download www.zobodat.at

Die Metamorphose von Aulastoma gulo.

Von

R. S. BERGH

aus Kopenhagen.

Mit Taf. XII—XV.

Einleitende Bemerkungen.

In der Entwicklungsgeschichte der Blutegel kann man nach den bereits vorliegenden Untersuchungen zwei Haupttypen unterscheiden, welche den zwei systematischen Hauptgruppen der genannten Thiere entsprechen. Die Rhynchobdelliden[1]) sind entwicklungsgeschichtlich charakterisirt durch die Ablagerung der Nahrungsstoffe in den Eiern selbst und durch das relativ sehr späte Auftreten der Fähigkeiten der Bewegung und activen Nahrungsaufnahme, sowie, was hiermit in Verbindung steht, dadurch, dass die Embryonen sehr spät die Eihülle durchbrechen. Im Gegensatz hierzu sind die Eier der Gnathobdelliden sehr arm an Nahrungsdotter, sie werden in eiweissgefüllten Cocons abgelegt, innerhalb welcher sie die Eihülle bald durchbrechen und durch Aufnahme von Eiweiss unter allmählicher Veränderung ihrer Körperform schnell

[1]) Von diesen sind die Ichthyobdelliden noch nicht näher embryologisch untersucht worden; doch weiss man so viel, dass sie grosse, nahrungsdotterreiche Eier haben, und dass die Embryonen nicht dem eiweissschluckenden Typus angehören. Von Branchiobdella, von deren Entwicklung neuerdings Salensky eine Untersuchung geliefert hat (Biolog. Centralblatt II, pag. 203 bis 208), wird hier abgesehen, weil die Hinführung dieser Gattung zu den Oligochaeten nicht richtig ist (Gegenbaur, W. Voigt).

download www.zobodat.at

anwachsen. Und mit dieser Verschiedenheit der Lebensverhältnisse gehen natürlich morphologische Verschiedenheiten Hand in Hand. Es wird bei der letztgenannten Gruppe sehr frühzeitig ein muskulöser Schlund ausgebildet, welcher bei den Rhynchobdelliden erst viel später auftreten soll; auch findet sich bei den ersteren sehr früh eine mehr oder weniger entwickelte Muskulatur der Leibeswand, welche bei den Embryonen der letzteren noch nicht auftritt; endlich haben jene eigenthümliche Organe, sog. Urnieren, welche diesen abgehen.

Innerhalb der Familie der Gnathobdelliden liessen sich wieder zwei Modifikationen des eiweissschluckenden Typus aufführen, von denen die eine durch die Gattung Nephelis, die andere durch den medizinischen Blutegel vertreten wird. Die Jungen jener haben einen hervortretenden, flimmernden Kopfzapfen, einen einfacher gebauten Schlund, und schwächer entwickelte Urnieren und Körpermuskulatur; bei diesen ist an keinem Stadium ein eigentlicher Kopfzapfen vorhanden, dagegen ist der Schlund von einem viel komplizirteren Bau, sowie die Urnieren und die Muskulatur der primitiven Leibeswand hoch entwickelt.

Den Gegenstand für die vorliegende Abhandlung bilden einige Hauptpunkte in der Entwicklung von Aulastoma gulo, dessen Junge noch nicht studirt wurden. Dieselben schliessen sich, wie zu erwarten war, im Bau und in der Entwicklungsweise denen von Hirudo genau an. Die Entwicklung letztgenannter Gattung war früher zweimal Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen, nämlich schon in den Zwanziger Jahren von E. H. Weber[2]) und später und viel eingehender von Rud. Leuckart.[3]) Wenn man indessen erwägt, wie bedeutende Fortschritte die Embryologie seit Leuckart's Untersuchungen in jeder Beziehung gemacht hat, wird es nicht befremden, dass man sich wieder der Entwicklung eines diesem Typus angehörigen Thieres zugewendet hat, umsomehr als die Jungen von Hirudo und Aulastoma zu den schönsten embryologischen Objekten unter den wirbellosen Thieren gehören.

Die Vorgänge, welche es bei dieser Untersuchungsreihe nachzuweisen gelang, müssen dazu führen, den genannten Entwicklungs-

---

[2]) E. H. Weber, Ueber die Entwicklung des medizinischen Blutegel's. Meckel's Archiv, Jahrg. 1828, pag. 366—418.

[3]) R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Bd. I, 1863, pag. 686—714.

download www.zobodat.at

typus im Gegensatz zu früheren Forschern und der in den Lehrbüchern befolgten Darstellung nicht als direkte Entwicklung zu bezeichnen, sondern im Gegentheil als eine sehr komplizirte Metamorphose, die innerhalb des Cocons durchlaufen wird. Es finden sich eine Reihe von vorübergehenden, provisorischen Bildungen und Organe, und der Körper des Blutegels entwickelt sich mit einziger Ausnahme des Mitteldarmepithels aus vier embryonalen Keimen (indifferenten Zellgruppen). Die von früheren Autoren sogenannten Embryonen müssen demgemäss (nach Ausschlüpfen aus der Eihülle) als Larven bezeichnet werden. Es wird vielleicht auf den ersten Blick befremden, dass man diese Entwicklung im Cocon als Metamorphose betrachten will; wer indessen dies nicht thut, der ist konsequenterweise gezwungen, z. B. die Verwandlung der Bienen auch als solche zu streichen, da sich die Larven dieser auch nicht frei, sondern in den (ebenso wie die Blutegelcocons) aus einem Hautsekret gebildeten Wachszellen entwickeln.

Es könnte scheinen, als hätte Leuckart dies schon erkannt. Er schreibt nämlich (l. c. pag. 700): „In der Entwicklungsgeschichte von Hirudo folgen sich also zwei voneinander verschiedene Embryonalzustände, von denen der zweite eine ungleich höhere Ausbildung hat und direkt in den vollendeten Zustand überführt, während der erste mehr die Bedeutung eines provisorischen Larvenzustandes besitzt.“ Indessen geht es deutlich genug hervor, dass dieses nur gesagt ist, um den Gegensatz zwischen der Entwicklungsweise des „Primitivstreifens“ bei Hirudo und bei den Arthropoden hervorzuheben, indem nämlich der Embryo jenes schon zu dieser Zeit ein „individuelles Leben“ führen soll, während dies bei den meisten Arthropoden erst nach Ausbildung des genannten Gebildes eintritt. Leuckart hat denn auch nicht, mit Ausnahme der Urnieren, irgendwelche provisorische Organe nachweisen können, und selbst bezüglich der Urnieren hat er ihr endliches Schicksal nur vermuthet, nicht exakt nachgewiesen. In Bezug auf das allgemeine Verständniss der Entwicklung ist er nicht so weit wie sein Vorgänger Rathke gekommen. Nichtsdestoweniger war auch Leuckart auf dem richtigen Wege, hauptsächlich aber wegen der unvollkommenen damaligen Technik gelang es weder ihm noch Rathke, Beweise für ihre Vermuthungen zu liefern.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden theils im zoologisch-

download www.zobodat.at

zootomischen Institut zu Würzburg im Zeitraume von Juli 1883 bis Februar 1884 angestellt, theils in Överöd (Seeland, Dänemark) in diesem Sommer fortgesetzt. Es sei ausdrücklich bemerkt, dass gleichzeitig die Entwicklung von Nephelis und Clepsine eingehend studirt wurde, und dass ich die Ergebnisse über die erstgenannte Gattung in einer sehr nahen Zukunft veröffentlichen werde.

Die Cocons von Aulastoma wurden in grosser Menge in den Ufern vom Quellenbach (am Rande des Würzburger Glacis), sowie von Sölleröd See (bei Överöd) aufgegraben; auch gelingt es unschwer, die aufgegrabenen Thiere in kleinen feucht gehaltenen Terrarien zur Eiablage zu bringen. — Was die Untersuchungsmethoden betrifft, so kann man die lebenden Larven in 1—2 % Kochsalzlösung beobachten, worin sie sich stundenlang lebend erhalten; die Hauptuntersuchung ist indessen an gefärbten Präparaten auszuführen. Als Reagentien für momentane Fixirung der Gewebe eignen sich in früheren Stadien am besten Osmiumsäure (sehr verdünnte Lösung), in späteren konzentrirte Sublimatlösung; auch kann Pikrinschwefelsäure mit Vortheil angewandt werden. Als Färbungsmittel ist auch hier Pikrocarmin vortrefflich. Die Schnittserien wurden mit dem vorzüglichen Mikrotom von Jung ausgeführt.

Die Larven vom Hirudotypus bieten bekanntlich gegenüber den Jungen anderer Blutegel bedeutende Vortheile für die Untersuchung dar. Die Körperwand ist eine sehr dünne, aber ziemlich feste Lamelle, die durch eine sehr geräumige Leibeshöhle von der Darmwand getrennt ist und sich desshalb mit Leichtigkeit von dieser abpräpariren lässt, sich somit vorzüglich als Flächenpräparat eignet. Und die Rumpfkeime (= Keimstreifen der Autoren) sind in späteren Stadien fast gerade (im Gegensatz zu Nephelis und besonders zu Clepsine), also für das Führen von Schnittserien äusserst günstig. Die Gewebselemente endlich sind so schön, dass sie sich meistens als Demonstrationspräparate eignen.

Bevor ich jetzt zu meiner Schilderung übergehe, sei es mir nur noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Semper meinen Dank auszusprechen für das Viele, das ich aus seiner anregenden Lehrthätigkeit geschöpft habe.

---

download www.zobodat.at

I. Orientirende Beschreibung der ausgebildeten Larve.

Es wird am zweckmässigsten sein, mit der Schilderung der jüngsten solcher Larven anzufangen, die in Bezug auf die provisorischen Organe im wesentlichen fertig ausgebildet sind. Es muss hierbei bemerkt werden, dass es kaum möglich sein würde, innerhalb engerer Grenzen eine bestimmte Grösse für diese Larven anzugeben; es hängt eben die Grössenzunahme in hohem Grade von der individuellen Fähigkeit des Eiweissschluckens ab: man trifft Larven von dem genannten Stadium von 2 mm Länge und darüber, und solche, die morphologisch und histologisch ganz ebenso weit ausgebildet sind, die aber nur eine Länge von wenig mehr als 1 mm erreicht haben. Und eine solche Grössenvariation findet sich in allen anderen Larvenstadien. Ausserdem verdient noch notirt zu werden, dass die einzelnen Organe keineswegs immer bezüglich ihres Ausbildungsgrades miteinander Schritt halten, dass hingegen bei den einen z. B. die Urnieren weiter sind, während der Schlund mehr zurück ist, bei den anderen umgekehrt. Die Stadien können desshalb nur in ziemlicher Allgemeinheit charakterisirt werden, und lassen sich dann die hier zu beschreibenden Larven folgendermaassen kennzeichnen: Die Körperform ist oval, Leibeswand und Darmwand sind weit von einander getrennt; erstere lässt die durch die Quermuskulatur hervorgerufene Streifung erkennen. An der Bauchseite, ziemlich nahe dem Vorderende, liegt der Schlund, der noch einfach sein kann (Fig. 3), gewöhnlich aber in Schlundkopf und Oesophagus gesondert ist (wie in Fig. 4); hinter dem Munde erkennt man die streifenförmigen, verschmolzenen Rumpfkeime und zu den Seiten dieser die vier Paare von ringförmigen Urnieren; die Kopfkeime sind nicht so ohne Weiteres sichtbar.

Alle die erwähnten Gebilde zerfallen in zwei scharf gesonderte Kategorien: diejenigen Theile, die schon in spezifische Funktion getretene Elemente und Organe darstellen, und solche, die noch ganz indifferente Zellmassen sind und zum Aufbau des definitiven Blutegelkörpers direkt verwendet werden. Der ersten Abtheilung sind folgende Theile zuzurechnen: die primitive Epidermis und die darunter liegenden Muskel- und Nervenzellen der Körperwand, der

download www.zobodat.at

Darmkanal, die Urnieren. Zur letzteren Art gehören nur die Kopf- und Rumpfkeime.

Die Epidermis oder das primitive Ectoderm, welche die allseitige, nur durch die Mundöffnung unterbrochene Begrenzungsschicht des Körpers bildet, ist ein einfaches Plattenepithel, bestehend aus sehr platten Zellen, deren gegenseitige Begrenzungen nicht sichtbar sind und sich nur durch ihre in verschiedener Entfernung von einander gelegenen Kerne kundgeben. Letztere sind rundlich oder oval abgeplattet; ihr Kernkörperchen ist ziemlich gross und färbt sich durch Pikrocarmin hell rosa, wogegen der Kern selbst farblos bleibt. In Figg. 8, 9, 14 sieht man in der als homogene Grundlage erscheinenden Epidermis die zerstreuten Kerne in grosser Anzahl.

