt. Wenn wir das auf Fig. 27 (Taf. XXIV) abgebildete Stadium betrachten, welches einen optischen Durchschnitt in der Medianebene einer jungen, aus der Eihülle herauspräparirten Larve darstellt, so sehen wir sehr deutlich diesen Zellstrang (*Ep.v*) in der eben beschriebenen Weise liegend. Die Zellen sind etwas dunkler getont, da sie auch in Wirklichkeit, eben so wie die Keimstreifenelemente, eine relativ starke Tinktionsfähigkeit besitzen. Der Zellstrang ist nicht dick, es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind höchstens zwei Zellschichten vorhanden, die sogar manchmal in eine übergehen. An der Stelle, wo die distalen Enden der Entodermzellen am weitesten vorspringen, ist der Strang nur eine Zelle dick, während in der Vertiefung, auf der Grenze zweier Entodermzellen, zwei, ja manchmal drei Schichten der betreffenden Zellen über einander liegen. Auf Fig. 30 (Taf. XXIV), welche einen optischen Querschnitt durch dasselbe Stadium (aus demselben Präparat) darstellt, erkennt man den Zellstrang (*Ep.v*) deutlich. Man bemerkt hier drei Zellen im optischen Durchschnitt, die eine dreieckige Figur bilden, welche zwischen zwei Entodermzellen und das Ektoderm eingeschoben ist. Genau dasselbe Bild habe ich auch auf einem Paraffinschnitt durch ein ähnliches Stadium erhalten. Auch auf den Figg. 31, 33, 34 (Taf. XXIV), welche einem späteren Stadium der Entwicklung entnommen sind, sieht man noch diesen Strang in dem medianen Durchschnitt eben so, wie im optischen Querschnitt. Hier tritt er jedoch schon nicht mehr so deutlich hervor, da die Zellen beim Wachsthum der Larve sich mehr nach den Seiten ausbreiten, um sich bald in ihre definitive Gestalt umzubilden. Auf diesem Stadium sind schon die Urnieren angelegt und die Rumpfkeime nähern sich mehr der ventralen Seite. Während dieser Zeit, also während der Entwicklung der Urnieren, die Bergh (1885) genau verfolgt hat, bilden sich an der dorsalen Seite der Larve die Muskel- und Mesenchymelemente und die verzweigten Nervenzellen. Auf noch späteren Stadien konnte ich den Strang nicht mehr nachweisen, da seine Zellen schon alle aus einander gegangen waren.

Zum Schluss will ich noch eine allgemeine Beschreibung der zwei jungen Larvenformen geben, auf welche ich oben schon öfters zu sprechen kam. Es sind nämlich die zwei Stadien, von welchen das eine auf den Figg. 27—30 (Taf. XXIV), das andere auf den Figg. 31, 33, 34 (Taf. XXIV) in verschiedenen Ansichten abgebildet sind.

In den Figg. 27—30 ist das jüngere Stadium dargestellt, welches noch in der Eihülle eingeschlossen ist. Die frühere dreilappige Form ist schon fast ganz verschwunden und der Embryo fast vollkommen kugelig. Nur in den Figg. 29, 30 (Taf. XXIV), von welchen Fig. 29 einen horizontalen Längsschnitt darstellt, Fig. 30 einen optischen Querschnitt, ist die dreilappige Form noch schwach angedeutet. Dies Verschwinden der dreilappigen Form beruht auf der starken Abplattung der drei passiven Makromeren *A*, *B*, *C*, welche ihrerseits von der Größenzunahme des Entoderms abhängt, was eine mehr kugelige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Form des Embryo hervorbringt. Der Körper ist noch nicht überall vom Ektoderm umwachsen, welches zuerst die Rückenseite (*d*) bedeckt und dann von hinten aus sich auf die Bauchseite hinüber erstreckt. An dem Vorderende bemerkt man die kleine, zwischen Ektodermzellen liegende Mundöffnung (*M*), die durch ein schmales Rohr den Schlund (*Oe*) in die Darmhöhle (*Dh*) führt. Die Zellen des Schlundes haben noch keinen epithelialen Charakter angenommen. Sie sind ziemlich groß und stammen direkt von den vier großen, in der Tiefe gebliebenen Theilen der Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d*, nachdem diese je eine Ektodermzelle nach außen abgeschnürt haben. Wie wir schon sahen, findet auch später eine Ektodermzellenvermehrung auf ihre Kosten statt. An den oben erwähnten Figuren, sowie an den in Figg. 32 und 32*a* (Taf. XXIV) abgebildeten Paraffinschnitten sieht man, dass die Zahl der Schlundzellen sich stark vermehrt hat; sie bilden nun eine ziemlich starke Wand um das Schlundlumen. Der Mund und Schlund sind einfach als eine Spalte zwischen den Ektodermzellen des vorderen Endes entstanden. Aus der inneren Schicht der Schlundwand entsteht also das Schlundepithel; aus den äußeren Zellen die Muskelzellen des Schlundes. Was das aus großen Zellen bestehende und dem Schlund dorsal anliegende Gebilde betrifft, welches Bütschli als Anlage des Kopfganglion beschrieb und das erst später auftritt, so bildet dieses sich aus dem Schlundepithel durch tangentielle Theilung der Zellen (wie Bergh 1885 ermittelte). In letzter Zeit hat Filatoff (1898, 1900) gefunden, dass diese Zellen als fungirende Drüsenzellen der Larve betrachtet werden müssen. Die Zellen des Schlundes besitzen, wenigstens auf diesem Stadium eine interessante Beschaffenheit. Sie haben nämlich, wie man es auf den Figg. 32, 32*a* (Taf. XXIV) erkennen kann, je zwei Kerne. Wahrscheinlich tritt erst später ihre Theilung ein. Weder an jüngeren, noch an bedeutend späteren Stadien habe ich etwas Ähnliches in den Schlundzellen beobachtet.

Die Darmhöhle (*Dh*) der Larve, die zur definitiven Darmhöhle wird und aller Wahrscheinlichkeit nach aus der ursprünglichen Furchungshöhle abgeleitet werden muss, ist auf diesem Stadium sehr klein und von den typischen Deutolecithzellen umgrenzt, die erst auf ganz späten Stadien, nach dem Verlassen des Kokons, sich allmählich in gewöhnliche Epithelzellen umbilden. An der Bauchseite sind die Entodermzellen von den drei Makromeren bedeckt, dagegen auf der dorsalen Seite von dem Ektoderm, während in der dorsalen Mittellinie zwischen ihnen und dem Ektoderm der oben beschriebene Zellen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

strang liegt, welcher sich später abplatten wird; seine aus einander gehenden Zellen bilden dann (s. oben) die Muskel- und Mesenchymzellen und die verzweigten [Nerven-] Zellen der Larve. Seitlich davon, von den zwei seitlichen Makromeren *A* und *B* von außen und dem Entoderm von innen umgrenzt, liegen die allmählich in die Länge wachsenden Rumpfkeime (*Rk*), welche vorn in eine halbkreisförmige, den Schlund dorsal umgreifende Zellenreihe — die Kopfkeime (*Kk*) — übergehen. Am hinteren Ende jedes Rumpfkeimes bemerkt man die durch ihre Größe sich auszeichnenden fünf Teloblasten (Fig. 28 *1—5*, Taf. XXIV), von denen vier direkt hinten liegen, während der fünfte, der ventralste, etwas nach vorn gerückt ist.

Wenn wir uns dem späteren Stadium (Fig. 31, Taf. XXIV) zuwenden, so bemerken wir, dass die runde Form der Larve in eine mehr ovale längsgestreckte übergegangen ist. Die Makromeren *A*, *B*, *C* sind ganz ans Hinterende gerückt und der Mund ziemlich auf die Dorsalseite verschoben, was für die *Nephelis*-Larve ein sehr charakteristisches Merkmal ist. Auf diesem Stadium ist die Mundregion schon bewimpert und der Kopfzapfen beginnt sich zu bilden. Die ganze Körperoberfläche ist nun vom Ektoderm umwachsen, dessen Zellen durch die Anfüllung der Gastralhöhle mit Eiweißmasse stark gedehnt und daher abgeplattet sind.

Sehr häufig sieht man zwei Ektodermzellenkerne zusammenliegen. Sie sind beide offenbar aus derselben ursprünglichen Zelle entstanden. Die Zellgrenzen des Ektoderms sind noch zu erkennen. Wie Bergh in allerjüngster Zeit (1901) für *Aulastomum* nachwies und was auch für *Nephelis* gilt, vermehren sich nur die Kerne der Ektodermzellen und zwar durch Amitose, was nach modernen Ansichten auf eine Degeneration der Zellen deuten soll.