Die Muskulatur besteht aus zwei verschiedenen Arten von (glatten) Elementen, die eine sehr verschiedene Anordnung zeigen. Die einen sind kleiner und liegen, wo sie vorkommen, ziemlich dicht aneinander, bilden sogar an einigen Stellen eine echte muscularis, wenn man will; die anderen sind so gross, dass man die durch sie hervorgerufene Streifung des Larvenkörpers schon bei Lupenvergrösserung sieht. Die erstgenannten Fasern bilden in der ganzen Rückenfläche ein ziemlich breites Längsband, das nach hinten zu schwächer wird; genau am hinteren Körperende strahlen solche Muskelfasern von einem gemeinsamen Centrum aus (Fig. 8). In der Nähe der Mundöffnung wird diese Schicht immer breiter und biegt rings um dieselbe nach der Bauchseite um, wo sie auch im vorderen Theile in der Längsrichtung nach hinten verläuft, um hier immer schwächer zu werden und schliesslich aufzuhören; einige dieser Schicht angehörigen Fasern jedoch, die zu den Seiten des Schlundes liegen, verfolgen nicht die erwähnte Verlaufsrichtung, sondern biegen als querverlaufende Fasern vor und hinter dem Schlund um, sodass um die Mundöffnung ein vollständiger Hautringmuskel hergestellt wird (Fig. 14). An den Seitenflächen ist die Leibeswand von dieser Art von Muskelzellen frei. Die Kerne dieser sind lang und schmal, das Kernkörperchen färbt sich sehr intensiv und füllt den grössten Theil des Kernes aus.

Die Muskelzellen der anderen Art sind grösser und breiter, sie bilden nirgendswo eine eigentliche muscularis, sondern sind immer durch ziemlich breite Zwischenräume von einander getrennt und

download www.zobodat.at

liegen, wo die ersterwähnten vorhanden sind, innerhalb dieser. Sie sind hauptsächlich quer angeordnet (Figg. 8, 14), sodass sie zusammengenommen gewissermaassen einen Ringmuskel der Leibeswand darstellen. Am Hinterende sind sie etwas mehr unregelmässig angeordnet, und zu den Seiten der Mundöffnung haben sie einen radiären Verlauf (Fig. 14), hinter und vor derselben halten sie jedoch ihre quere Richtung genau ein. Sonderbar genug müssen also die Längsmuskulatur hier als Sphincter, die Quermuskeln als Dilatatoren der Mundöffnung wirken. — Die Quermuskelzellen sind lang und laufen ungeheuer fein aus, ausserdem verästeln sie sich und anastomosiren mit anderen, benachbarten Fasern (Fig. 9). Von der Fläche betrachtet, ist das Protoplasma dieser Muskelzellen schwach, an Längs- und Querschnitten zeigt es sich dagegen sehr stark lichtbrechend (Figg. 23, 24, 25).

Bei einigen, dem oben charakterisirten Stadium angehörigen Larven sind diese Muskelfasern an allen Regionen der Körperwand gleich weit ausgebildet; bei anderen, die in dieser Hinsicht weniger entwickelt sind, finden sie sich an der Bauch- und an den Seitenflächen fertig ausgebildet, dagegen liegen sie in der Mitte der Rückenfläche (innerhalb des erwähnten Längsmuskelbandes) einander noch dicht an und haben keineswegs ihre volle Länge und spätere Form erreicht; verfolgt man nun diesen dorsalen Streifen nach vorn und hinten, dann findet man an beiden Stellen eine dichte Anhäufung von grossen Zellen, die besonders in der Mitte einen noch ziemlich indifferenten Charakter zeigen, während sie an den Seiten im Begriffe sind, sich in Spindelzellen umzubilden (Fig. 8). Der vordere dieser Zellenhaufen liegt genau am Vorderende, dicht vor dem Schlunde; der hintere bezeichnet genau das Hinterende der Larve und ist das Centrum der erwähnten Ausstrahlung der feineren Muskelfasern. Die Quermuskulatur bildet sich somit zuerst an der Bauch- und an den Seitenflächen aus, dann an der Rückenfläche und zuletzt am vorderen und hinteren Körperende.

Leuckart (l. c. pag. 693) hat eine recht gute Darstellung des Muskelsystems der Larve des medizinischen Blutegels gegeben, die im Wesentlichen mit der hier gelieferten übereinstimmt. Dass die Längsmuskeln nur in der Längslinie des Rückens und Bauches, nicht an den Seiten verlaufen, gibt er jedoch nicht an, ebensowenig die Ausstrahlung derselben am Hinterende, auch hat er keine An-

download www.zobodat.at

gaben über die verschiedenzeitige Ausbildung der Quermuskulatur in verschiedenen Regionen.

Zwischen den Muskelfasern findet sich überall an der Leibeswand zerstreut eine ziemliche Anzahl spindelförmiger oder mehrfach verzweigter Zellen, deren Ausläufer oft ungeheuer lang und fein ausgezogen sind (Figg. 8, 10, 14). Diese Ausläufer zeigen oft sehr deutliche Varikositäten (Fig. 10) und setzen oft die einzelnen Zellen miteinander in Verbindung, sodass ein deutlicher Plexus hergestellt wird. Sind sie spindelförmig, so liegen sie meistens mit ihrer Längsachse parallel der Längsachse des ganzen Körpers, also senkrecht zum Verlauf der gröberen Muskelfasern. Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich in Pikrocarmin viel stärker als dasjenige der Epidermis- und Muskelzellen; der Kern ist rundlich, mit intensiv sich färbendem, mässig grossen Kernkörperchen.

Es wird wohl eine nicht unberechtigte Hypothese sein, diese Zellen als Nervenzellen zu betrachten. Theils sprechen dafür die erwähnten histologischen Befunde, theils — und das ist ein ebenso schwer wiegender Grund — ist die Existenz eines Larvennervensystems nicht in Abrede zu stellen. Es ist heutzutage kein Thier bekannt, wo spezifisch ausgebildete Muskelzellen vorkommen, ohne dass auch Nervenelemente vorhanden wären. Nun findet sich — das steht nach einer genauen Zergliederung fest — kein anderes Larvennervensystem, und das definitive, in den embryonalen Zellmassen der Kopf- und Rumpfkeime enthaltene Nervensystem des Blutegels ist noch nicht als solches erkennbar, noch nicht in Ganglienzellen und Fasersubstanz ausgebildet, also noch nicht in Funktion getreten. Wird hieran festgehalten, dann muss man den oberflächlichen Zellenplexus als Nervensystem der Larve deuten, und dasselbe stimmt in seinem einfachen Bau sehr gut mit den Befunden bei sehr niederen Thieren, sowie bei anderen Larven (bei Coelenteraten und bei den Polychaetenlarven nach Kleinenberg.[4]) Es lässt sich gegen diese Deutung kein einziger erheblicher Einwand machen.

Auch Leuckart hat (l. c. pag. 694) die eben erwähnten Zellen gesehen, war indessen „mehr geneigt, dieselben als Bindegewebs-

[4]) N. Kleinenberg, Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anelidi. Reale Accademia dei Lincei 1880—1881. Tom. X, pag. 421—430.

download www.zobodat.at

elemente aufzufassen", obgleich er auf die Aehnlichkeit mit Nervenzellen hinweist. Uebrigens finden sich, besonders in der Nähe der Urnieren, auch Zellen anderer Art, die oft kürzere Ausläufer haben, und deren Protoplasma sich schwach färbt. Das Wort „Bindegewebszellen" ist indessen auch für diese Elemente als unpassend abzuweisen.

Der Darmkanal setzt sich aus zwei ganz verschiedenartigen Theilen zusammen, die als Schlund und Mitteldarm zu bezeichnen sind. Das Wort „Vorderdarm" ist hier absichtlich vermieden, weil damit gewöhnlich von den Embryologen ein solcher Schlund bezeichnet wird, der nach seiner Entstehung aus dem primitiven Ectoderm direkt in den definitiven Schlund sich ausbildet, was hier nicht der Fall ist. Der Mitteldarm ist hinten blind geschlossen.

Der Schlund zeigt bei den jüngsten Larven dieses Stadiums (Fig. 3) nur eine Abtheilung (die annähernd von derselben Form ist, wie der spätere Schlundkopf); gewöhnlich aber zerfällt er in zwei Theile, die sich als Schlundkopf und Oesophagus unterscheiden lassen (Fig. 4). Ersterer hat etwa die Form einer Halbkugel oder eines stumpf abgerundeten Kegels, der mit seiner Grundfläche an die Leibeswand grenzt und sich nach innen zu verjüngt. Er zeigt einen überraschend komplizirten Bau, besteht nämlich aus folgenden vier leicht unterscheidbaren Schichten. Die innerste, welche die unmittelbare Begrenzung der Mundhöhle bildet, ist ein plattes niedriges Epithel, worin keine Zellgrenzen nachzuweisen sind, in dem aber spärlich zerstreute Kerne liegen. Dasselbe stimmt somit in seinem ganzen Verhalten (sowie in seinem späteren Schicksale) mit dem äusseren Körperepithel überein, in das es sich an der Mundöffnung unmittelbar fortsetzt und aus dem es höchst wahrscheinlich entstanden ist; hinten geht es in das Oesophagusepithel über. — Diesem Epithel des Schlundkopfes dicht anliegend findet sich eine starke, in eine homogene Grundmasse eingelagerte Ringmuskelschicht; besonders an Sagittalschnitten, wo man die Ringmuskelfasern quergeschnitten sieht, ist die Grundmasse deutlich. Diese Schicht ist in der Nähe der Mundöffnung sehr mächtig; es finden sich hier viele Fasern auf derselben Höhe; nach hinten zu nimmt sie allmählich ab. — Die dritte Art von Elementen im Schlundkopf bildet nicht so wie die erste, zweite und vierte eine zusammenhängende Schicht, sondern verlaufen als radiäre Muskelzellen

download www.zobodat.at

in einer sehr geräumigen Höhle, die als Schlundwandhöhle bezeichnet werden kann und sowohl nach aussen wie nach innen ganz allseitig begrenzt ist. Die erwähnten Radiärmuskelzellen zeigen in ihrem Bau mit den Quermuskeln der Körperwand einen hohen Grad von Uebereinstimmung, auch sind sie wie diese an ihren Enden verästelt, bisweilen sogar sehr stark (Fig. 18). Nach innen zu durchsetzen sie die Grundmasse der Ringfaserschicht, um sich ans Epithel selbst zu inseriren; nach aussen heften sie sich mit feinen Fäden an die gleich zu erwähnende vierte Schicht an. Ihr Verlauf ist (im Verhältniss zur Längsachse des Schlundkopfes) im vorderen Theile genau senkrecht, im hinteren Theile laufen sie mehr schräg von aussen und hinten nach innen und vorn. Die Kerne sind gross, rundlich oder oval, mit intensiv sich färbenden Kernkörperchen. — Die vierte Schicht endlich wird von epithelartig angeordneten Zellen gebildet; sie stellt die äussere Begrenzung des Schlundkopfes gegen die primitive Leibeshöhle dar und kann als äusseres Schlundepithel bezeichnet werden. Sie besteht aus sehr platten, uhrschälchenförmigen Elementen, die mit ihren Rändern dicht aneinander stossen, und deren Concavität nach innen sieht. Das Protoplasma bildet eine ungeheuer feine Lamelle; der scheibenförmig-rundliche Kern liegt in der Mitte, das Kernkörperchen füllt ihn bei Weitem nicht aus. Besonders an ihren Rändern, doch auch in vielen Fällen an ihrer Fläche, sieht man feine Fortsätze nach innen ziehen, die scheinbar den Zellen selbst angehörig sind; indessen zeigt sich bei genauerer Untersuchung (besonders an Schnitten) deutlich, dass sie den Radiärmuskeln angehören, die sich, wie gesagt, hier ansetzen.

Wie aus der oben gegebenen Darstellung hervorgeht, wird die Muskelwirkung, durch welche die Thätigkeit des Schlundes zu Stande gebracht wird, durch eine sehr reichhaltige Gruppirung erreicht, indem sowohl Radiär- und Ringfasern der Haut, wie auch solche des Schlundkopfes selbst dazu beitragen. Erstere bewirken die Oeffnung resp. Schliessung der Mundöffnung, letztere das weitere Befördern des Eiweisses nach innen.[5])

---

[5]) Am hinteren Rande des Schlundkopfes zeigt sich im primitiven Ectoderm ein Halbkreis von 8—10 ungewöhnlich grossen Kernen mit unregelmässig geformten Kernkörperchen (Fig. 14). Was dieselben für eine Bedeutung haben, ist mir unklar geblieben.

download www.zobodat.at

Bei solchen Larven dieser Stadien, denen der Oesophagus noch fehlte, zeigten die zwei äusseren Schichten des Schlundkopfes einen unvollkommenen Bau, indem keine eigentliche Schlundwandhöhle ausgebildet war und weder die Radiärmuskelzellen noch die Elemente des äusseren Epithels in ihren definitiven Formen hervortraten, sondern erstere nur kurz und dick waren und keine Verzweigungen zeigten, und die letzteren ganz solide, nicht so in der Fläche ausgebreitete und nach innen ausgehöhlte Protoplasmamassen darstellten. Besonders an den Seiten waren die Zellen sehr wenig ausgebildet, während sie sich vorn und hinten mehr ihrer definitiven Form näherten. Die Schlundwandhöhle war auch an jenen Stellen am wenigsten ausgebildet, es fanden sich zwischen den Zellen nur einzelne Hohlräume, die mit einander in keiner Verbindung standen. Wenn diese mit dem weiter unten zu besprechenden Befunde bei noch jüngeren Larven zusammengehalten wird, resultirt daraus, dass die Schlundwandhöhle durch Auseinanderweichen von ursprünglich dicht aneinander liegenden Zellen und durch Verschmelzung der in dieser Weise gebildeten einzelnen Hohlräume entsteht.

Der Oesophagus, in den sich der Schlundkopf fortsetzt, zeigt im Gegensatz zu diesem einen sehr einfachen Bau, indem er von den vier Schichten desselben nur das innere, platte Epithel (ohne deutliche Zellgrenzen, aber mit zerstreuten Kernen) besitzt; aus diesem ist er entstanden durch Wachsthum nach innen und oben (ohne Begleitung der übrigen Schichten).

Der mit dem eben beschriebenen Schlund sehr übereinstimmende Apparat vom medizinischen Blutegel wurde von Leuckart (l. c. pag. 691—692) ausführlich beschrieben, jedoch in einer etwas flüchtigen Weise und ohne brauchbare Abbildungen. Das innere Epithel wird nicht erwähnt, und die Radiärmuskeln hat er ganz übersehen; die Ringmuskulatur dagegen hat er beobachtet, und ebenso beschreibt er die uhrglasförmigen Zellen, hält sie aber für contractile Elemente, für Radiärmuskeln. Der Oesophagus ist entweder von Leuckart übersehen worden oder er fehlt bei Hirudo (im Gegensatz zu Aulastoma). — Die kurze Beschreibung, die Robin[6]) vom Hirudoschlund gibt, ist vollkommen unbrauchbar.

---

[6]) Ch. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Mém. de l'Acad. de l'institut de France. Tom. XI, 1875, pag. 273.

download www.zobodat.at

Der Mitteldarm ist durch die Leibeshöhle weit von der Leibeswand getrennt; er ist ein einfacher, die Form des ganzen Körpers einigermaassen wieder gebender und nach hinten blind endigender Sack, der den allergrössten Raum des Körpers einnimmt. Seine Wand ist sehr einfach; sie war ursprünglich ein aus wenigen Zellen zusammengesetztes Epithel, dessen Zellen jedoch alle mit einander in eine Masse verflossen sind; es stellt gewissermaassen ein zusammenhängendes Plasmanetz dar, in dessen Maschenräume zahllose Kugeln von homogenem, aufgenommenem Eiweiss in den verschiedensten Grössen eingelagert sind (Figg. 22,[7]) 28). Bei flüchtiger Untersuchung könnte es scheinen, als sei jede grössere Eiweisskugel mit umliegendem Protoplasma eine Zelle, indessen stellt sich bald heraus, dass weder Zellgrenzen wahrzunehmen sind, noch Zahl und Lagerung der Kerne derjenigen jener Eiweisskugeln entspricht, sondern dass oft mehrere Kerne um so eine herum liegen. Das Mitteldarmepithel ist somit nicht durch einfache, fortgesetzte Theilung der sehr früh (während der Furchung) auftretenden und durch Eiweissaufnahme anschwellenden Entodermzellen entstanden, sondern durch Verschmelzung dieser Zellen und fortgesetzte Kerntheilung ohne entsprechende Sonderung der Plasmamassen. — Die Darmhöhle ist von formlosem, verschlucktem Eiweiss prall gefüllt. Ein Enddarm fehlt vollkommen.

Ueber das histologische Verhalten des Entoderms hat Leuckart keine näheren Angaben. —

Von den schon spezifisch ausgebildeten Theilen sind nur noch die Urnieren zu erwähnen, deren bei Aulastoma konstant vier Paare vorhanden sind. Dieselben liegen an der Ventralfläche, das erste Paar etwa zu den Seiten der mittleren Parthie der Rumpfkeime, das zweite Paar am Hinterende dieser, das dritte und vierte Paar hinter diesem, zwischen ihm und dem Hinterende des ganzen Körpers (das durch die Ausstrahlung der feineren Muskeln bezeichnet wird; Fig. 8). Die Urnieren des vierten Paares sind einander und der Mittellinie etwas genähert; die vorderen Paare haben eine mehr länglich gestreckte, die hinteren eine mehr kreisrunde Form (Fig. 8). Was den Bau dieser Organe betrifft, so lassen

[7]) In dieser Figur liegen sich Ectoderm und Entoderm dicht an, was an den meisten Stellen der Präparate übrigens nicht der Fall ist.

download www.zobodat.at

sie (besonders bei jungen Larven) die Zusammensetzung aus Zellen deutlich erkennen. Es sind kreisförmig geschlossene Organe, die aus zwei Zellreihen zusammengesetzt sind (Fig. 8), gewöhnlich doch mit Ausnahme des mittleren Theils vom medialen Rande, wo die Zellen oft dichter gehäuft sind; hinter oder vor dieser Anhäufung findet sich dann oft an einer kurzen Strecke nur eine Reihe von Zellen. Jedoch kann der Kreis auch in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig sein. In den vorderen Paaren erkennt man schon in diesen Stadien (Fig. 8) die Kanalbildung, indem zwischen und in den Zellen mehrere nebeneinander verlaufende, hier und da anastomosirende, röhrenförmige Hohlräume sich gebildet haben. Gleichzeitig hiermit werden auch die Zellgrenzen undeutlicher und die Zellen werden länglich ausgezogen, sodass sie einen ganzen oder halben Hohlcylinder darstellen.

Leuckart, der bei Hirudo (wo drei solche Urnierenpaare vorhanden sind), die späteren Stadien ausführlich beschreibt, hat über diese frühen Entwicklungsstufen keine Beobachtungen.

Von den beiden obengenannten Bildungen, die noch auf einer ganz embryonalen Stufe verharren, sind zuerst die Kopfkeime zu erwähnen.[8]) Dieselben liegen vor dem Schlundkopfe, eingekeilt zwischen diesem und der Epidermis, und bilden hier gewöhnlich bei

---

[8]) Es dürfte hier an seinem Platze sein, eine Rechtfertigung für die an einem anderen Orte (Zool. Anz. 1884, Nr. 160) eingeführten Benennungen „Kopfkeime“ und „Rumpfkeime“ zu geben. Erstere entsprechen (wenn vereinigt) ihrer Lage nach dem, was von mehreren, besonders modernen Embryologen als „Scheitelplatte“ genannt wird, aus der (z. B. bei Oligochaeten) sich, wie es scheint, das Gehirn allein bildet. Das Wort „Scheitelplatte“ ist wenigstens bei Blutegeln (wie bei Mollusken u. a.) hierfür zu vermeiden, weil damit gewöhnlich unterstellt wird, dass dieselbe eine ursprünglich mediane Bildung sei, was bei den genannten Thieren nicht der Fall ist, und weil es Niemanden einfallen würde, die entsprechenden Gebilde bei den Nemertinen (vergl. weiter unten) mit diesem Namen zu belegen. Auch die von Semper vorgeschlagene Benennung „Sinnesplatten“ ist für diese Gebilde weniger zweckmässig, weil sich aus ihnen (ausser dem Nervensystem) noch Muskeln und Bindegewebe entwickeln, wie Semper selbst (bei Nephelis) erkannte. Was das Wort „Rumpfkeime“ betrifft, so ist gegen die alten Benennungen „Keimstreifen“, „Embryonalstreifen“, „Primitivstreifen“, „Bauchstreifen“, „Bauchplatten“ schon mehrfach opponirt worden, und ist in neuerer Zeit u. a. vorgeschlagen worden, dieselben als „Mesodermstreifen“ (auch bei Blutegeln) zu bezeichnen. Hiermit ist indessen Nichts gewonnen, im Gegentheil. Denn dann würde sich bei den Blutegeln das sonderbare Verhalten heraus-

download www.zobodat.at

Larven dieser Altersstufe eine breite, drei- oder vierlappige Zellenmasse, deren seitliche Anschwellungen mächtiger sind, als die mittleren (Fig. 14). In diesem Zustande sind sie also schon vereinigt; indessen findet man auch Larven von etwa diesem Stadium, bei welchen nur eine ganz dünne Brücke von der einen seitlichen Anschwellung zur anderen hinzieht, ohne sich noch mit diesem verbunden zu haben und bei denen eine mittlere Anschwellung vollkommen fehlt (Fig. 15). Die Kopfkeime vereinigen sich sehr früh mit einander, ebenso wie die Rumpfkeime bei Aulastoma (im Gegensatz zu Nephelis). An den hier erwähnten Stufen ist noch keine Spur von Sonderung verschiedenartiger Theile in den Kopfkeimen zu beobachten; die kleinen Zellen sind alle gleichartig und ganz indifferent.

Die Kopfkeime sind von Leuckart (l. c. pag. 705—706) in diesem Stadium richtig beschrieben und wurden von diesem Forscher als Anlage des Gehirns allein angesehen, eine Ansicht, der sich auch auf den ersten Blick wohl jeder Beobachter anschliessen würde. Inwiefern sie indessen richtig ist, soll unten gezeigt werden.

Die Rumpfkeime sind schon in diesem Stadium konstant vereinigt und bilden einen viel mächtigeren und in die Augen springenden Streifen als die Kopfkeime. Sie erstrecken sich bis an die hintere Peripherie des Schlundkopfes an der Ventralseite und stehen mit den Kopfkeimen in keiner Verbindung (Fig. 14); nach hinten endigen sie etwas vor dem Hinterende des ganzen Larvenkörpers; am hinteren Pol der erwähnten Gebilde finden sich jederseits fünf sehr grosse rundliche Zellen (Fig. 8) mit grossen Kernen. Die übrigen Zellen der Rumpfkeime sind viel kleiner und länglich gestreckt, im hinteren Theil ziemlich deutlich in Reihen angeordnet, die sich auf die erwähnten grösseren Zellen zurückführen lassen und als Descendenten dieser zu betrachten sind; von diesen letz-

---

stellen, dass nicht nur das Nervensystem (Bauchkette), sondern auch die definitive Epidermis aus den Mesodermstreifen entstehen sollte. Die genannten Benennungen sind alle zu verwerfen, weil durch dieselben das ganz unwesentliche Moment, die Streifen- oder Plattenform besonders hervorgehoben wird, weil ferner die Identität mit den bei den Nemertinen vorkommenden Bildungen unberücksichtigt wird, endlich weil durch die genannten Wörter die entwicklungsgeschichtlich nachweisbare Homodynamie der Kopf- und Rumpfanlagen, die typisch bei allen Anneliden hervortritt, gar nicht betont wird.

download www.zobodat.at

teren liegt eine mehr nach aussen, eine mehr nach innen und drei ganz nach hinten. Dieselben können als Scheitelzellen der Rumpfkeime bezeichnet werden, um die botanische Terminologie zu befolgen. — In ihrem vorderen Theil lassen die Rumpfkeime ganz deutlich die beginnende Segmentirung erkennen, indem man hier 5—10 schärfer gesonderte, dunklere (dickere) Zonen von dazwischen liegenden, helleren (dünneren) unterscheiden kann (Fig. 14). An Querschnittserien erkennt man besonders deutlich, dass dieses erste Auftreten der Segmentirung nur durch locale Verdickung und Verbreiterung (Zellvermehrung) hervorgerufen wird. Fig. 23 a stellt einen solchen Querschnitt durch eine (künftig) ganglionäre, Fig. 23 b durch eine kommissurale Region dar. Man sieht aus diesen Schnitten, dass von einer Sonderung in bestimmte Organe noch keine Rede ist; nur lassen sich ziemlich deutlich zwei Schichten unterscheiden, eine äussere und innere, die wohl die Anlagen für die künftigen ectodermalen resp. mesodermalen Gewebe des Blutegels darstellen. Der hintere Theil ist noch ganz unsegmentirt.

Leuckart's Darstellung der Rumpfkeime wird am besten im nächsten Abschnitt betrachtet werden.

II. Geschichte der Urnieren.

Bemerkungen über frühere Stadien anderer Gebilde.

Um die Geschichte der Urnieren von ihrem Anfang an zu verfolgen, ist es natürlich nothwendig, auf frühere Stadien zurückzugreifen. Die Larven, auf deren Untersuchung es hierbei ankommt, sind von fast sphärischer, doch etwas abgeplatteter Körperform (wobei der Mund etwa central an der Ventralfläche liegt) und von 0,4—0,8 mm Grösse; sie können als Stadien mit getrennten Rumpfkeimen zusammengefasst werden. Figg. 1 a und 1 b stellen eine jüngere, Fig. 2 eine ältere solche kugelige Larve bei schwacher Vergrösserung dar.

Um die genannten Verhältnisse bei solchen Larven zu studiren, thut man am besten, dieselben unter dem Präparationsmikroskop so zu behandeln, dass die ganze Rückenhaut, sowie Mitteldarm und aufgenommenes Eiweiss entfernt wird, was bei einer geeigneten Vorbehandlung (Pikrocarminfärbung) leicht gelingt, indem Schlund,

download www.zobodat.at

Rumpfkeime und Urnierenanlagen sich dann schon bei sehr schwacher Vergrösserung bemerken lassen.

Fig. 5 stellt ein in dieser Weise gewonnenes Präparat von einer 0,4 mm im Durchmesser messenden Larve dar. Die Rumpfkeime sind hier in ihrer ganzen Länge durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt und zeigen folgende Verhältnisse. An dem Hinterende von jedem sind die fünf grossen, rundlichen Scheitelzellen zu erkennen; von der zumeist medial liegenden setzt sich ein Zellstrang nach vorn fort, dessen hintere Zellen ungemein lang und schmal sind, während sie vorn breiter und unregelmässiger geformt werden. Deutlich getrennt sind sie von den, von den vier anderen Zellen (jederseits) ausgehenden Zellsträngen, von denen sich jeder nicht mit gleicher Deutlichkeit auf seine bestimmte Scheitelzelle zurückführen lässt; sie bilden gemeinsam (rechts und links) eine gestreckte Zellmasse. An der Aussenseite jeder dieser beiden Zellmassen lassen sich bestimmte stärker gefärbte Gruppen von Zellen oder ganz einzelne Zellen unterscheiden; die vorderen dieser treten schon als kurze, nach hinten gerichtete Aeste hervor, meistens von drei Zellen gebildet. Die Rumpfkeime erstrecken sich in diesem Stadium nicht ganz bis an den Schlund heran.