Die Zahl der Entodermzellen hat sich ziemlich vermehrt, die Darmhöhle ist wegen des verschluckten Eiweißes viel größer geworden. Auf Fig. 34 (Taf. XXIV) sieht man, wie einige sich stärker färbende Zellen der äußeren Schicht der Schlundwand einige kleine Fortsätze besitzen; einige der Zellen sind schon ziemlich stark zwischen Schlund und Kopfzapfenbasis ausgezogen und haben die typische Gestalt der Schlundmuskelzellen der *Nephelis*-Larve angenommen. Mit der Vergrößerung der Kopfzapfenhöhle — die, so viel ich sehen konnte, durch das Auseinandergehen der Zellen entsteht — strecken sich die Zellen der äußeren Schicht der Schlundwand in die Länge. Hierdurch wird also die Ansicht E. Meyer's (1901) bestätigt, der die larvalen Muskeln der Hirudineen aus dem Ektoderm ableitet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* bilden jetzt weniger als $^1/_5$ des Volumens der Larve und liegen ganz am Hinterende. Die Rumpf- und Kopfkeime sind ziemlich gewachsen; die Anlagen der Urnieren sind aufgetreten, die als dorsalwärts sich abschnürende Knospen von den Rumpfkeimen aus entstehen (Bergh, 1885b) und später einen durch eine feine Öffnung nach außen (Bergh, 1901; Sukatschoff, 1900) mündenden Kanal darstellen.

Die Kopf- und Rumpfkeime sind auf diesem Stadium noch nicht von einander gesondert.

Wenn wir jetzt das Mitgetheilte kurz zusammenfassen wollen, so wäre Folgendes das Wesentliche der beschriebenen Entwicklungsvorgänge:

1) Durch eine totale, inäquale Furchung des Eies entsteht bei *Nephelis* eine achtzellige Blastula, welche aus vier Mikro- und vier Makromeren besteht, indem, wie auch bei anderen Würmern, Mollusken etc., überhaupt überall wo ein Doppelquartett von Furchungszellen auftritt, jede Blastomere des ursprünglich vierzelligen Stadiums je eine Mikromere liefert. Im Innern findet sich ein kleiner Hohlraum — die sogen. Furchungshöhle, die aller Wahrscheinlichkeit nach sich später zu der larvalen und definitiven Darmhöhle ausbildet. Da jedoch in diesem Fall noch kein Entoderm gebildet ist und als Furchungshöhle in der Regel der durch Auseinanderweichen der Ekto- und Entodermzellen zwischen beiden entstehende Raum bezeichnet wird, so ist die erwähnte Höhle nicht einer eigentlichen Furchungshöhle gleichzustellen, sondern dem Spaltraum, der auch anderwärts vorübergehend oder dauernd zwischen den ersten Blastomeren auftritt.

2) Bei der weiteren Entwicklung des Eies bilden die Mikromeren das Ektoderm des Kopfzapfens, sowie die Schlundwand und die Muskulatur des Larvenschlundes. Überhaupt geht der Kopfzapfen ganz und gar — die Kopfkeime ausgeschlossen — aus den vier Mikromeren hervor.

3) Von den vier Makromeren — des achtzelligen Stadiums — verhalten sich drei, nachdem eine von ihnen eine Entodermzelle in das Innere abgeschnürt hat, bei der weiteren Entwicklung vollständig passiv. Sie bleiben eine längere Zeit hindurch frei liegen und erst zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve aus der Eihülle werden sie vom larvalen Ektoderm umwachsen, und liegen am hinteren Ende des Larvenkörpers, wo sie wahrscheinlich von wandernden Zellen der Larve allmählich resorbirt werden. Diese drei Makromeren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

müssen den drei in den Aufbau der Darmwand von *Clepsine* eingehenden Makromeren homolog sein; durch eine später erworbene Komplicirung in der Entwicklung von *Nephelis* wird ihr Schicksal von dem bei *Clepsine*, wo sie völlig zum Entoderm werden, verschieden.

4) Die vierte Makromere spielt die Hauptrolle bei der Entwicklung von *Nephelis*. Sie bildet folgende Anlagen: zuerst theilt sie sich in zwei D^1 und D^2 Zellen, von welchen jede je eine Entodermzelle in die Tiefe abschnürt; dann erzeugt die vorderste (D^1) noch zwei kleine Zellen, die den Mikromeren anliegen und sich längere Zeit hindurch passiv verhalten und dann je eine Zellenreihe in den Rumpfkeim geben, nämlich die der Medianlinie der Bauchseite anliegende, aus welcher der Bauchnervenstrang (Bergh) entsteht. Diese beiden Zellen entsprechen ihrer Bildung nach den zwei vorderen Mesomeren von *Rhynchelmis*, sie werden von Whitman als Neuroblast bezeichnet. Weiter theilen sich die zwei Zellen (D^1, D^2), indem jede eine Querzellenreihe an dem vegetativen Pol des Eies erzeugen. Die zwei Endzellen der hinteren Reihe sind die zwei Mesoblasten von Whitman und bilden die in den Rumpfkeimen tiefer liegenden Zellenreihen, aus welchen die »innere Muskelplatte« entsteht. Aus den in der Mitte der hinteren Zellenreihe am vegetativen Pol liegenden Zellen entstehen durch Abspaltung nach außen flache Zellen, die das Ektoderm des Rumpfes der Larve geben; die tiefer bleibenden Zellen gehen in das Entoderm und bilden die hintere Darmwand der Larve unter Umbildung in Deutolecithzellen. Die vordere Zellenreihe geht vollständig in die Bildung des Keimstreifens auf, indem die vier Zellenpaare, aus welchen sie besteht, sich folgendermaßen anordnen: zwei tiefer in der Mitte liegende, durch Abspaltung entstandene Zellen möchte man als Anlage der Kopfkeime betrachten; die sechs höheren — doch nicht an der Oberfläche liegenden, obwohl ihre Urzelle frei nach außen lag — gehen in die Bildung der drei Paar lateralen Zellenreihen ein, aus welchen nach Bergh's Angaben für *Aulastomum* »nach Abgabe einiger zur Bildung der Ringmuskulatur bestimmter Zellen die ganze definitive Epidermis des Rumpfes der Kieferegel« entsteht.

5) Zwischen den beiden Zellenreihen am vegetativen Pol des Eies kann man noch zwei symmetrisch liegende Zellen wahrnehmen, deren Ursprung mir etwas unklar geblieben ist. Sie entsprechen ihrer Lage nach dem dorsalen Zellstrang der etwas späteren Stadien. Aus diesem Zellstrang entsteht ein Theil der Muskel-, Nerven- und wandernden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mesenchymzellen der Larve (der andere Theil der Muskel- und Mesenchymzellen entsteht [Bergh] aus dem Rumpfkeim).

6) Die Kopf- und Rumpfkeime entstehen also aus einer gemeinsamen Anlage von der vierten Makromere aus und verlieren ihren Zusammenhang durch starke Größenzunahme des Rumpfes der Larve, was durch das Verschlucken des in dem Kokon befindlichen Eiweißes hervorgerufen ist. Später wachsen sie zusammen.

7) Die Mundöffnung der Larve entsteht auf sehr frühen Furchungsstadien als Spalte zwischen den Ektodermzellen (wie es auch von Filatoff angegeben ist). Der Schlund wird durch Abspaltung von Zellen in die Tiefe gebildet.

So weit die Thatsachen. Der naheliegenden Erörterung verschiedener theoretischer Fragen möchte ich mich hier enthalten, da meiner Ansicht nach die Entwicklung von *Nephelis* noch nicht vollständig genug aufgeklärt ist. Es sind mir nämlich noch einige Punkte unklar geblieben, die weitere Untersuchungen erfordern. Hier will ich mich nur vollständig der Ansicht Whitman's und Bergh's anschließen, welche *Clepsine* für eine primitivere Form halten und die Komplikationen bei der Entwicklung von *Nephelis* für später erworbene, durch das Auftreten der Metamorphose hervorgerufene annehmen. Ich mache hier diese Bemerkung, weil sich Brandes vor Kurzem in ganz entgegengesetztem Sinne ausgesprochen hat und ich stütze mich dabei u. A. auch auf das ganz merkwürdige Verhalten der drei passiven Makromeren. Letztere sind, wie schon Bergh bemerkte, den drei Makromeren von *Clepsine* homolog und ihr auffallend verschiedenes Schicksal kann man unter keinen Umständen für etwas Primitives halten. Von anderen Auffassungen Brandes', wie z. B. von dem »Generationswechsel« bei *Nephelis*, beabsichtige ich hier nicht zu sprechen, obgleich ich namentlich der letzteren Ansicht in keiner Weise zustimme.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. Bütschli, unter dessen Leitung und Theilnahme diese Untersuchung ausgeführt ist, für die stete Anregung und werthvolle Unterstützung bei meiner Arbeit, sowie für das Interesse, welches er ihr widmete, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. A. Schuberg schulde ich meinen besten Dank für seine liebenswürdigen Rathschläge. Endlich danke ich meinem verehrten Kollegen Herrn Dr. R. Goldschmidt für die Durchsicht meines Manuskriptes auf das Beste.

St. Petersburg im März 1902.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1888. St. Apáthy, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. In: Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII.