In Fig. 6 ist ein etwas weiteres Stadium (von einer Larve von 0,5 mm Durchmesser) gezeichnet. Die Rumpfkeime sind bis an die hintere Peripherie des Schlundes herangewachsen und sind in ihrer hinteren Parthie nur durch eine ganz feine Spalte getrennt; auch sind die erwähnten medialen und lateralen Stränge jeder Hälfte hinten vereinigt, gehen aber da, wo sich die medialen Stränge beider Hälften von einander trennen, auch auseinander, um sich weiter nach vorn wieder aneinander zu legen; ein Wachsthumsverhältniss, worauf indessen kein Gewicht zu legen ist, weil in älteren Stadien bisweilen (wie dies aus Fig. 7 zu ersehen ist) äussere und innere Stränge noch in ihrer ganzen Länge von einander getrennt sind. — Die wichtigsten Veränderungen zeigt die Aussenseite der lateralen Stränge, indem hier jederseits vier nach aussen und (vorn schwächer, hinten stärker) nach hinten gerichtete zellige Knospen hervorgesprosst sind. Die hinteren von diesen sind nur einfache Zellfäden, so besteht die linke (in Fig. 6, die von der Bauchseite gesehen ist, die rechte) aus fünf, die rechte aus vier Zellen; die Zellen der vorderen haben sich am lateralen Ende stark

download www.zobodat.at

vermehrt, sodass hier eine unregelmässig keulenförmige Anschwellung gebildet ist, die mittelst eines kürzeren oder längeren Stiels mit den eigentlichen Rumpfkeimen in Verbindung stehen. In Fig. 6 zeigt der erste und zweite linke, sowie der erste rechte Spross diese Anschwellung; die Anordnung der Zellen im zweiten und dritten rechten lassen darauf schliessen, dass die Anschwellung eben im Begriff ist, sich zu bilden.

Ein noch weiteres Stadium ist in Fig. 7 [9]) dargestellt und rührt von einer Larve von 0,8 mm Durchmesser her. Die Veränderungen sind wesentlich nur folgende: Das vordere Paar der erwähnten Knospen hat durch Auseinanderweichen der Zellen der Anschwellung vom Centrum Ringform erhalten, und das linke hat sich von den Rumpfkeimen ganz abgetrennt; indessen ist ein Stielrudiment noch deutlich sichtbar, und das rechte hängt noch immer mit den Rumpfkeimen zusammen. Die drei hinteren Paare haben alle grosse Anschwellungen, keins aber noch die Ringform, indessen hat sich der dritte linke Spross schon abgelöst. Es sei hier gelegentlich auf eine bei diesen Larven sehr auffällig und gewöhnlich auftretende Wachsthumsvariabilität aufmerksam gemacht: in Fig. 7 sieht man, dass die Sprossen der rechten und linken Seite sich in Bezug auf ihre Entfernung von den Rumpfkeimen sehr ungleich verhalten: die der rechten Seite stehen noch alle mit dem Rumpfkeim ihrer Seite durch kurze, dicke Stiele in Verbindung, während die der linken Seite entweder (1,3) abgelöst sind oder (2,4) deren Stiele sehr lang und dünn geworden sind, und doch zeigen sie sich bezüglich ihrer sonstigen Ausbildung gar nicht weiter entwickelt, als die der rechten Seite. Es sind derartige individuelle Regionenverschiedenheiten auf ein ungleichmässiges Wachsthum der wegen der starken Volumzunahme der Larven sich immerfort dehnenden Epidermis zurückzuführen.

Das nächste Stadium ist dadurch gekennzeichnet, dass sich die Rumpfkeime in ihrer ganzen Länge vereinigen, also einen einfachen, noch unsegmentirten Streifen bilden, während sich die vier Sprosspaare alle ablösen und in gleicher Weise wie das erste die Ringform annehmen. Gleichzeitig hiermit findet noch konstant eine grosse Verschiebung der Theile in Bezug auf ihre gegenseitige

[9]) Auch diese ist von der Ventralfläche gesehen.

download www.zobodat.at

Lagerung statt, in der Weise, dass das zweite Sprosspaar auf gleiche Höhe mit dem Hinterende der Rumpfkeime zu liegen kommt, während die beiden letzten Paare viel weiter gegen das Hinterende der Larve geschoben werden. Auch diese (konstante) Verschiebung ist durch die ungleichmässige Dehnungsfähigkeit der Epidermis in den verschiedenen Regionen hervorgerufen. Die Dehnung der Epidermis in der Mittellinie des Bauches ist nämlich schwächer als an den Seiten, daher die Verschiebung. — Findet nun ferner die anfangende Segmentirung im vorderen Theil der Rumpfkeime statt, und bilden sich die Kanäle in den vorderen Sprosspaaren, so haben wir das im ersten Abschnitt beschriebene Stadium in der Entwicklung der Rumpfkeime und Urnieren vor uns. Es ist ja nämlich aus dem Vorhergehenden klar, dass die vier Sprosspaare nichts Weiteres als die ersten Anlagen der vier Urnierenpaare sind.

Um also kurz zu rekapituliren: Die Rumpfkeime legen sich anfangs getrennt an und verschmelzen erst später, zuerst hinten, später auch vorn. Von dem Aussenrand derselben sprossen zuerst als einfache Zellreihen die Urnieren hervor, deren jede später am lateralen Rande eine Anschwellung bildet, deren Verbindungsstrang mit den Rumpfkeimen noch später reisst. Die Zellen der Anschwellung weichen auseinander und stellen so einen in ihrer grössten Ausdehnung von zwei Zellreihen gebildeten Kreis dar; in und zwischen den Zellen entstehen Kanäle, mehrere neben einander.

Was die allererste Entstehung der Rumpfkeime betrifft, so vermag ich wegen Mangels an Material bei Aulastoma keine Angaben zu machen; indessen sind wohl Analogieschlüsse von Nephelis und Clepsine berechtigt. Die Scheitelzellen der Rumpfkeime sind hier Furchungskugeln, die schon frühzeitig anfangen, durch Sprossung in einer bestimmten Richtung (nach vorn) Zellen zu produziren, welche sich dann weiter theilen. An Querschnittserien durch sehr junge Nephelislarven konnte Nichts von einer Betheiligung des primitiven Ectoderms an der Produktion der Rumpfkeime wahrgenommen werden, und jenes läuft hier auch als ganz dünner Saum mit abgeplatteten Kernen über die Keime hinweg, während die Zellen des Ectoderms bei den Regenwürmern, wo sie nach

download www.zobodat.at

Kleinenberg[10]) einen wesentlichen Antheil an der Bildung der Mesodermstreifen nehmen sollen, eben in den Regionen dieser Streifen höher, mehr kubisch oder cylindrisch sind, während sie sonst an allen übrigen Regionen ein sehr plattes Epithel darstellen.[11]) — Die hervorragende Eigenthümlichkeit der Scheitelzellen ist die Fähigkeit eines ganz enormen Stoffwechsels; denn dieselben nehmen an Grösse nicht besonders ab und produziren doch ein grosses Material von kleineren Zellen. Erst in späten Stadien (bei Larven von ca. 4 mm Länge) findet man die Scheitelzellen nicht mehr; sie haben sich dann in gewöhnliche kleine Rumpfkeimzellen getheilt.

Von der Entwicklung der Rumpfkeime schreibt Leuckart (l. c. pag. 695): „Er (der Bauchstreifen) erscheint zuerst bei Embryonen von etwa 3 mm Grösse und zwar in Form einer streifenförmigen Zellenwucherung", und ferner: „Die Zellen, die den Bauchstreifen zusammensetzen, sind deutliche Kernzellen von 0,01 bis 0,018 mm, die in einem fortwährenden regen Theilungsprozess begriffen sind, und den auf der Innenfläche der Körperwand vereinzelt aufliegenden runden „Bindegewebszellen" so ähnlich sehen, dass ich kein Bedenken trage, sie als Descendenten derselben zu betrachten." Das erste Stadium, das Leuckart genauer untersucht hat, ist wahrscheinlich schon ein sehr spätes, das über die Entstehung der Rumpfkeime keinen Aufschluss geben kann. Wenn Leuckart ferner schreibt: „Was die ursprüngliche Duplicität des Primitivstreifens bei den genannten Blutegeln (s. Nephelis und Clepsine) bedingt, wissen wir nicht. Dagegen dürfen wir vielleicht vermuthen, dass das abweichende Verhalten von Hirudo mit der beträchtlichen Grösse des Embryo einen gewissen Zusammenhang darbietet. Zwei seitliche Primitivstreifen würden hier durch eine so bedeutende Distanz getrennt sein, dass die Vereinigung derselben jedenfalls grössere Schwierigkeiten zu überwinden hatte, als bei den weit kleineren Embryonen von Nephelis und Clepsine" — so muss natürlich dem gegenüber nicht nur betont werden, dass eine solche

---

[10]) N. Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878, pag. 23—26.

[11]) Auch bei Clepsine sollen nach Whitman (The embryology of Clepsine. Quart. journ. of micr. scienc., vol. XVIII, 1878, pag. 215—315) die ganzen Rumpfkeime von den Scheitelzellen (seinen „primary mesoblasts and neuroblasts") produzirt werden.

download www.zobodat.at

Wachsthumsteleologie an und für sich keine wirkliche Erklärung gibt, sondern auch, dass sie im vorliegenden Falle einen Vorgang, der thatsächlich nicht existirt, zu erklären prätendirt.

Von der Entwicklung der Urnieren spricht Leuckart vermuthungsweise aus, dass sie aus einem zelligen Strange entstanden sind, und ferner sagt er: „Ich möchte die Vermuthung hinzufügen, dass diese Gebilde zu der Innenfläche der Körperwand, der sie aufliegen, ganz dieselben genetischen Beziehungen haben, wie der Bauchstreifen“, d. h. also, dass sie aus den „runden Bindegewebszellen“ entstanden sind. Zu genau demselben Ergebniss gelangte auch Bütschli[12]) bei seinen Untersuchungen über die Urnieren von Nephelis (wo die Entstehung dieser Gebilde nach meinen Beobachtungen ganz wie bei Aulastoma verläuft). — Robin, der sowohl die Entwicklung von Hirudo wie von Nephelis studirte, hat von den sämmtlichen eben erwähnten Vorgängen gar nichts verstanden. Die Urnieren von Hirudo hat er vollkommen übersehen, und die Arbeit seines Vorgängers Leuckart, die zwölf Jahre vor der seinigen erschienen war, kennt er nicht.

Die Kopfkeime war es mir nicht möglich, weder bei Aulastoma noch bei Nephelis in so frühen Stadien deutlich zu unterscheiden. Es liegen nämlich überall innerhalb der primitiven Epidermis sehr zahlreiche Elemente, die wesentlich die Anlagen für das provisorische Muskel- und Nervensystem darstellen, und besonders um den Schlund herum sind solche ungeheuer stark angehäuft; es lässt sich nicht sagen, ob einige dieser vielleicht die ersten Anfänge der Kopfkeime repräsentiren. Ich vermag daher auch nicht anzugeben, ob die Kopfkeime als Ectodermwucherungen entstehen oder (in ähnlicher Weise wie die Rumpfkeime) von wenigen frühzeitig in die Tiefe wandernden Furchungszellen herstammen. Von einem ursprünglichen Zusammenhang des Kopf- und Rumpfkeims jeder Seite, wie ein solcher von Bütschli vermuthet wurde, ist niemals eine Spur, weder bei Aulastoma noch bei Nephelis nachzuweisen.

Der Schlund besitzt in so frühen Stadien nur das Epithel sehr deutlich ausgebildet; die Ringmuskulatur ist schwächer als in späteren Stadien, und die beiden äusseren Schichten haben den

---

[12]) O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (Nephelis). Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. XXIX, 1877, pag. 239—254.

download www.zobodat.at

Charakter von indifferenten, dicht gehäuften Zellen; von einer Schlundwandhöhle findet sich keine Spur. —

Wir wollen nun das weitere Schicksal der Urnieren näher ins Auge fassen. Dieselben entwickeln sich im Laufe des Wachsthums der Larve zu einer bedeutenden Grösse und haben bei Larven von 4—5 mm Länge ihre höchste Ausbildung erreicht. Zuerst muss jedoch ein Stadium wie Fig. 11 betrachtet werden, welche von der ersten rechten Urniere einer Larve von $2^1/_4$ mm Länge hergenommen ist. Es verlaufen hier nebeneinander zwei ziemlich gleichmässig entwickelte Kanäle, die sich vielfach umeinander winden; häufig finden sich an denselben perlschnurförmige Anschwellungen. Der eine Kanal ist in einem Abschnitt seiner medialen Parthie (links in Fig. 11) nicht deutlich ausgebildet; statt dessen finden sich hier mehrere, wie es scheint, nicht miteinander kommunizirende Hohlräume. Zellgrenzen sind schon in diesem Stadium gar nicht zu unterscheiden, und die Kerne sind viel weiter auseinander gerückt, als in den vorigen Stadien, was darauf hinweist, dass jedenfalls keine ergiebige Vermehrung derselben stattgefunden hat; die Kernkörperchen sind noch gross und wohlentwickelt.

Bei der weiteren Entwicklung bildet sich nun immer der eine Kanal als Hauptkanal aus und streckt sich beim weiteren Wachsthum wieder, sodass er einen einfachen Verlauf hat, während der viel enger bleibende Nebenkanal in zahlreichen Windungen um ihn herumläuft. Besonders der Hauptkanal zeigt jetzt die perlschnurförmigen Anschwellungen sehr deutlich (Fig. 12). In diesem Stadium sind die Kerne noch viel weiter auseinander geschoben; sie sind stark angewachsen, während die Kernkörperchen nicht nur relativ, sondern absolut an Grösse abgenommen haben. Zellgrenzen lassen sich nicht unterscheiden.

Die Form der Urnieren ist übrigens sehr verschieden. Die beiden vorderen Paare sind gewöhnlich längliche Ringe, deren Längsachse derjenigen des ganzen Körpers parallel ist; indessen kann schon am zweiten Paar, besonders wenn es weit nach hinten liegt, das umgekehrte der Fall sein, und die Länge der beiden hinteren Paare, die in einem Zipfel hinter dem Hinterende der Rumpfkeime liegen, ist nicht erheblich grösser als die Breite derselben. Das erste Paar erreicht eine bedeutende Länge bis 1,5 mm, das zweite

download www.zobodat.at

bis über 1 mm, die beiden hinteren sind gewöhnlich 0,6—0,7 mm im Durchmesser. Die Ringform bleibt gewöhnlich nicht einfach, sondern Ausbuchtungen (oft sehr grosse) sind sehr häufig (Fig. 4). Die schon oben erwähnte aufgetriebene Parthie am medialen Rand persistirt gewöhnlich noch immer; sie kann indessen auch fehlen oder am vorderen oder hinteren Rande gelegen sein (wie auch in den jüngeren Stadien). Ist sie vorhanden, verzweigen sich in ihr gewöhnlich sowohl Hauptkanal wie Nebenkanal, sodass zwei Kanalsysteme eine kurze Strecke nebeneinander verlaufen, um sich sowohl vorn wie hinten wieder zu vereinigen; durch dieses Auseinanderweichen der zwei Systeme wird in der Mitte der aufgetriebenen Parthie ein kleiner Raum freigelassen (Fig. 12), der bei flüchtiger Untersuchung mittelst schwacher Vergrösserung für eine äussere Oeffnung der Urnieren gehalten werden könnte; indessen setzt sich die Epidermis darüber fort. — In einigen Fällen hört der Hauptkanal am einen Ende der aufgetriebenen Parthie auf, sodass die nächstfolgende kurze Strecke des Ringes von dem feineren Nebenkanal allein gebildet wird.

Es finden sich in keinem einzigen Stadium innere oder äussere Oeffnungen an den Urnieren. Weder an Oberflächenbildern noch an Schnittserien war es möglich, auch nur die geringste Spur von solchen zu erkennen. Dagegen sind die Urnieren an einer bestimmten Stelle, gewöhnlich in der Mitte des medialen Randes, da wo die Anschwellung (wenn vorhanden) liegt, ziemlich fest an der Haut angeheftet; sonst liegen sie frei in der geräumigen Leibeshöhle, in der auch, wie sich an lebenden Larven leicht beobachten lässt, besonders der vordere Schenkel hin und her schwingen kann (wie denn auch an abgetödteten Exemplaren die Urnieren sich überall mit Ausnahme der eben erwähnten Stelle mit grösster Leichtigkeit von der Leibeswand freipräpariren lassen).

In dem eben geschilderten Stadium haben die Urnieren ihre volle Entwicklung erreicht; in den nächsten Phasen fängt eine Rückbildung derselben an; diese findet gewöhnlich bei Larven von 6—7 mm Länge statt, und bei den jungen Blutegeln (bei denen der von Leuckart bei Hirudo beschriebene und auch bei Aulastoma vorhandene, über dem hinteren Saugnapf gelegene Zipfel reduzirt ist) sind die Urnieren vollkommen verschwunden. Die Rückbildung derselben findet in folgender Weise statt: Das Lumen der

download www.zobodat.at

Kanäle schwindet, und zwar zuerst dasjenige des Nebenkanals, später auch des Hauptkanals, sodass zuletzt eine solide, krümelige, ziemlich stark sich färbende, Detritus-artige Substanz vorhanden ist; dieselbe wird nun von allen Seiten her von embryonalen, aus den Rumpfkeimen herstammenden Zellen überwuchert und wahrscheinlich durch dieselben resorbirt. In Fig. 13 erkennt man, wie an der einen Seite der Nebenkanal geschwunden ist, während der Hauptkanal noch ganz sein früheres Aussehen beibehalten hat; in der anderen Hälfte ist das Gewebe schon ganz im Zerfall begriffen.

Leuckart schildert den Bau der Urnieren vom medizinischen Blutegel folgendermaassen: „Obwohl die betreffenden Bildungen auf den ersten Blick kreisförmig erscheinen, kann man durch nähere Untersuchung doch einen Ausgangspunkt und ein Ende unterscheiden. Beide liegen in der Mitte des Innenrandes dicht nebeneinander. Der Ausgangspunkt wird von einer kolbigen Erweiterung gebildet, die mittelst einer kleinen, mitunter aber sehr deutlichen Oeffnung nach aussen ausmündet.“ Diese Beschreibung ist leider durch keine Abbildungen illustrirt (an der Fig. 249 erkennt man nämlich von diesen feineren Verhältnissen nichts). Entweder sind die Verhältnisse bei Hirudo und Aulastoma sehr verschieden, oder die Beobachtungen Leuckart's würden vielleicht so zu deuten sein, dass er wegen Untersuchung mittelst zu schwacher Vergrösserung und wegen des Mangels der Schnittserien die von den Urnieren freigelassene Stelle der Haut in der Anschwellung für eine Oeffnung gehalten hat. Was er aber als Ausgangspunkt und Ende versteht, bleibt doch räthselhaft. Richtig hat Leuckart eingesehen, dass das Gefäss nicht einfach bleibt, sondern dass mehrere Kanäle nebeneinander verlaufen.

Die Urnieren der Blutegel wurden übrigens schon von Rathke[13]) (bei Nephelis) entdeckt, wo er sie jedoch als Anlagen für die Seitengefässe hielt, eine Ansicht, die von Robin (l. c. pag. 201) berichtigt wurde. Dieser letztgenannte Autor beschreibt nur ein Paar solcher Organe, während Bütschli (l. c. pag. 254) richtig zwei Paare angibt. Diese beiden Verfasser stimmen darin überein, dass sie die Nichtexistenz einer Oeffnung positiv angeben; dagegen

[13]) H. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862, pag. 50—51.

download www.zobodat.at

meinte Fürbringer,[14]) sich von dem Vorhandensein solcher überzeugt zu haben. Ich selbst konnte auch bei Nephelis Oeffnungen nicht mit Sicherheit nachweisen.

Das endliche Schicksal der Urnieren ist bis jetzt eigentlich nur richtig vermuthet, nicht aber wirklich verfolgt worden.

III. Die allgemeinste Ausbildung des Blutegels im Körper der Larve.

Es ist hier, wie schon der Titel ansagt, keineswegs die Absicht, eine spezielle Darlegung der Entwicklung der einzelnen Organe zu geben, sondern nur die ganz allgemeinen Vorgänge bei der Ausbildung des definitiven Körpers innerhalb der Larve festzustellen. Die Prozesse, die sich hierbei abspielen, stehen an mehreren Punkten in einem ziemlich schroffen Gegensatz zu den meisten früheren Darstellungen der Blutegelentwicklung. Zuerst müssen wir desshalb über die Angaben der verschiedenen Forscher, die hierüber gearbeitet haben, einen kurzen Ueberblick geben.

Die grundlegenden Arbeiten auf diesem Gebiete sind die schon mehrfach genannten Schriften von Rathke und Leuckart, die des ersteren über Nephelis, die des zweiten über Hirudo. Obgleich Rathke an dem unbedingt ungünstigeren Objekt gearbeitet hat, ist er doch in einigen Beziehungen tiefer eingedrungen, nicht nur als Leuckart, sondern als alle späteren Beobachter, ja man kann sogar sagen, dass jener grosse Forscher an mehreren Punkten soweit gekommen ist, wie es überhaupt an Oberflächenbildern ohne Kontrole von Schnitten möglich ist. So hat er erkannt, dass die Elemente der ursprünglichen äussersten Zellschicht (l. c. pag. 28) „sich zu dünnen Scheiben abplatten ., sogar ihre Zellennatur aufgeben und miteinander zu einem dünnen und durchsichtigen Häutchen verschmelzen, das den noch immer kugeligen Rumpf umgibt und nur noch zerstreute, mehr oder weniger weit auseinander gelegene Zellenkerne, selbst hier und da nur schwache Ueberreste von solchen erkennen lässt,“ und dass er auch ihr endliches Schicksal erkannt hat, geht mit Deutlichkeit aus folgenden wenig danach

[14]) M. Fürbringer, Ueber die Homologie der sogen. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1879, pag. 663—678.

download www.zobodat.at

sich findendem Satze hervor: „Ein anderes Verhalten zeigen in dem ersten Drittel der zweiten Periode manche von denjenigen Zellen der Embryonalsubstanz, welche sich an der Bauchseite des Rumpfes befinden, indem sie sich weder stark abplatten, noch auch miteinander verschmelzen und schliesslich ganz vergehen" u. s. w. Die Fehler in Rathke's Darstellung waren nur die, dass er nicht gesehen hat, dass die primitive Epidermis über die Kopf- und Rumpfkeime hinwegläuft, und dass er auch die zerstreuten Zellen innerhalb der primitiven Epidermis zum Aufbau der definitiven Haut beitragen lässt. — Auch den Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Muskulatur hat er vollkommen verstanden, wie er denn auch bestimmt angibt, dass die erstere zu Grunde gehe, während die andere sich hervorbilde; nur scheint er nicht eingesehen zu haben, dass erstere ausserhalb der definitiven Epidermis zu liegen kommt, also abgeworfen wird (l. c. pag. 38—40). — An anderen Punkten finden sich bekanntlich bei Rathke bedeutende Irrthümer, die schon von anderer Seite berichtigt worden sind: so deutete er das Entoderm in früheren Stadien als Nahrungsdotter und liess die bekannten drei grossen Furchungskugeln sich in den Kopftheil und in die Seitentheile des Rumpfes ausbilden.[15])

Die Klarheit, mit welcher Rathke theilweise den Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis und Muskulatur erkannt hatte, ist um so mehr bewunderungswürdig, als Leuckart, der die Larven von Hirudo, an denen alle die Vorgänge der Gewebsausbildung viel klarer als bei Nephelis hervortreten, an den genannten Punkten weit hinter seinem Vorgänger zurückblieb. Weder den Gegensatz der beiden Epidermisgebilde noch denjenigen der Muskulatur der Larve und des Blutegels hebt er hervor, und dass er geradezu angenommen haben muss, dass die definitive Epidermis aus dem primitiven Ectoderm hervorgehe, leuchtet daraus ein, dass er die Kopfkeime als Anlage des Gehirns allein beschreibt (l. c. pag. 705—706). — Von der Ausbildung des definitiven Schlundes in Relation zu dem provisorischen sagt er nur (l. c. pag. 709):

---

[15]) Bezüglich der Angaben Rathke's u. a. Forscher über die Entstehung des Gehirns bei Nephelis muss ich auf meine etwa gleichzeitig mit dieser Arbeit in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie erscheinenden Abhandlung über die Entwicklung dieser Gattung verweisen.

download www.zobodat.at

„Hinter dem Munde liegt wie früher der Pharynx, der nur insofern verändert ist, als er seine rundliche Form mit einer mehr birnförmigen vertauscht hat und statt des früheren Zellenbaues eine deutliche Muskulatur erkennen lässt“; an Flächenpräparaten allein die Entwicklung des Schlundes zu verfolgen, wäre wohl auch selbst dem genauesten Beobachter unmöglich.

Während somit die Gegensätze zwischen provisorischen und definitiven Geweben dem Scharfblick Rathke's nicht entgangen waren, und während Leuckart die grosse Verschiedenheit in der Lebensweise der Larve und des erwachsenen Thieres als Andeutung einer Metamorphose hervorhob, ist in dieser Hinsicht keiner der späteren Beobachter weiter gekommen, und die genannten Angaben versanken nach und nach in Vergessenheit. Es lag dies theils darin, dass man sich meistens nur mehr gelegentlich mit der Blutegelentwicklung beschäftigte und die bei Oligochaeten gemachten Befunde auch hier zu Grunde legte, theils lag der Grund auch in der Beeinflussung von unrichtigen Doktrinen der Keimblättertheorie in ihrer damaligen Form. Nur bei einem Beobachter der Gnathobdellidenentwicklung, bei Robin, kann keins dieser Momente gelten; bei ihm war es nur die flüchtige und unmethodische Arbeitsweise, die ihn verhinderte, richtig zu sehen.