1889. —— Nach welcher Richtung muss die Nervenlehre reformirt werden? In: Biol. Centralblatt. Bd. IX.

1891. —— Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. In: Zool. Anz. Bd. XIV.

1880. Fr. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. I. Deutsche Übersetzung von Vetter. Jena.

1884. R. S. Bergh, Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Blutegel. In: Zool. Anzeiger. Bd. VII. Nr. 160.

1885a. —— Die Metamorphose von Aulastomum gulo. In: Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VII.

1885b. —— Über die Metamorphose von Nephelis. In: Diese Zeitschr. Bd. XLI.

1886. —— Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kieferegel. In: Zool. Anzeiger. Bd. IX. Nr. 216.

1890. —— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. L.

1891. —— Idem. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Ebenda. Bd. LII.

1901. —— Kleinere histologische Mittheilungen. Ebenda. Bd. LXIX.

1901. G. Brandes, siehe 1901. R. Leuckart.

1876. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. In: Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.

1877. —— Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. III. Zur Kenntnis des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. In: Diese Zeitschr. Bd. XXIX.

1899. E. F. Byrnes, The Maturation and Fertilization of the Egg of Limax agrestis L. In: Journ. of Morphol. Vol. XVI. November.

1899. R. Fick, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. In: Diese Zeitschr. Bd. LVI.

1898. D. Filatoff, Einige Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. In: Zool. Anzeiger. Bd. XXI. Nr. 576.

1900. —— Zur Entwicklungsgeschichte von Nephelis vulgaris. (Russisch.) In: Arb. d. hydrobiol. Station am Glubokoïesee. Aus den Verhandl. d. Abth. f. Ichthyologie. Bd. III d. K. Russischen Acclimatisationsgesellsch. Moskau.

1845. H. Frey, Zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels (Hirudo vulgaris Müll. u. Nephelis vulgaris Savigny). In: Göttingensche gelehrte Anzeigen. Bd. I des Jahrg. 1845. Auch französisch in: l'Institut. Tome XIII. Paris 1845.

1877. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. In: Morphol. Jahrb. Bd. III.

1882a. I. Iijima, The Structure of the Ovary and the Origin of the Eggs and the Eggs-Strings in Nephelis. In: Zool. Anz. Bd. V. Nr. 101.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1882b. I. Iijima, On the Origin and Growth of the Eggs and Eggs-Strings in Nephelis with some Observations on the »Spiral-Aster«. In: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXII.

1817. J. R. Johnson, Observations in the Hirudo vulgaris. In Philosophical transactions of the Royal Society. Part I. Auch in: Isis. 1818. p. 398.

1886. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. In: Diese Zeitschr. Bd. XLIV.

1890. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spec. Theil. Erstes Heft Vermes, bearb. von E. Korschelt.

1896. K. v. Kostanecki und A. Wierzejski, Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.

1871. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. In Mém. d. l'Acad. Imp. des Sc. d. St. Pétersbourg. VII Série. T. XVI, No. 12.

1863. R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig u. Heidelberg.

1901. —— Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. I. 6. Lief. (Schluss) nach dem Tode des Verfassers bearbeitet von Dr. G. Brandes. Leipzig.

1881. E. L. Mark, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. In: Bullet. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. VI.

1901. E. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. In: Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XIV.

Edm. Perier, Traité de Zoologie. Paris.

1862. H. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig.

1869. Fr. Ratzel, Vorläufige Nachricht über die Entwicklungsgeschichte von Lumbricus und Nephelis. In: Diese Zeitschr. Bd. XIX.

1861. Ch. Robin, Sur le mode de production des petits globes vitellins, d'ou provient le blastoderme chez les Mollusques et les Hirudinées. In: l'Institut. T. XXIX. p. 291.

1875. —— Mémoire sur le developpement embryogénique des Hirudinées. In: Mém. d. l'Acad. des Sciences. T. XL.

1885. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. IIe Partie. Développement de Branchiobdella. In: Arch. de Biologie. T. VI.

1876. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. In: Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. III.

1900. B. Sukatschoff, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. I. Zur Kenntnis der Urnieren von Nephelis vulgaris und Aulastomum gulo. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVII.

1886. Fr. Vejdovský, Die Embryonalentwicklung von Rhynchelmis (Euaxes). In: Sitzungsber. d. k. böhmisch. Gesellsch. der Wissenschaften, März.

1832. R. Wagner, Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels. In: Isis (von Oken).

1887. Ch. O. Whitman, The Embryology of Clepsine. In: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XVIII.

1887. —— A Contribution to the History of the Germ-layers in Clepsine. In: Journ. of Morph. Vol. I.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

A, *B*, *C*, *D*, die vier Makromeren;
a, *b*, *c*, *d*, die vier ihnen entsprechenden Mikromeren;
an, animaler Pol;
ds, Dorsalseite;
Dh, Darmhöhle;
Ent, Entodermzellen;
Ep.v, dorsaler Zellstrang, unmittelbar unter dem Ektoderm;
Fh, Furchungshöhle;
Kk, Kopfkeim;
Kpfzp, Kopfzapfen;
M, Mundöffnung;
Mes, Mesenchymzellen;
Mskz, Muskelzellen;
Oe, Schlund;
oe.z, Ösophagealzellen;
Rk, Rumpfkeim;
Schl.m, Schlundmuskeln;
T, Teloblasten;
Un, Urnieren;
v, Ventralseite;
ve, vegetativer Pol.

Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 26, Taf. XXIV, sind mittels des Zeiss'schen Zeichenapparates (nach Abbé) entworfen. Die Entodermzellen sind mit gelbem Ton bezeichnet. Die Bezeichnung der einzelnen Furchungszellen ist in der Regel in deren Kern eingeschrieben. Der Raumersparnis wegen sind in der Lithographie alle Abbildungen um $^1/_3$ verkleinert.

Tafel XXII.

Fig. 1. Vierzelliges Stadium (vom animalen Pol). Alle vier Kerne sind in Vorbereitung zur Theilung und mit Strahlung umgeben. Chromosmiumessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 2. Sechszelliges Stadium (vom animalen Pol). In den Blastomeren *A* und *C* sieht man Kernspindeln. Diese Blastomeren sind also im Begriff zwei weitere Mikromeren *a* und *c* zu erzeugen. In der Makromere *D* ist der Kern mit einer doppelten Strahlung versehen und wieder in Vorbereitung zur Theilung. Chromessigsäure; Delaf. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 3. Acht bis neunzelliges Stadium (vom animalen Pol). Die zwei Mikromeren *a* und *c* sind eben abgeschnürt worden. Die Makromere *D* ist in Theilung begriffen, aus welcher zwei große Zellen entstehen werden, D^1 und D^2. Man bemerkt eine kleine Furchungshöhle (*Fh*). Die Mikromeren haben sich alle in der Richtung des Uhrzeigers um 45° verschoben (sogen. Spiralfurchung). Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 4. Neunzelliges Stadium im Ruhezustande (vom animalen Pol). Am animalen Pol liegen die vier Mikromeren, am vegetativen die Zelle D^2. Zwischen letzterer und den Mikromeren die Zelle D^1. Chromessigsäure, Alaunkarmin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 5. Dasselbe Präparat in Profilansicht, von der Seite der Makromere *A*, welche eben so wie die zwei linken Mikromeren *d* und *a*, nicht abgebildet ist. Man sieht sehr deutlich die Furchungshöhle (*Fh*).

Fig. 6. Zehnzelliges Stadium (vom animalen Pol). Die Makromere *B* hat

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eben eine kleine Entodermzelle *Bg* in das Innere des Eies abgeschnürt. Die Kerntheilungsfiguren in den Zellen D^1 und D^2 sind nicht eingezeichnet. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 7. Dasselbe Präparat in Profilansicht, von der Seite der Makromere *A*, welche, sowie die Makromere *B* und die zwei rechten Mikromeren *b* und *c*, auf der Abbildung fehlen.

Fig. 8. Die obere Zellenlage eines vierzelligen Stadiums vom animalen Pol. Die Entodermzelle $D^{1.g}$ ist eben abgeschnürt, wie es besser auf den folgenden Figg. 8*a*, 9*a* zu sehen ist. Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 8*a*. Die tiefere Zellenlage desselben Embryos wie Fig. 8. Man sieht deutlich, dass die Zelle $D^{1.g}$ von der Zelle D^1 soeben abgeschnürt ist. Beide Kerne zeigen noch Strahlung. Die Zelle D^2 ist im Begriff die dritte Entodermzelle $D^{2.g}$ zu bilden. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 9. Ansicht desselben Embryos von der rechten Seite. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 9*a*. Derselbe Embryo von der linken Seite. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 10. Weiteres Stadium vom vegetativen Pol. Theilung der Zellen D^2 und D^1 in der Querrichtung. Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 11. Derselbe Embryo, wie Fig. 10, in Profilansicht, von der linken Seite (optischer Durchschnitt). Einstellung auf die rechten Pole der Kernspindeln von D^1 und D^2. Die Makromere *B* ist nicht abgebildet. In den Zellen D^1 und D^2 sind die sogen. »Spiralaster« zu sehen. Obj. 8 mm, Oc. 12 (Zeiss).

Fig. 11*a*. Derselbe Embryo wie Fig. 11, von derselben Seite; tiefere Einstellung auf die linken Pole der Kernspindeln von D^1 und D^2. Die Makromere *A* ist nicht dargestellt.

Fig. 12. 16zelliges Stadium vom vegetativen Pol gesehen. Oberflächenansicht. Chromessigsäure, Delaf. Hämatox. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 12*a*. Derselbe Embryo in gleicher Lage. Tiefere Einstellung, so dass die Zellen des animalen Pols gesehen werden.

Fig. 13. Dasselbe Stadium in Profilansicht von der (rechten) Seite der Makromere *B* gesehen. Die Furchungshöhle *Fh* ist sehr gut zu sehen. Obere (rechte) Hälfte des Embryo. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 13*a*. Linke Hälfte des Embryo in derselben Ansicht. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 14. Derselbe Embryo von oben (vorn). Obere Zellenlage. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 14*a*. Tiefere Zellenlage dieses Embryos in derselben Ansicht. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 15. 20zelliges Stadium vom vegetativen Pol. Obere Zellenlage; die zwei äußeren Zellen in der hinteren Reihe $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ haben sich getheilt, resp. je eine etwas größere Zelle seitwärts abgeschnürt. Auch die Entodermzelle $D^{2.g}$ hat sich in zwei $D^{2.g.1}$ und $D^{2.g.2}$ getheilt. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 15*a*. Tiefere Ansicht dieses Embryos in derselben Ansicht (animale Fläche). Die Mikromere *d* ist in zwei Zellen zerfallen, eine äußere, flache d^1 und eine innere, größere, d^2.

Figg. 16 u. 16*a*. Hohe und tiefe Zellenlagen in Profilansicht eines etwas

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

späteren Stadiums (Ansicht von der rechten Seite). Die Mikromere *b* (Fig. 16) theilt sich in eine flache äußere und eine größere innere Zelle. Chromessigsäure; Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Tafel XXIII.

Fig. 17. Etwas weiter entwickeltes Stadium. Ansicht auf den vegetativen Pol. Obere Zellenlage. Die Zellen $D^{1.3}$ und $D^{1.4}$ bilden in derselben Weise wie $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ in Fig. 15 (Taf. XXII) durch Theilung je ein Paar Zellen, die sich den hinteren Querreihen entsprechend anordnen. Die anderen Verhältnisse des Embryos sind wie in Fig. 15. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Figg. 18 u. 18*a*. 24zelliges Stadium, in Profilansicht von der Seite der Makromere *B* (der rechten Seite) gesehen. Fig. 18, höhere Zellenlage (rechte Hälfte). Fig. 18*a*, tiefere Zellenlage (linke Hälfte). Die Mikromeren *a*, *b*, *d* haben sich schon getheilt, und je eine flache, äußere Zelle, a^1, b^1, d^1, und eine größere, tiefere Zelle, a^2, b^2, d^2, gebildet. Die vierte Mikromere *c* dagegen ist im Begriff sich zu theilen. Die Entodermverhältnisse sind dieselben geblieben, wie Figg. 15 16 und 16*a*. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Ocj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Figg. 19 u. 19*a*. Derselbe Embryo (wie Fig. 18) von oben (vorn) gesehen; höhere und tiefere Zellenlage. Man bemerkt sehr deutlich die quadratförmige Anordnung der tiefer liegenden Zellen. a^1, b^1, c^1, d^1, sowie das allmähliche Einsinken der seitlichen Zellen an dem vegetativen Pol in die Zellenmasse der Makromeren *A* und *B*. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 20. Etwas späteres Stadium (von 25 Zellen) von oben (vorn). Höhere Zellenlage (Hälfte). Die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ sind aus einander gerückt. Sie nehmen jetzt eine seitliche Lage an und pressen die Zellen d^1 und b^1, zwischen welchen, und den a^1 und c^1, sich durch Spaltung eine Mundöffnung (*M*) bildet. In der Tiefe liegen die vier inneren Mikromerenabkömmlinge a^2, b^2, c^2, d^2. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 20*a*. Tiefere Zellenlage (Hälfte) desselben Embryos. Die Entodermverhältnisse sind unverändert. Die Zellen $D^{2.1.2}$ und $D^{2.1.1}$ der hinteren Querreihe der vegetativen Fläche sind in Theilung begriffen.

Fig. 21. 35zelliges Stadium vom vegetativen Pol aus gesehen, wo die Zellen sich ziemlich vermehrt haben. Oberflächliche Zellenlage. Aus den in der Fig. 20*a* angegebenen Zelltheilungen sind die Zellen $D^{2.2.1.2}$, $D^{2.1.1.2}$, $D^{2.2.1.1}$, $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2.2.2}$, $D^{2.2.2.1}$, $D^{2.1.2.1}$, $D^{2.1.2.2}$ entstanden. Die obere (resp. vordere) Querreihe ist unverändert geblieben. Sämmtliche Zellen, außer $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$ sind von den Makromeren schon fast gänzlich umwachsen. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 21*a*. Tiefere Zellenlage desselben Embryos wie Fig. 21. Die Entodermzellen (gelb getont) der linken Seite, nämlich diejenigen, welche von den ersten Abkömmlingen der vierten Makromere herstammen, haben sich vermehrt, dagegen verblieb die Entodermzelle B^g bis auf dieses Stadium ungetheilt und stark vergrößert. Zwischen ihnen ist ein kleiner Raum, die Gastralhöhle, wahrzunehmen. Auch die zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ blieben passiv. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 21*b*. Ganz tiefe Ansicht desselben Embryos, d. h. die den animalen Pol bildenden Zellen. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 22. Derselbe Embryo von oben (vorn) gesehen (wie Fig. 19). Oberflächliche Zellenlage. Die Mikromeren haben sich stark vermehrt, so dass man

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur einige erkennen und bezeichnen kann. Die Zellen haben zufällig eine sehr symmetrische Anordnung. Zwischen den vier Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 ist, als ein kleiner Spalt, die Mundöffnung (*M*) sichtbar. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 22*a*. Tiefere Zellenlage (optischer Durchschnitt) von demselben Embryo wie Fig. 22.

Fig. 22*b*. Tiefste Zellenlage von demselben Embryo.

Fig. 23. Etwas älteres Stadium, vom vegetativen Pol gesehen. Oberflächliche Zellenlage. Die Zelle $D^{1.4.2}$ (Fig. 21) ist auf dieser Abbildung in zwei getheilt: $D^{1.4.2.1}$ und $D^{1.4.2.2}$. Die ihnen entsprechende Zelle $D^{1.3.2}$ der anderen Seite ist in Theilung begriffen. Auch $D^{1.4.1}$ zeigt eine Theilungsfigur. Die hintere, auf der Abbildung die untere, Querreihe von Zellen ist im Vergleich mit der Fig. 21 unverändert geblieben. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 23*a*. Etwas tiefere Ansicht (optischer Durchschnitt) desselben Embryo. Die Zahl der Entodermzellen hat sich vermehrt, nämlich die große Zelle B^g (Fig. 21) ist in zwei Tochterzellen $B^{g.1}$ und $B^{g.2}$ zerfallen. Die früher abgesonderten Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ fallen durch Größe und ansehnliche Kerne auf. Die Darmhöhle *Dh* ist eben so gut wie auf Fig. 21*a* zu sehen.

Fig. 23*b*. Tiefste Ansicht desselben Embryos; die Zellen der animalen Fläche.

Tafel XXIV.

Fig. 24. Dasselbe Stadium, wie auf Fig. 23, 23*a*, 23*b* (Taf. XXIII) von vorn (oben). Oberflächliche Zellenschicht. Die Anordnung der Zellen ist fast dieselbe wie auf Fig. 22. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 24*a*. Etwas tiefere Zellenschicht desselben Embryo. Man sieht aus den Richtungen der Spindeln in den Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.2}$, dass dieselben je eine Zelle nach der Peripherie abschnüren werden, welche also etwas oberflächlich liegen werden. Die regelmäßige Anordnung der vier großen Ösophagealzellen ist auf diesem Präparat auch sehr gut zu sehen. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 24*b*. Tiefste Zellenlage desselben Embryos. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25. Etwas späteres Stadium vom vegetativen Pol aus gesehen. Die oberflächlich liegende Zelle $D^{2.1.1.1}$ (Fig. 23, Taf. XXIII) hat sich in drei *r*, *s*, *t* getheilt. Die ihr entsprechende $D^{2.2.1.1}$ ist in der Theilung begriffen. Chromessigsäure. DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25*a*. Etwas tiefere Zellenlage desselben Embryos. Die Zellen der hinteren Querreihe haben sich noch vermehrt. An den Enden der Reihe liegen die »Mesoblasten« ($D^{2.2.2.2}$, $D^{2.1.2.2}$). Zwischen ihnen diejenigen Zellen, welche zum Entoderm werden. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25*b*. Tiefste Lage von Zellen desselben Embryos wie 25 und 25*a*.