In den kurzen Angaben, die Kowalevski[16]) über die Entwicklung von Nephelis machte, war eben so viel Unrichtiges als Wahres enthalten. Richtig erkannte er die Entwicklung des Entoderms, sowie den Uebergang der drei grossen Furchungskugeln in die drei Zellen hinter dem „Keimstreifen“; unrichtig bezeichnete er diese als dem mittleren Blatte angehörig und leitete von ihnen den „Keimstreifen“ her, unrichtig endlich schildert er die Entstehung des Nervensystems aus dem „oberen Blatt“. Die Kopfkeime scheint er nicht beobachtet zu haben.

Die umfangreiche Abhandlung von Robin (l. c.) hat für die hier in Betracht kommenden Fragen auch nicht den allergeringsten Werth. In anderer Hinsicht hat er einige Irrthümer seines grossen Vorgängers Rathke berichtigt, so namentlich bezüglich des Furch-

---

[16]) A. Kowalevski, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. impér. de St. Petersbourg. Tom. XVI, Nr. 12, 1871, pag. 1—3, 28—29.

download www.zobodat.at

ungsprozesses (wovon seine Darstellung doch nicht ganz genau ist, indem er u. a. die erste Bildung der Entodermzellen übersehen hat). Indessen scheint durch seine Darstellung der direkte Entwicklungsmodus recht festgeschlagen zu werden. Alle die Gegensätze, die Rathke richtig verstanden hatte, sind bei ihm vollkommen verwischt; so lässt er das primitive Ectoderm zur Epidermis des Blutegels werden (l. c. pag. 260), und aus den Muskelfasern der Larve soll die Muskulatur des erwachsenen Thieres entstehen (pag. 263 bis 265), auch soll die primäre Leibeshöhle zur definitiven werden (pag. 255). Neben diesen wenigstens theilweise von den meisten späteren Forschern getheilten Annahmen kommen aber bei Robin die sonderbarsten und unerklärlichsten Irrthümer vor, und selbst wenn man mit diesen Objekten genau vertraut ist, ist es kaum möglich, sich vorzustellen, wie der Verfasser selbst so etwas zu beobachten hat glauben können. Die Rumpfkeime sieht er als Anlagen der Bauchkette allein an (pag. 199), obgleich man sich beim ersten Anblick älterer Larven, die mit irgend einem der gewöhnlichsten Reagentien behandelt sind,[17]) davon überzeugen kann, dass die Bauchkette nur den mittleren kleinsten Theil der Rumpfkeime ausmacht, wie schon Rathke genau gesehen hatte. Die Kopfkeime kennt der Verfasser bei Nephelis nur von dem Stadium an, wo sie sich vereinigt haben; er betrachtete sie dann als Anlage für das Gehirn allein (pag. 209). Die Entwicklung des ganzen Darmtractus aus einer gemeinsamen, kleinzelligen Anlage (während das eiweisserfüllte Entoderm von Nephelis, sowie die drei grossen Blastomeren bei Clepsine nur eine „Leberschicht“ bilden sollen), ist auch vollkommen verkehrt.

In den kurzen Angaben, die Semper[18]) gelegentlich über die Entwicklung von Nephelis machte, war der wichtige Nachweis enthalten, dass nicht nur das Gehirn, sondern auch Muskeln und Bindegewebe des Kopfes aus den Kopfkeimen (seinen „Sinnesplatten“) hervorgehen, wie er auch durch Anwendung der Schnittmethode die Rathke'sche Angabe von der Entstehung der Bauchkette aus

---

[17]) Robin selbst hat Essigsäure und Salzsäure benutzt.

[18]) C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Tom. III. 1876, pag. 246—247, 368.

download www.zobodat.at

den mittleren Parthieen der Rumpfkeime sicher feststellte. Andererseits ist Semper in denselben Irrthum wie Kowalevski gefallen, indem er die drei grossen Furchungskugeln mit in die Rumpfkeime eingezogen hat (vergl. seine Schemata, Taf. XV, Figg. 21—22), wie er auch nicht den Gegensatz von provisorischen und definitiven Geweben präzisirte.

Auch die Mittheilungen von Bütschli (l. c.) sind kurz und fragmentarisch, und zeigt denn der Verfasser selbst an, dass seine Untersuchungen bei Weitem nicht zu Ende geführt sind. Es wird von diesem Forscher definitiv nachgewiesen, dass die oft erwähnten, drei grossen Zellen mit den Rumpfkeimen Nichts zu thun haben, und er liefert überhaupt eine gute Darstellung des Furchungsprozesses, speziell der ersten Bildung der Entodermzellen. Unrichtig ist es aber, wenn er der Nephelislarve eine Leibeshöhle abspricht, schon Rathke (l. c. pag. 48) und Semper hatten diese erkannt; ferner wenn er die Bildung des Gehirns von einer medianen Ectodermwucherung am Mundrande herleitet. Die Kopfkeime hat er zwar gesehen, er weiss aber über ihr Schicksal Nichts und vermuthet, dass sie ursprünglich mit den Rumpfkeimen zusammenhängen, wie er denn auch diese letzteren nur als Mesodermstreifen betrachtet.

Der letzte Autor, der Beobachtungen über die Entwicklung der Kieferegel veröffentlicht hat, ist, soviel ich weiss, Hatschek,[19]) der sich sehr kurz und sehr apodiktisch ausspricht. Er schliesst sich bezüglich der Bedeutung der Rumpfkeime, die er als „Mesodermstreifen“ in Anspruch nimmt, an Kowalevski und Bütschli an und findet die schon von Rathke (l. c. Taf. V, Fig. 7) beobachteten „Urzellen“ derselben wieder, ohne doch ihre Zahl genauer anzugeben. Das Gehirn leitet er von einer (medianen) „Scheitelplatte“ her, die indessen nichts Weiteres ist, als die Kopfkeime in dem (bei Nephelis, die sein Objekt war) späten Stadium, wo sie sich vereinigt haben. Sehr originell ist seine Ansicht, dass die drei grossen Zellen hinter den Rumpfkeimen von Nephelis der dem Schlunde der Jungen von Criodrilus und Lumbricus aufliegenden Gruppe von „Schluckzellen“ entsprechen sollen. Mit fast

---

[19]) B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, I. 1878, pag. 67—69, 85.

download www.zobodat.at

demselben Recht würde man behaupten können, das Vorderende der Blutegel entspreche dem Hinterende der Oligochaeten und umgekehrt.

Die allerletzten Beobachter der Blutegelentwicklung haben sich mit besonderer Vorliebe Clepsine als Untersuchungsobjekt erwählt; es handeln über diese Gattung die Arbeit von Whitman (l. c.) und zwei Abhandlungen von Hoffmann.[20]) Der erstgenannte dieser Verfasser hat eine sehr eingehende und in vielen Beziehungen sorgfältige Darstellung der Furchung und Keimblätterbildung geliefert. Er hat die zehn Zellen am Hinterende der Rumpfkeime gefunden, welche bei Clepsine durch ganz besondere Grösse ausgezeichnet sind; die acht derselben nennt er „Neuroblasten", die zwei dagegen „Mesoblasten", indem er annimmt, dass aus den ersteren nur Nervensystem, aus den anderen nur Mesoderm entstehe. Vergeblich sucht man in der genannten Arbeit ebenso wie in der Natur selbst irgend einen Beweis für diese Behauptung, die eben nur eine solche ist. Es ist bei Aulastoma vollkommen unmöglich, die Descendenten jeder einzelnen der erwähnten grösseren Zellen für sich zu verfolgen, und bei Clepsine wird die Sache noch viel schwieriger, indem die Rumpfkeime hier stark gekrümmt sind. Richtig ist es aber, wenn Whitman ganz im Allgemeinen die Bauchkette aus den Rumpfkeimen herleitet. Die Entstehung der Gewebe des Kopfes, speziell des Gehirns ist ihm ganz unbekannt geblieben. — Bezüglich der Entstehung des Mitteldarmepithels weicht seine Darstellung sehr ab von den durch Kowalevski und Bütschli bei Nephelis bekannt gewordenen Verhältnissen (die ich bestätigen kann): Das Entoderm soll bei Clepsine durch zahlreiche Kern- und Zelltheilungen aus den drei grossen Blastomeren entstehen.[21])

---

[20]) C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsinen. Niederländ. Archiv für Zoologie, Bd. IV, 1877, pag. 31. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Hirudineen. Haarlem 1880.

[21]) Dass wirklich bei Clepsine in späteren Stadien zahlreiche, peripherisch gelagerte Kerne in den grossen Blastomeren vorhanden sind, kann ich vollkommen bestätigen, und zeigen letztere eine auffallende Aehnlichkeit mit pathologisch entwickelten Eiern, z. B. von Echiniden, in denen auch viele Kerne ziemlich gleichzeitig auftreten. Indessen Whitman hat auch hier seine Hypothese, dass aus diesen Kernen die späteren Entodermkerne entstehen, nicht bewiesen, und eben weil die Beobachtungen anderer Forscher über Gnathobdelliden hiermit nicht im

download www.zobodat.at

Die Abhandlungen Hoffmann's endlich gehören, ob auch nicht zu den besten, so jedenfalls zu den originellsten Leistungen in der vergleichenden Embryologie. In dem ersten der citirten Aufsätze ist dieser Verfasser so weit gekommen, dass er — was keinem der früheren Beobachter von 1844 an gelungen war — den „Keimstreifen" vollkommen übersehen und statt dessen ein überall mehrschichtiges Blastoderm nachgewiesen hat, aus dem sich dann in sehr sonderbarer Weise die Organe hervorbilden sollten. Er erklärt ganz naiv, dass er es gar nicht verstehe, was Rathke als „Bauchplatten", Robin als „ectoderme ventral" hätten bezeichnen können. Offenbar hat es Hoffmann nicht für der Mühe werth gehalten, die Eier z. B. mit einer Loupe zu betrachten, dann hätte er doch sicherlich den „Keimstreifen" gesehen. Die Eier sind ihm runde, homogene Kugeln, von denen man in jeder beliebigen Richtung „Querschnitte" anfertigen kann, und werden denn auch Längsschnitte als Querschnitte abgebildet und beschrieben. — Später, als Hoffmann aus der

---

Einklang sind, wäre dies um so mehr zu verlangen. Dazu kommt, dass Whitman einige Zellen, die in sehr frühen Furchungsstadien auftreten, ganz übersehen hat; dieselben liegen in der Tiefe unterhalb der Ectodermzellen, zwischen diesen und den grossen Blastomeren, aus welchen sie höchst wahrscheinlich hervorgesprossen sind; sie entsprechen somit ihrer Lage nach vollkommen den ersten Entodermzellen von Nephelis. Ihr näheres Schicksal habe ich bis jetzt nicht verfolgt, hoffe aber später hierauf zurückzukommen. Höchst eigenthümlich ist die Lagerungsverschiedenheit der drei grossen Furchungskugeln bei Nephelis und bei Clepsine. Bei ersterer liegen sie in der primitiven Leibeshöhle und gehen hier zu Grunde; bei Clepsine dagegen gelangen sie (oder der unverbrauchte Rest derselben nach Whitman) in die Darmhöhle. Es ist dies eins der schlagendsten Beispiele dafür, wie die veränderten Lebensbedingungen ungeheuere morphologische Verschiedenheiten in der Entwicklung hervorzurufen vermögen. Die Sache erklärt sich folgendermaassen. Bei Nephelis und Aulastoma bildet sich das Darmepithel (durch Abschnürung von Zellen aus den grossen Furchungskugeln) sehr früh, und dadurch werden Darmhöhle und primitive Leibeshöhle sehr früh voneinander gesondert (eiweissschluckender Larventypus). Bei Clepsine dagegen, dessen Embryonen erst anfangen, Nahrung aufzunehmen, nachdem alle Organe und Gewebe fast ganz ausgebildet sind, findet sich in diesen frühen Stadien weder eine primitive Leibeshöhle noch Darmhöhle, oder mit anderen Worten, die von Nahrungsdotter ganz erfüllte Darmhöhle ist wegen der verspäteten Ausbildung ihres Epithels von der bis zum Schwunde reduzirten primitiven Leibeshöhle nicht gesondert. Die verschiedene Lagerung der grossen Zellen wird somit durch zeitliche Verschiebung in der Ausbildung des Darmepithels bedingt.

download www.zobodat.at

Whitman'schen Arbeit die Lehre geschöpft hatte, dass auch querschneidende Forscher den „Keimstreifen" sehen können, ist es ihm endlich gelungen, denselben zu entdecken, und in seinem zweiten Opus gibt er einige Bilder davon, die freilich in jeder Beziehung unter denjenigen von Grube (1844) stehen. Sonst ist er aber an keinem Punkte soweit als Whitman gekommen. Die Zahl der Scheitelzellen der Rumpfkeime hat er nicht feststellen können, auch hat er einige derselben offenbar für Nahrungsdotterzellen gehalten, indem er die Zahl letzterer viel höher als drei angibt. Das Auftreten zahlreicher Kerne in diesen hat er nicht sehen können, und das Entoderm lässt er aus regellos aus den Rumpfkeimen einwandernden Zellen hervorgehen. Und somit gelangt denn Hoffmann zu dem schönen Ergebniss, dass sich bei den Blutegeln keine Keimblätter unterscheiden lassen. Allerdings, wenn embryologische Untersuchungen überhaupt in solcher Weise getrieben würden, dann würde man wohl viel Mühe haben, auch z. B. beim Frosch die Keimblätter aufzufinden.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass Balfour in seiner zusammenfassenden Uebersicht[22]) über die Entwicklung der Blutegel die Rumpfkeime dieser als echte Mesodermstreifen wie die der Oligochaeten in Anspruch nimmt; demgemäss bezweifelt er die Richtigkeit der verschiedenen Angaben über die Entstehung der Bauchkette aus denselben. Der mediane Ursprung des Gehirns (Bütschli) wird auch von Balfour angenommen.