Fig. 26. Etwas späteres Stadium in der Ansicht vom vegetativen Pol. Halbschematisch, nämlich nicht alle bei dieser Lage zur Ansicht kommenden Zellen sind dargestellt. An der rechten Seite der Abbildung ist nur ein Teloblast $D^{1.2}$) gezeichnet. Die mittleren Zellen (Entoderm) der hinteren Reihe (Fig. 25*a*) haben sich halbkreisförmig geordnet. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 27. Ein viel späteres Stadium, doch noch aus der Eihülle herauspräparirt. Optischer sagittaler Durchschnitt (s. Text p. 355 ff.). Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 28. Derselbe Embryo und dieselbe (seitliche) Lage in höherer Einstellung. Die Ektodermzellen an der Oberfläche sind nicht gezeichnet und nur die an der Peripherie angedeutet. Der Kopf- und Rumpfkeim sind dunkler dargestellt. Obj. 4 mm, Oc. 6 Zeiss).

Fig. 29. Derselbe Embryo wie Figg. 27, 28. Frontaler (horizontaler) optischer Durchschnitt. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 30. Derselbe Embryo. Ein optischer mittlerer Querschnitt. Obj. 4 mm, Oc. 6 (Zeiss).

Fig. 31. Ein weiter entwickeltes Stadium. Die Larve ist aus der Eihülle herausgeschlüpft. Sagittaler optischer Durchschnitt. In der adoralen Region (späterer Kopfzapfen) bemerkt man eine schwache Bewimperung. Die ganze Larve ist schon vom Ektoderm umwachsen. Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin.

Fig. 32. Paraffinfrontalschnitt von einem ähnlichen Stadium, wie das der Figg. 27—30. Die Mundöffnung (theilweise) und der Schlund sind in dem Schnitt längs getroffen. Sublimat-Salpetersäure, Delaf. Hämatoxylin. Stärkere Vergrößerung.

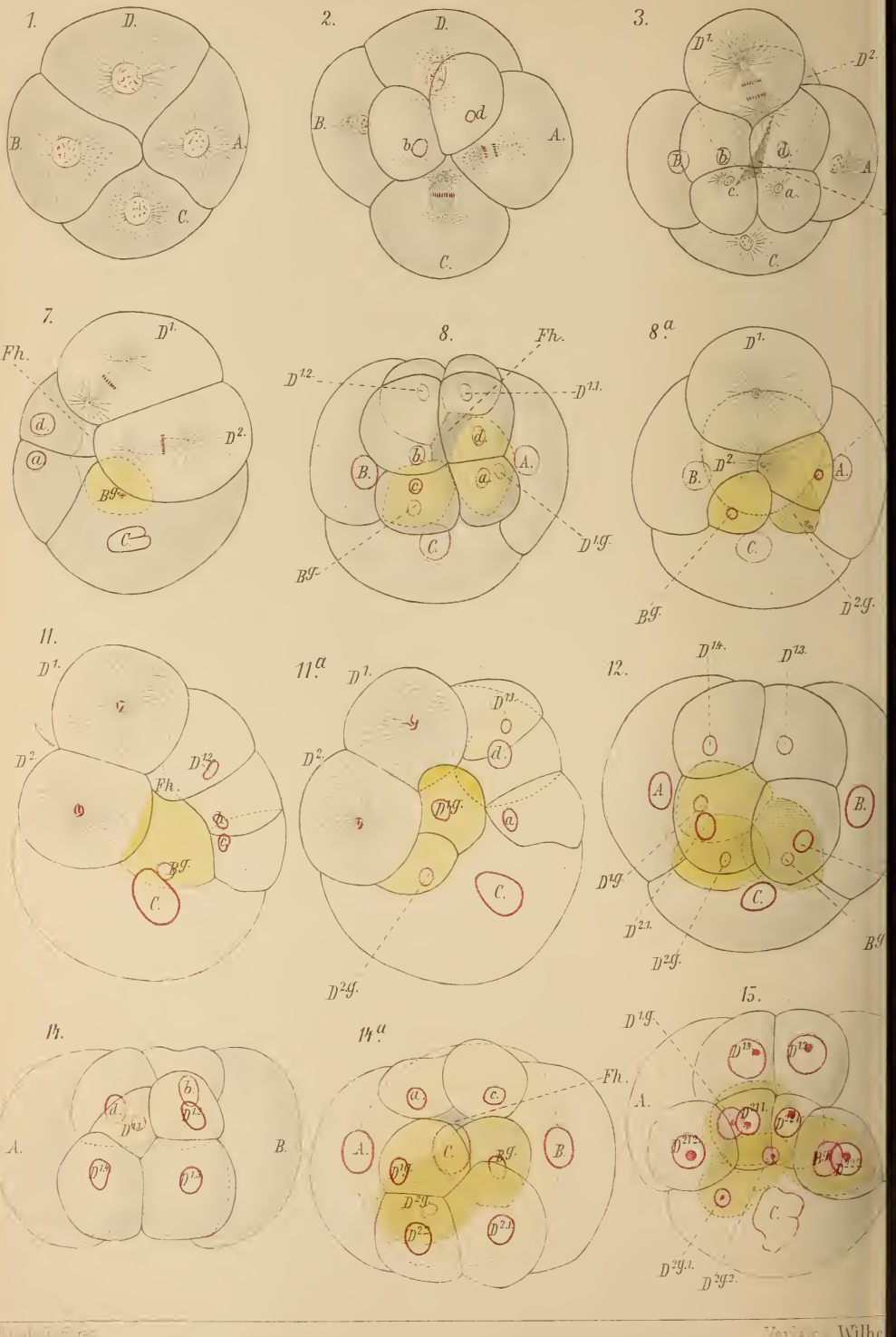
Fig. 32*a*. Derselbe bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops.

Fig. 33. Ein Stadium ähnlich dem der Fig. 31. Die Abbildung stellt die vordere (Kopf-) Region dar in der Ansicht auf den Mund (*M*). Die Ektodermzellen sind nur um den Mund herum abgebildet. Der rechte (auf der Abbildung der linke) Rumpfkeim ist auch nicht abgebildet (verletzt). Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin.

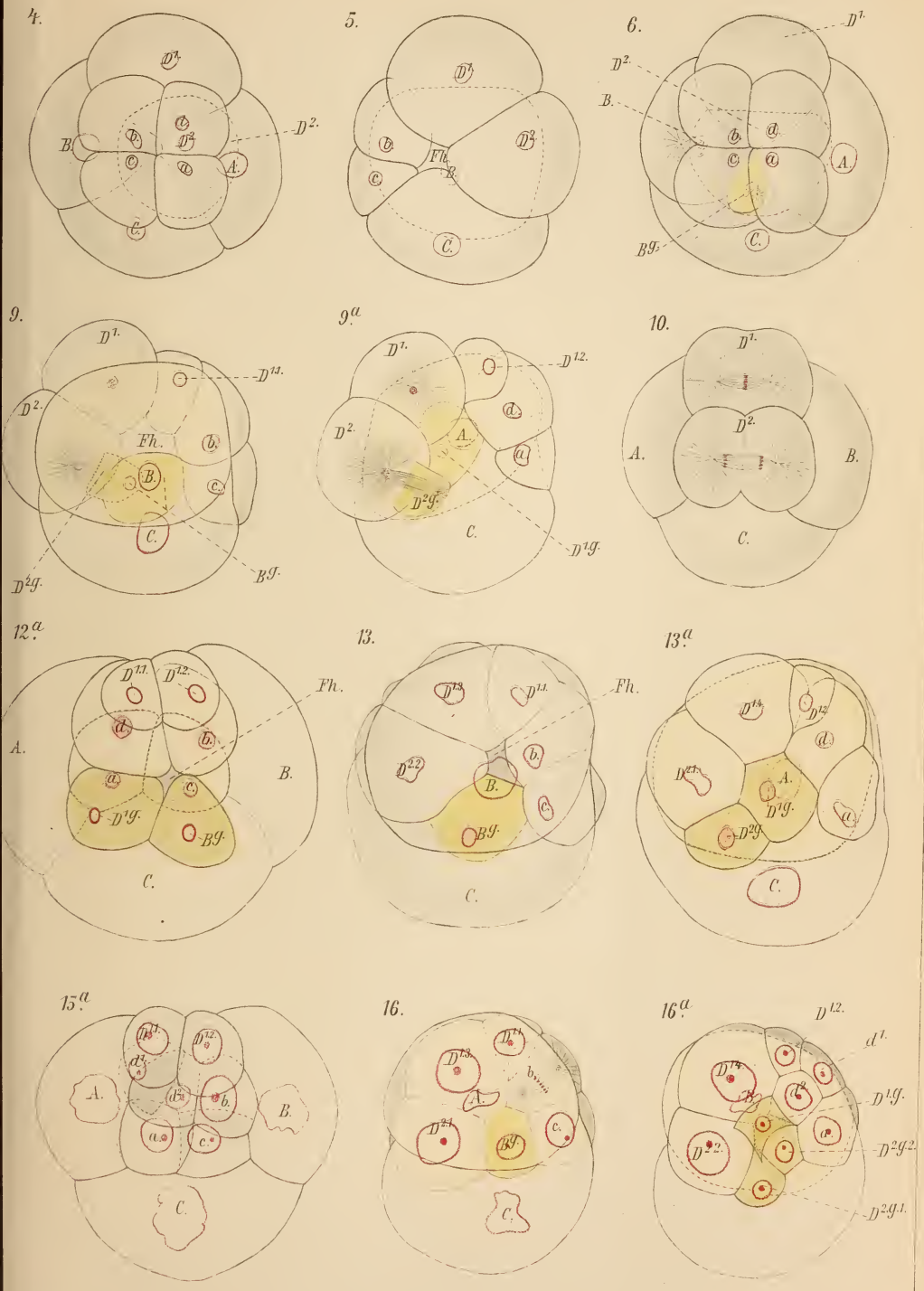
Fig. 34. Ähnliches Stadium wie Fig. 33. Dieselbe Ansicht, nur bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops. Chromessigsäure, Delaf. Hämatoxylin.

Fig. 35. Die hintere Region einer schon sehr großen Larve mit entwickelten Urnieren (*Un*). Ansicht auf das Hinterende. Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* mit ihren blasigen Kernen sind als Blasen-Protoplasmaanhäufungen wahrzunehmen. Chromessigsäure, Delafield's Hämatoxylin.

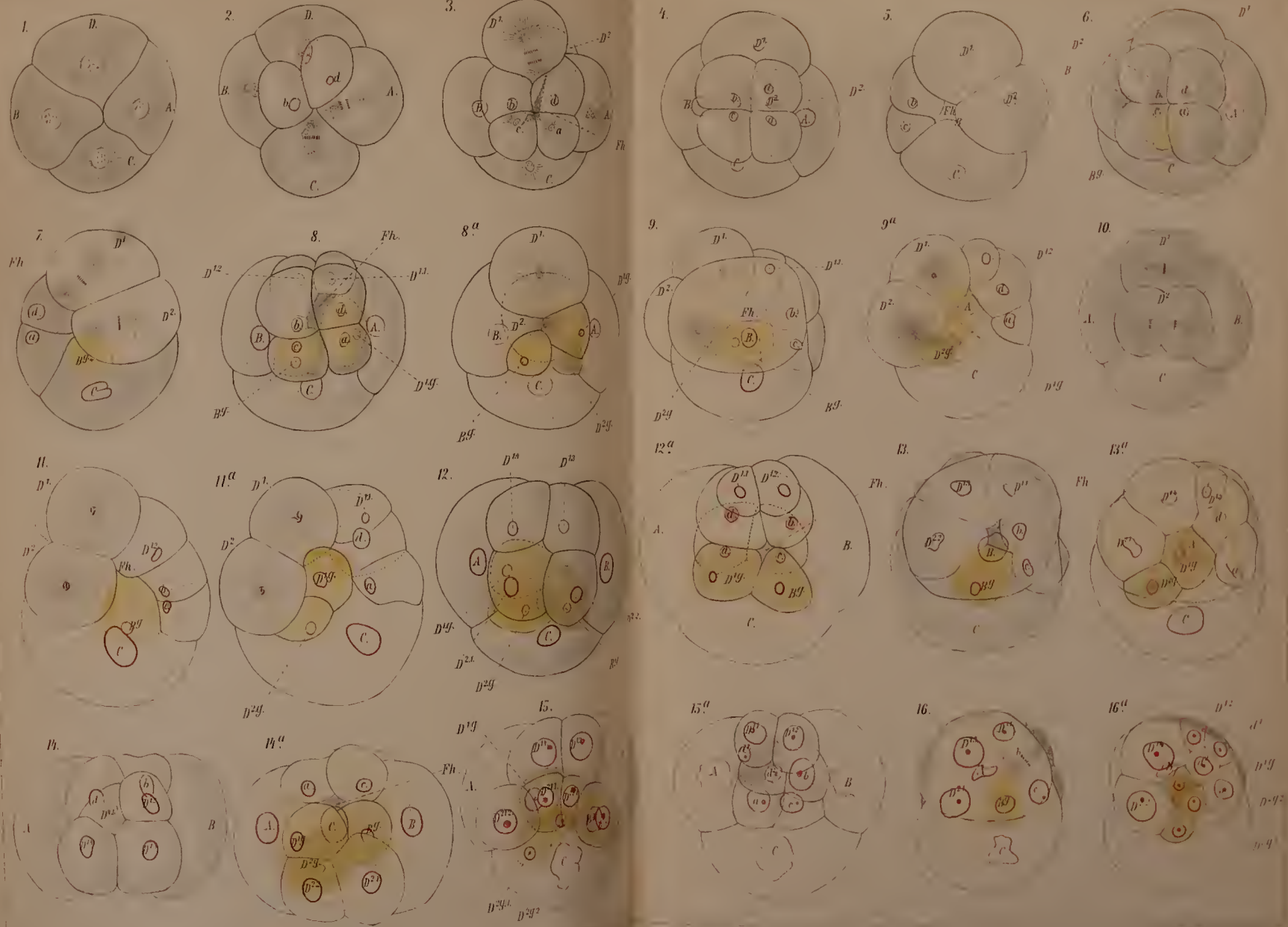
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

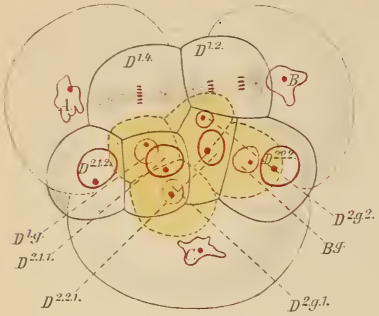


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

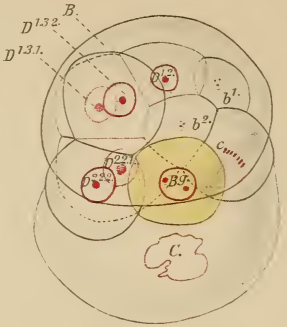


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

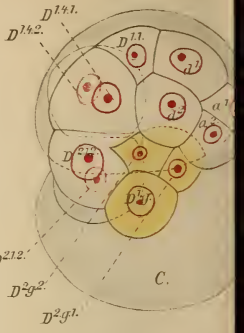
17.



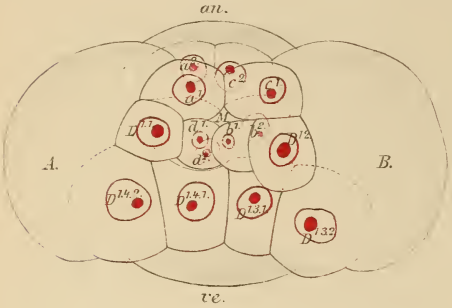
18.



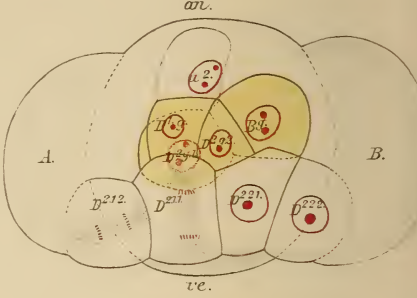
18a



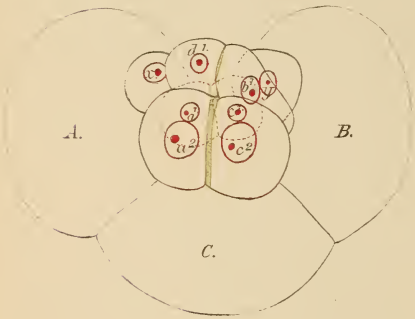
20.



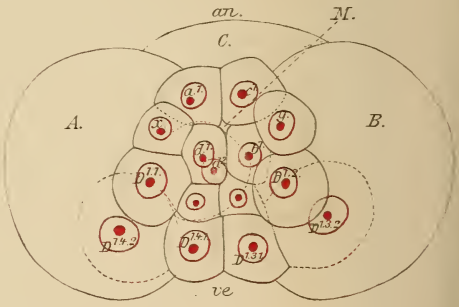
20a



21b

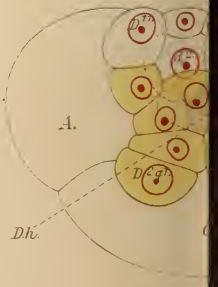


22.



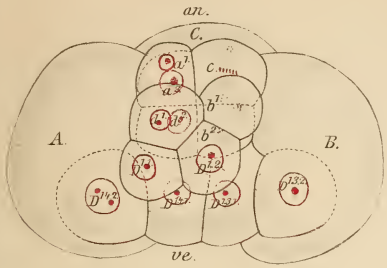
23.