Fassen wir nun alle diese verschiedenen Angaben zusammen, dann stehen sich bezüglich der Bedeutung der Rumpfkeime wesentlich drei Ansichten gegenüber:

1. Es enthalten die genannten Bildungen die Anlagen für Nervensystem und Mesoderm des Rumpfes (Rathke, Leuckart, Semper, Whitman, Hoffmann);
2. Sie sind nur echte Mesodermstreifen (Kowalevski, Bütschli, Hatschek, Balfour);
3. Sie sind Anlagen für das Nervensystem allein (Robin).

Und bezüglich der Kopfkeime finden wir genau dieselben drei Anschauungen:

---

[22]) F. M. Balfour, A treatise of comparative embryology. Vol. I. 1880, pag. 286—293.

download www.zobodat.at

1. Sie sind die Anlagen für Gehirn und für mesodermale Gewebe (Semper);
2. Sie sind nur Mesodermgebilde (Bütschli);
3. Sie sind Anlagen des Gehirns allein (Leuckart, Robin, Hatschek).

Indem ich nun zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehe, bemerke ich gleich, dass die erste von den genannten drei Ansichten unbedingt dem Thatsächlichen am nächsten kommt; indessen sind wenigstens bei den Gnathobdelliden noch viele Verhältnisse dabei zu beachten.

Betrachten wir zuerst das Flächenbild von den Kopfkeimen, Fig. 16. Die Form dieser Gebilde ist von dem vorigen Stadium (Fig. 14) etwas verändert; doch sind noch immer die Seitentheile am mächtigsten entwickelt. Die Zellgruppe zeigt sich aber nicht mehr so einfach in ihrer Zusammensetzung; denn eine scharfe, leicht zu verfolgende Grenzlinie markirt zwei Abtheilungen, von denen die eine tiefer zu liegen scheint. Den besten Aufschluss über die Bedeutung dieser Sonderung erhält man durch Betrachtung von Serien vertikaler Längsschnitte; ein solcher ist in Fig. 18 dargestellt und ist fast median ausgefallen. Die primitive Epidermis setzt sich über die Kopfkeime fort, man sieht hier in jener einen ovalen, abgeplatteten Kern. Vor den Kopfkeimen zeigt sie eine (sehr unwesentliche) Verdickung ohne Wucherung; hinter ihnen setzt sie sich in das Schlundepithel fort. In den Kopfkeimen selbst kann man drei verschiedene Kategorieen von Zellen unterscheiden: Dicht innerhalb der primitiven Epidermis eine einfache Schicht kleiner, kubischer oder cylindrischer Zellen; innerhalb dieser theils (nach vorn) eine rundliche, ziemlich scharf umgrenzte Gruppe grösserer Zellen mit ziemlich grossen, runden Kernen, theils endlich eine Menge kleinerer Zellen, die den ganzen übrigen Theil der Kopfkeime ausmachen. Fig. 27 a stellt einen etwas mehr lateralen Vertikalschnitt durch die Kopfkeime einer wenig älteren Larve stärker vergrössert dar. Hier setzt sich die erwähnte rundliche (hier mehr ovale) Zellgruppe schärfer ab und zeigt zugleich eine bestimmte histologische Ausbildung, wodurch sie sich schon als Nervensystem kundgibt: an der Innenseite derselben ist die Punktsubstanz aufgetreten. Diese Zellgruppe ist somit die Anlage des oberen Schlundganglions, während die oberflächliche Schicht der Kopfkeime die Anlage der

download www.zobodat.at

definitiven Kopfepidermis, der ganze übrige Theil endlich die Anlage des Kopfmesoderms darstellen. Alle diese Theile gehen durch eine nachträgliche Sonderung und Differenzirung aus der einfachen, indifferenten Anlage der Kopfkeime hervor.

Jetzt ist auch leicht verständlich, was die im Oberflächenbild (Fig. 16) hervortretende, scharf abgegrenzte Zellgruppe ist: die Anlage des Gehirns. Somit warnt schon dieses Bild ganz ohne Herbeiziehen der Schnittmethode gegen die Leuckart'sche Deutung der Kopfkeime als Gehirn allein. Das Kopfmesoderm lässt sich dagegen in Flächenbildern nicht von der definitiven Kopfepidermis unterscheiden.

Vollkommen getrennt von den Kopfkeimen und noch nicht bis an den Mund heran reichend sind in diesem Stadium die Rumpfkeime, die in ihrer Ausbildung eine ganz auffallende Uebereinstimmung mit den Kopfkeimen zeigen (Fig. 18). Innerhalb der sehr abgeplatteten primitiven Epidermis und der halbmondförmigen Durchschnitte der Quermuskeln zeigt sich erst eine Schicht von Cylinderzellen, die Anlage der definitiven Rumpfepidermis, und innerhalb dieser theils die Anlage des Rumpfmesoderms, theils des Rumpfnervensystems (der Bauchkette); letztere tritt in der Fig. 18 als drei scharf umschriebene, im abgebildeten Schnitt keine Punktsubstanz enthaltende Zellhaufen im vorderen Theil der Rumpfkeime hervor. Alle die erwähnten Bildungen gehen durch nachträgliche Sonderung aus der einfachen, indifferenten Anlage der Rumpfkeime hervor.

Es sei hier, wesentlich Kowalevski gegenüber, ein Punkt ganz besonders hervorgehoben: Niemals findet sich im primitiven Ectoderm eine Wucherung, die als Spezialanlage für das Nervensystem angesehen werden könnte, weder im Kopf- noch im Rumpftheil. Die Schilderung Rathke's von der Entstehung des Bauchmarks aus dem mittleren Theil der „Bauchplatten" wird durch die Schnittserien vollkommen bestätigt. Wahrscheinlich hat Kowalevski das bei Nephelis sehr feine und schwierig zu beobachtende primitive Ectoderm übersehen und die Anlage der definitiven Epidermis für dasselbe gehalten. — Die nähere Schilderung der Entwicklung des Nervensystems gehört nicht

download www.zobodat.at

in den Rahmen dieser Arbeit, sondern in den die Organentwicklung behandelnden Theil.

Das Schicksal der Schichten der provisorischen Leibeswand (Ectoderm und Muskulatur) ist leicht zu verfolgen. Betrachtet man die Querschnitte Figg. 24 a, b, c und vergleicht sie mit den schon früher beschriebenen Figg. 23 a, b, so ist es auffallend, dass das primitive Ectoderm viel dünner geworden ist; es hat keine erhebliche Stoffzunahme desselben stattgefunden, und bei dem starken Wachsthum des Larvenkörpers ist es gedehnt und verdünnt worden; nur im Bereich der Kerne erscheinen die Zellenkörper noch ein bischen dicker. Innerhalb dieser Schicht sieht man hier und da die Quermuskeln, in den Querschnitten (Fig. 24 a, b, c) als stark brechende, oft wellig gebogene Streifen, in den Längsschnitten als halbmondförmige Körperchen, die ein sehr eigenthümliches Bild hervorbringen (Fig. 25). Hier und da findet man natürlich auch Zellen, die eher als primitive Ganglienzellen in Anspruch zu nehmen sind. Innerhalb dieser primitiven Leibeswand hat sich, wie leicht ersichtlich, die äusserste Schicht der Keime epithelartig ausgebildet und setzt sich ziemlich scharf vom definitiven Mesoderm ab. — An Schnitten von noch älteren Larven (der Querschnitt Fig. 26 stammt von einer Larve von 4 mm Länge her) findet man nur hier und da Reste der primitiven Leibeswand, die als isolirte, wie es scheint, zerrissene Zellen der definitiven Epidermis aufliegen; die neue Epidermis ist somit im Bereich der Keime in Funktion getreten, sie bildet hier die äusserste Schicht des Blutegelkörpers, während das primitive Ectoderm mit den unterliegenden Muskeln noch überall ausserhalb der Keimzonen vorhanden ist und erst mit dem weiteren Ausbreiten dieser nach und nach verdrängt wird. Um zusammenzufassen: Das primitive Ectoderm und die ursprüngliche Muskulatur sowie die Ganglienzellen der Larve gehen ausserhalb des definitiven Blutegelkörpers zu Grunde.

In dem Stadium, wo Gehirn und Bauchmark sich kürzlich gesondert haben (Fig. 18), ist der Schlund noch ganz von demselben Bau wie früher; die Höhle seiner Wandung ist gross und deutlich und die beiden Arten von Muskelfasern sind noch wohl ausgebildet, wie denn auch immerfort lebhafte Schluckbewegungen stattfinden. In den folgenden Stadien wird dies jedoch anders; die wesentlichsten Veränderungen, die sich während der nächsten Periode abspielen,

download www.zobodat.at

sind eben am Schlund und an dessen Umgebung wahrzunehmen. Zunächst wachsen Kopf- und Rumpfkeime zu den Seiten des Mundes einander entgegen und vereinigen sich schliesslich hier miteinander, bei welcher Gelegenheit auch der Schlundring durch die Vereinigung der anfangs getrennten Anlagen des Nervensystems hergestellt wird. Die vereinigten Keime wuchern nun weiter und wachsen (innerhalb des primitiven Ectoderms, insofern dies noch vorhanden ist) gegen den Mund hin; sind sie an den Mundrand angelangt, so drängen sie die hier liegenden Ectodermzellen in den Anfang des Schlundlumens hinein, und indem sie selbst nachwachsen, wird in dieser Weise der Mund schliesslich vollkommen zugeschlossen. Die Mundöffnung ist somit die letzte Stelle, wo Kopf- und Rumpfkeime in Verbindung treten, aber auch hier verwachsen sie.

Betrachten wir nun, um dies zu erläutern, wieder einige Schnitte aus einer vertikalen Längsschnittserie durch eine solche Larve, an der schon die erwähnte Vereinigung stattgefunden hat. Fig. 19a ist der Medianschnitt, 19b der erste, 19c der dritte Lateralschnitt. Das primitive Ectoderm ist fast überall in den Keimzonen abgeworfen; nur in der Gegend der Mundöffnung sieht man noch einige Reste desselben, so besonders über dem Mund eine schwach gefärbte Protoplasmamasse mit mehreren Kernen; unter dieser sind schon Kopf- und Rumpfkeimepidermis lateral vereinigt; nur in den zwei Schnitten, die der Medianebene am nächsten gefallen sind (der eine ist nicht abgebildet), sind sie durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Wo vorn die Kopfkeime aufhören, sieht man das primitive Ectoderm dorsalwärts aufsteigen.

Im Schnitt Fig. 19b erkennt man zugleich, dass der Bau des Schlundkopfes ganz anders als in früheren Stadien geworden ist, und näher bestimmt, dass er in Rückbildung begriffen ist. Von der Schlundwandhöhle sind nur kümmerliche Reste vorhanden; die Wandung ist kollabirt, und in Verbindung hiermit kann man die beiden äusseren Schichten nicht deutlich unterscheiden. Nur zwei Schichten scheinen sich im Schlundkopf gegeneinander schärfer abzugrenzen: Die innere dieser ist wohl = Epithel + Ringmuskeln (die sich nicht scharf von der Grundmasse abheben); die äussere ist = dem früher in der Schlundwandhöhle liegenden Theil der Radiärmuskelzellen + den uhrglasförmigen Zellen, die die Aussenwand

download www.zobodat.at

bildeten. In dem Lumen des Schlundkopfes finden sich noch Reste von verschlucktem Eiweiss.

Es ist klar, dass, wenn der Mund geschlossen und die Muskulatur des Schlundkopfes rückgebildet ist, keine weitere Aufnahme von Eiweiss stattfinden kann, wie denn auch keine Schluckbewegungen in diesen späteren Stadien wahrgenommen werden (wogegen fast ununterbrochen wellenförmige Bewegungen der ganzen Leibeswand stattfinden). Und in der That, eine Mundöffnung und Fähigkeit der Eiweissaufnahme wäre in diesen Stadien ein reiner Luxus; denn es gibt so gut wie kein Eiweiss mehr zu fressen; fast alles ist von den zahlreichen, in demselben Cocon lebenden Larven schon verschluckt, wenn sie eine Länge von 4—5 mm erreicht haben; sie liegen dann dicht aneinander und füllen den ganzen Cocon aus. Während der ganzen letzten Entwicklungsperiode im Cocon findet somit keine Nahrungsaufnahme und keine Grössenzunahme statt; nur das schon aufgenommene Eiweiss wird verdaut, und die Larven ändern ihre Form sehr stark, indem sie sich vor allem strecken und abplatten.