23

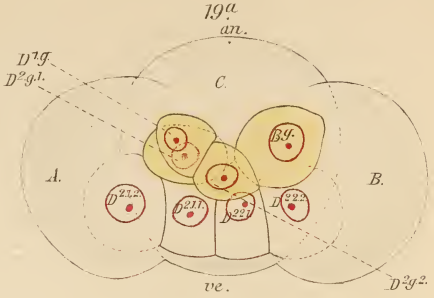


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

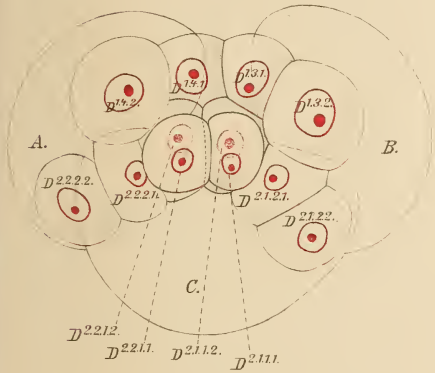
19.



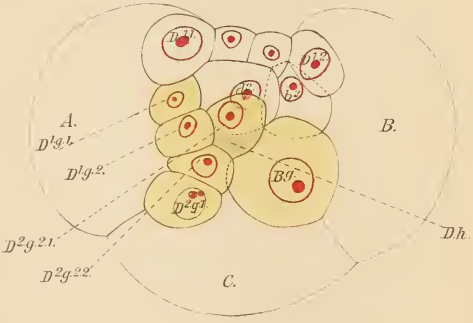
19a



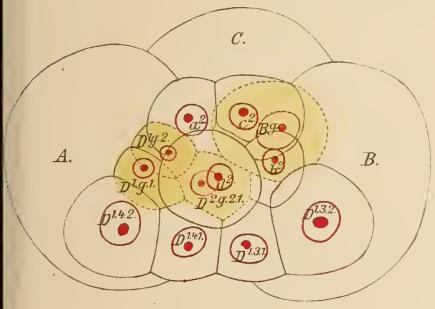
21.



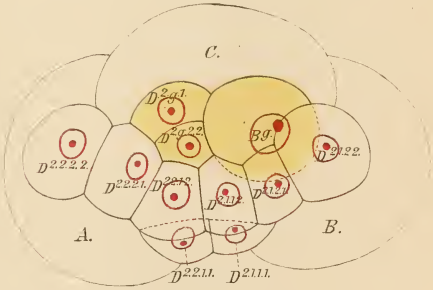
21a



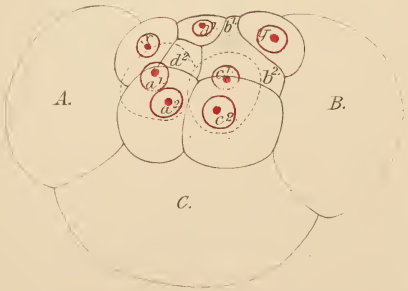
22a

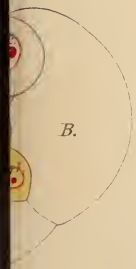


22b



23b

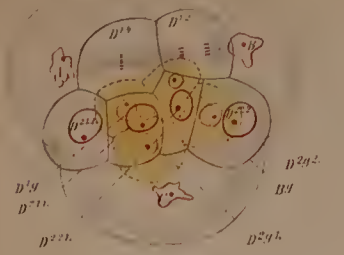




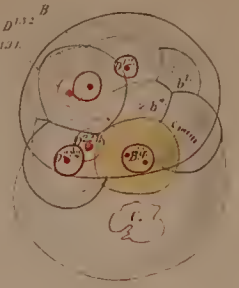
Lith. Anstv. F. A. Funke, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

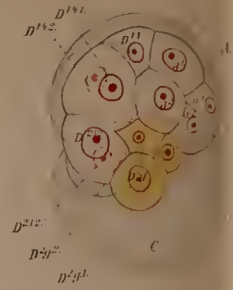
17.



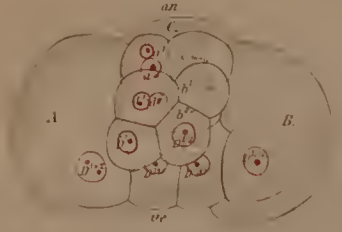
18.



18a

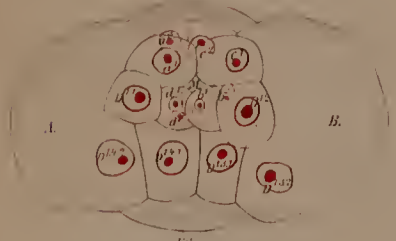


19.

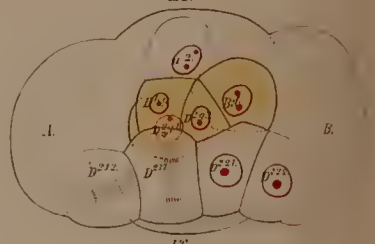


19a

20.

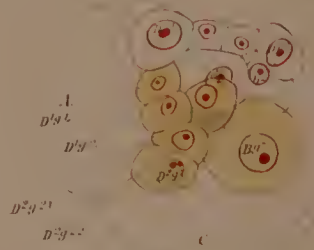


20a



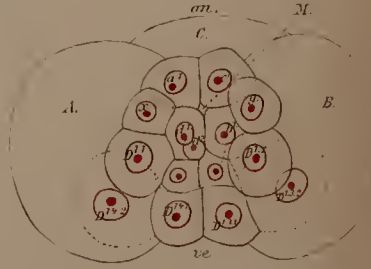
21.

21a



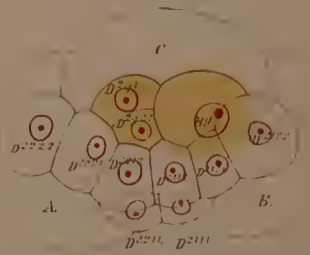
21b

22.



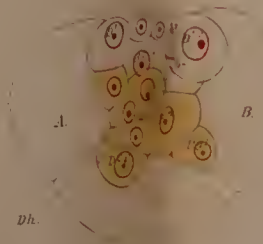
22a

22b



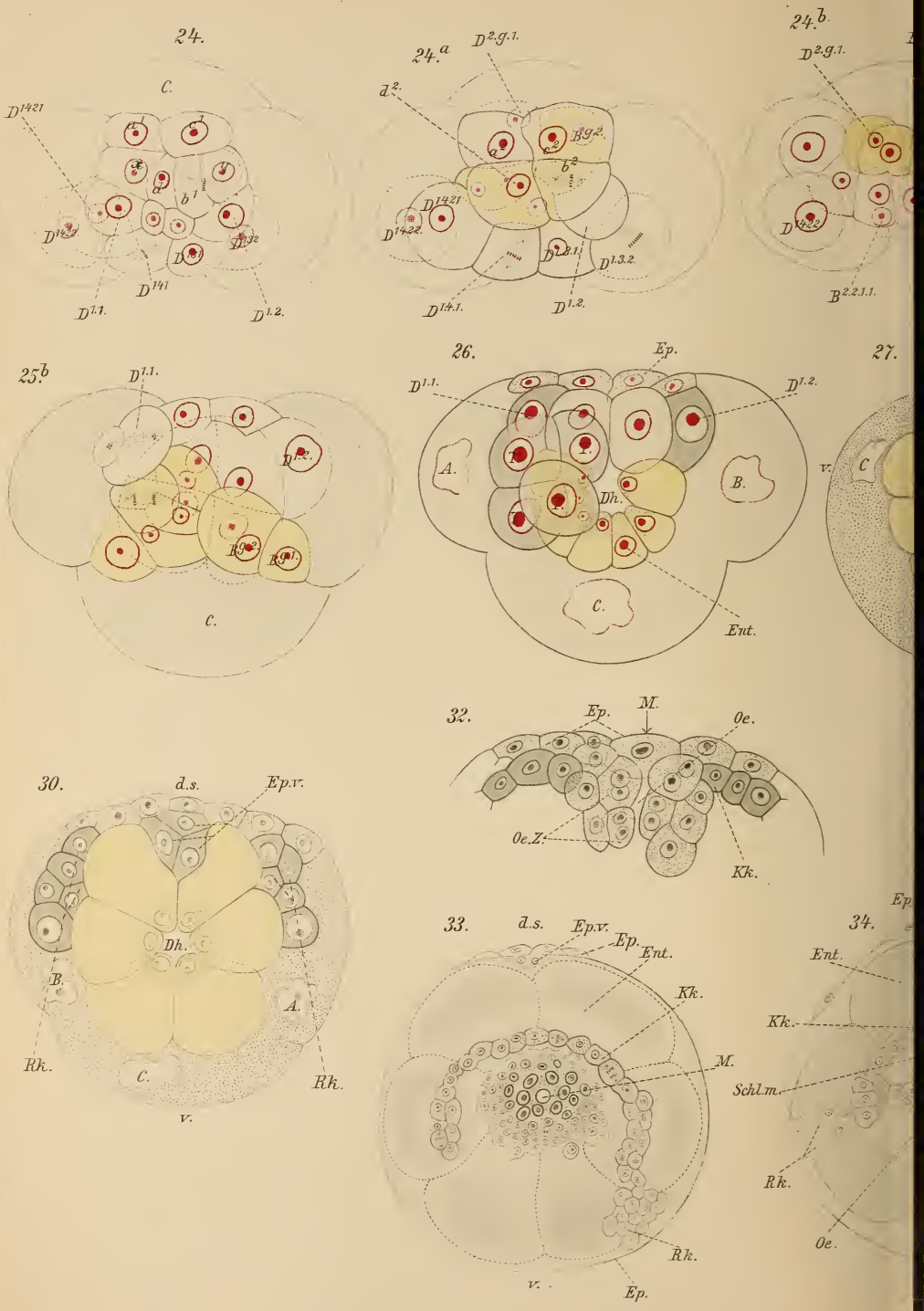
23.

23a

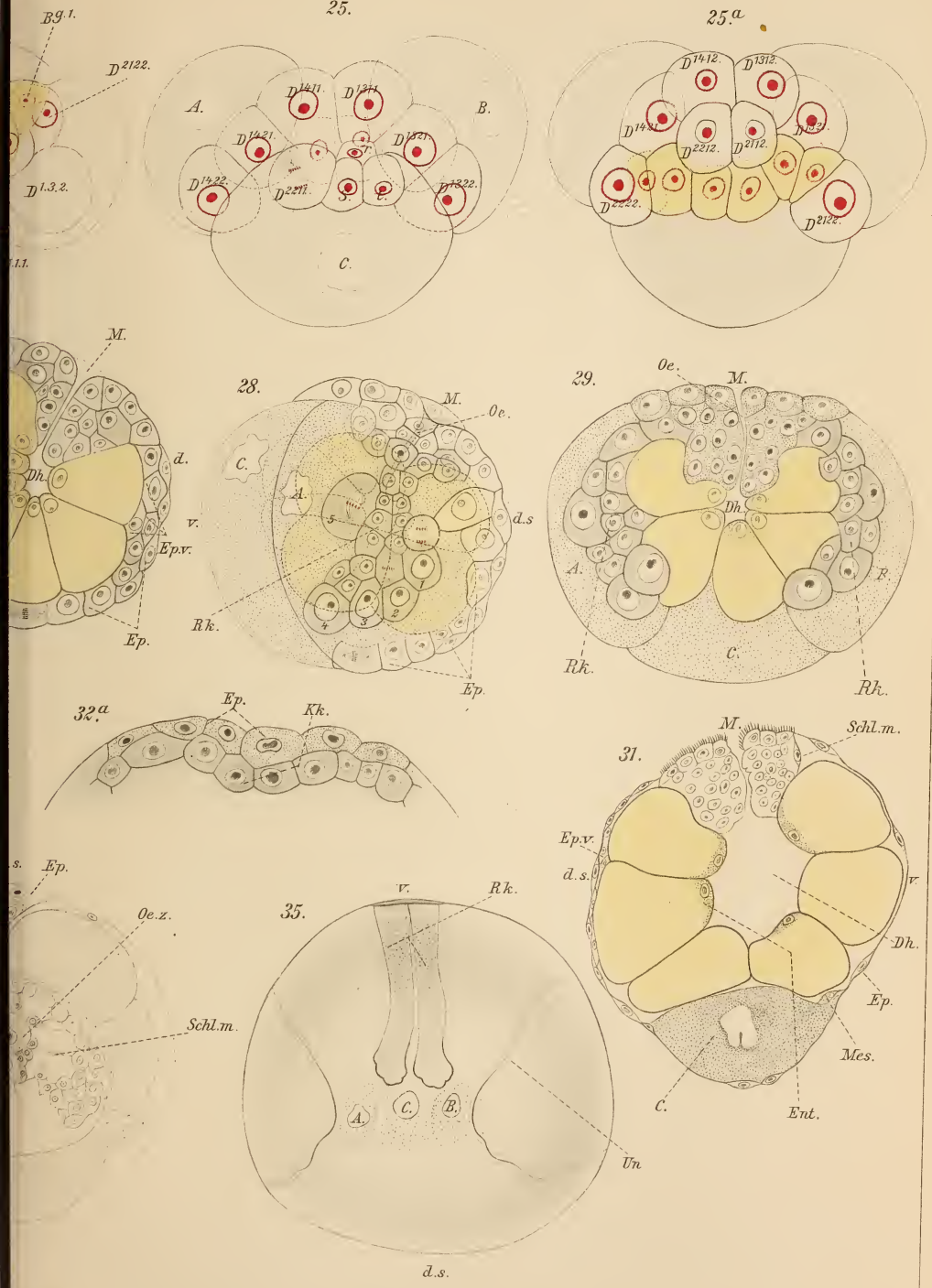


23b

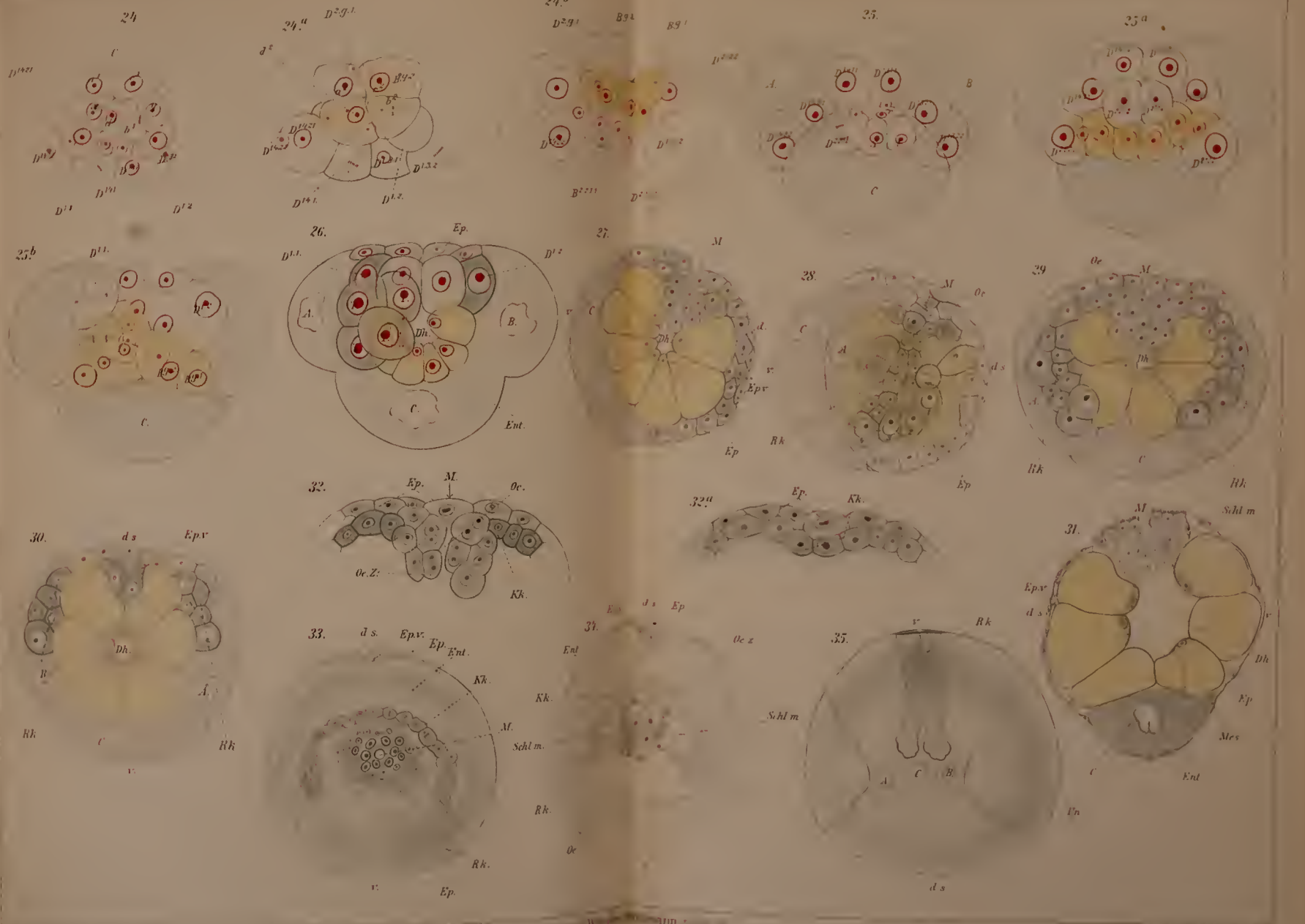
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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): Sukatschoff Boris

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeswchichte der Hirudineen 321-367