Der nächste bedeutungsvolle Vorgang, der in der Mundregion stattfindet, ist eine Einstülpung der vereinigten Kopf- und Rumpfkeime genau an der Stelle der ursprünglichen Mundöffnung (Fig. 20). Diese Einstülpung ist die Anlage des definitiven Mundes und Schlundes. Es ist nur die äusserste Schicht, die definitive Epidermis, die die Einstülpung bildet; sie bietet sich jetzt als ein sehr schönes Cylinderepithel dar. Im Schnitt (Fig. 20) sieht man die Höhle des alten Schlundes hinter dem sich bildenden neuen, noch etwas Eiweiss enthaltend; beide Lumina sind nicht in continuo, sondern durch das neue Schlundepithel getrennt. Die grösseren Zellen des primitiven Ectoderms, die schon in den Schnitten Figg. 19 a, b, c abgebildet waren und durch das Verwachsen der Kopf- und Rumpfkeime über den Mund hingeschoben wurden, sind jetzt in die neue Einstülpung mit hineingezogen worden — ein Beweis dafür, dass die Einstülpung sowohl von Elementen der Kopfkeime wie der Rumpfkeime gebildet ist. Es lässt sich als wahrscheinlich hinstellen, dass die künftige Dorsalseite des Schlundepithels wesentlich aus den Kopfkeimen, die Ventralseite aus den Rumpfkeimen entsteht, und dass die Elemente dieser Gebilde sich an den Seitenwandungen des Schlundes begegnen. — Der alte Schlundkopf

download www.zobodat.at

hat seine Struktur nicht wesentlich von dem vorigen Stadium geändert; nur sind die letzten Spuren der Schlundwandhöhle verschwunden; ausserdem bemerkt man, dass an verschiedenen Stellen Elemente des definitiven Mesoderms aus den Kopf- und Rumpfkeimen in das Gewebe des alten Schlundkopfes einwuchern.

An weiteren Stadien lässt sich nun erkennen, wie die neue Schlundeinstülpung immer tiefer wird, indem sie den alten Schlundkopf weiter nach hinten drängt und derart in ihn hineinwächst, dass er schliesslich zu den Seiten und dorsalwärts vor dem hinteren Theil der neuen Einstülpung zu liegen kommt (Fig. 21); zu gleicher Zeit erhält diese letztere ihre charakteristische durch drei, in ihr Lumen vorspringende Leisten, bestimmte Form. Unter dem Epithel folgt nun auch das (definitive) Mesoderm am Mundrande mit, wächst nach innen, um die künftige Schlundmuskulatur zu bilden. Während dieser Prozesse endlich bildet sich der alte Schlundkopf ganz zurück: sein Lumen schwindet vollkommen; alle seine Zellen verschmelzen in eine schaumig-faserige Masse mit Kernen (die stark gefärbte Kernkörperchen enthalten), und überall findet in das Gewebe Einwucherung von embryonalen (mesodermalen) Elementen statt. Somit wird nach und nach das ganze Gebilde resorbirt, und bei älteren Larven, wo der hintere Saugnapf sich schon abgesetzt hat, ist keine Spur desselben nachzuweisen.

Wie das primitive Ectoderm ist also auch der ursprüngliche Schlund eine provisorische, vergängliche Bildung, von der sich beim ausgewachsenen Blutegel keine Spur findet. Statt dessen bildet sich durch Vereinigung der Kopf- und Rumpfkeime und darauf folgende Einstülpung an der Stelle des ursprünglichen Mundes der definitive Blutegelschlund.

Während so am vorderen Theil des Darmkanals bedeutende Umwandlungen stattfinden, und die alten Bildungen hier durch neue verdrängt und ersetzt werden, geht der entodermale Mitteldarm seinen einfachen Entwicklungsgang ruhig weiter. Während des ganzen Larvenlebens bis zum Ausschlüpfen des jungen Blutegels aus dem Cocon ändert sich das Entoderm allein quantitativ, nicht qualitativ: Seine Kerne vermehren sich sehr stark, ohne dass sich das Protoplasma um dieselben herum in Zellen sondert. Bei jungen Aulastomen, die im Cocon die Körperform der Eltern voll-

download www.zobodat.at

ständig erlangt haben, ist das Entoderm noch nicht als eigentliches Epithel ausgebildet, sondern bildet noch ein grosses zusammenhängendes Plasmanetz mit zahlreichen, eingelagerten Eiweisskugeln und Kernen (Fig. 29). Die endliche Umbildung dieses Entoderms in das Epithel des Mitteldarms habe ich nicht bei Aulastoma, sondern nur bei Nephelis (die in dieser Beziehung mit jener doch wohl ganz genau übereinstimmt) eingehender untersucht. Es sondert sich hier im Laufe einiger Tage nach dem Auskriechen aus dem Cocon das Protoplasma um die Kerne herum in Zellen, die sich gegenseitig abgrenzen, sodass ein wirkliches Epithel entsteht; ein Theil des Eiweisses (auch mit einigen Kernen) wird dabei durch den Enddarm ausgestossen.

Schliesslich sei nur mit wenigen Worten die Entstehung des Enddarms erwähnt, weil derselbe fast immer in Beziehung zum primitiven Ectoderm gebracht wird. Bei den Gnathobdelliden entsteht der Enddarm nicht durch Einstülpung der provisorischen Epidermis; im Gegentheil legt er sich als eine solide Wucherung aus den Rumpfkeimen an, die sich später von vorn nach hinten aushöhlt.

Somit können wir denn als allgemeinstes Ergebniss folgende Thatsache hinstellen: Von dem ganzen spezifisch fungirenden Larvenkörper bleibt nur das Entoderm erhalten; alles übrige geht zu Grunde, wird abgeworfen oder resorbirt. Der Körper des Blutegels bildet sich mit Ausnahme des Mitteldarmepithels aus den Kopf- und Rumpfkeimen, die um den Mund herum verwachsen.

IV. Vergleichende Bemerkungen.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde eine Darstellung der allgemeinen Vorgänge beim Aufbau des Blutegelkörpers in der Larve gegeben. Ich beschränkte mich dabei darauf, die Beobachtungen als reine Thatsachen hinzustellen, ohne es zu versuchen, dieselben in Zusammenhang mit entsprechenden Verhältnissen bei anderen, näher oder ferner verwandten Formen zu bringen. Die gewonnenen Ergebnisse sind nun an mehreren ziemlich wesentlichen Punkten mit dem, was gewöhnlich für andere Gliederwürmer vor-

download www.zobodat.at

getragen wird, nicht im Einklang; es ist daher natürlich zu untersuchen, inwiefern die Beobachtungen über die Blutegel sich doch vielleicht mit den Verhältnissen bei anderen Gliederwürmern versöhnen liessen. Die Punkte, die besonders erwähnt zu werden verdienen, sind folgende: 1. die Urnieren, 2. die Keimblätter, sowie die primitive und definitive Leibeshöhle, 3. die Kopf- und Rumpfkeime.

1. Die Beziehungen der Urnieren der Blutegel zu denjenigen anderer Gliederwürmer.

In seinem „Treatise of comparative embryology", Vol. II, pag. 567 schreibt Balfour: „The provisional excretory organs of the Leeches cannot be identified with the anterior provisional organs of Polygordius and Echiurus." Trotz dieser so bestimmten Aussprache stellt sich indessen bei näherer Untersuchung heraus, dass wenigstens ebenso viel Gründe für wie gegen die Identität der betreffenden Bildungen sprechen.

Es wurde nachgewiesen, dass die erwähnten Organe von Aulastoma als Zellreihen entstehen, die aus den äusseren Theilen der Rumpfkeime hervorsprossen, unter eigenthümlichen Formveränderungen sich von diesen ablösen und im ausgebildeten Zustande ringförmige, von mehreren Kanälen durchsetzte Organe darstellen, ohne jedoch eine äussere noch innere Mündung zu besitzen; schliesslich werden sie dann resorbirt. Wollen wir nun hiermit die Urnieren von typischen Annelidenlarven (Polygordius u. a.) vergleichen, so ist zwar ihr erstes Entstehen noch nicht hinlänglich untersucht worden; indessen liegen sie in ihrem primitiven, noch unverästelten Zustand den sogenannten Mesodermstreifen an und schliessen sich ihnen mit ihrem Hinterende genau an. Derartige Bilder wie die Figg. 57—58 von Hatschek (l. c.), sowie auch einige der Figuren in der Abhandlung R. v. Drasche's[23]) geben der Vermuthung, dass die Urnieren aus den erwähnten Streifen entstanden seien, eine Stütze. Auch bei Gastropoden (Planorbis) sollen sich diese

[23]) R. v. Drasche, Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. I. Entwicklung von Potamoceros triqueter. Wien 1884. — Diese Schrift ist mir hier leider nicht zugänglich, sodass ich die Nummern der betreffenden Figuren nicht genauer angeben kann.

download www.zobodat.at

Organe nach Rabl[24]) aus dem vorderen Abschnitt der Mesodermstreifen entwickeln.

Was den Bau der Urnieren bei den Larven vom Lovén'schen Typus betrifft, so sind sie ebenso wie bei den Blutegeln Röhren, die aber sehr regelmässig verästelt sind und eine äussere sowie mehrere innere Oeffnungen (Wimpertrichter) besitzen. Die Existenz letzterer kann den Vergleich keineswegs beeinträchtigen; bekanntlich haben die Segmentalorgane von Nephelis und Clepsine innere Wimpertrichter, während diese bei Hirudo und Aulastoma fehlen, und es fällt doch Niemandem ein, an der Homologie dieser Gebilde zu zweifeln; ebenso variirt dieses Verhältniss bei den Segmentalorganen der Plagiostomen. Und was die äussere Oeffnung betrifft, so ist es schon schwieriger, sich das Wegfallen dieser vorzustellen; indessen sollen auch die Urnieren von Planorbis nach Rabl (l. c.), der sie auch an Schnitten studirte, keine äussere Mündung besitzen, und diese hat man doch ohne Bedenken den Urnieren von Polygordius (wie mir scheint, nicht ohne Berechtigung) gleichgestellt. Auch kann darauf hingewiesen werden, dass die Urnieren von Aulastoma nur an einem bestimmten Punkt an die Haut geheftet sind; möglicherweise stellt dieser Anheftungspunkt eine Reminiscenz einer Oeffnung dar.[25]) — Der histologische Bau ist prinzipiell derselbe wie bei Polygordius und Gastropoden, indem die Urnieren auch bei den Blutegeln aus durchbohrten, ganz oder halb ringförmigen Zellen gebildet (ohne Sonderung im Epithel und sonstige Gewebsschichten). Hierauf kann indessen nur wenig positives Gewicht gelegt werden.

Ein scheinbarer Gegensatz könnte darin gefunden werden, dass die Urnieren bei den, dem eigentlichen Lovén'schen Typus angehörigen, Larven an der Grenze von Kopf- und Rumpftheil gefunden werden, mit ihren Wimpertrichtern in die Höhle des Kopfschirmes hineinragend, während sie bei den Blutegeln vollständig im Bereich des Rumpfes liegen. Das hat indessen gar nichts zu bedeuten; denn

[24]) C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V, 1879, pag. 597—599.

[25]) Interessant erscheint die Existenz eines nach hinten laufenden Sammelganges an jeder Urniere bei Nephelis, wie von mir nachgewiesen, aber noch nicht veröffentlicht. Wie schon erwähnt, war es mir auch nicht möglich, bei dieser Gattung Oeffnungen nachzuweisen.

download www.zobodat.at

alle Theile sind bei den Blutegellarven so verschoben, dass von einer derartigen Identifizirung der Körperregionen keine Rede sein kann. — Auch die Abweichung bezüglich der Zahl dieser Organe hat nicht viel zu bedeuten. Aulastoma besitzt deren vier Paare, Hirudo drei, Nephelis zwei, sodass innerhalb der Blutegel selbst bedeutende Verschiedenheiten sich darbieten. Mehr Gewicht könnte auf die Darstellung gelegt werden, die Hatschek von der Entwicklung der definitiven Segmentalorgane bei Polygordius in Relation zu den Urnieren gegeben hat, weil dieselbe von den Verhältnissen, die wir bei den Blutegeln treffen, nicht unerheblich abweicht. Die Segmentalorgane von Polygordius sollen sich durch Abgliederung aus zwei aus den Urnieren hervorsprossenden „Segmentalgängen" bilden und später äussere und innere Mündungen erhalten; bei den Blutegeln dagegen trennen sich die Urnieren von den Rumpfkeimen schon in einem sehr frühen Stadium, wo von Differenzirung der Segmentalorgane in den letzteren noch keine Rede ist. Sind die Beobachtungen Hatschek's richtig, dann entsteht schon eine erhebliche Schwierigkeit für die versuchte Zurückführung der Urnieren; indessen harren diese Angaben noch der Bestätigung,[26]) wie denn auch die Darstellung desselben Autors von der Entwicklung der Segmentalorgane von Criodrilus (aus zwei den „Segmentalgängen" entsprechenden soliden Längssträngen) durch Kleinenberg's Beobachtungen[27]) durchaus nicht bestätigt wurden.

Wie dem nun auch sei, so scheint so viel festgestellt zu sein: Die Urnieren der Meeresanneliden, der Blutegel und der Mollusken

---

[26]) Mit Recht hat auch Balfour (l. c. II, pag. 565—566) eine Bestätigung dieser Beobachtungen verlangt, bevor er das rechte Vertrauen in sie setzen kann. Ich hatte im vorigen Jahre in Villefranche-sur-mer Gelegenheit, einige Polygordiuslarven zu untersuchen; indessen reichte das Material, das sich nur während weniger Tage darbot, nicht hin, um die Entwicklung des Excretionsapparates genauer zu verfolgen. Desshalb sei nur wenig Gewicht darauf gelegt, dass ich die „Segmentalgänge" nicht beobachten konnte (während sowohl die Urniere wie die definitiven Segmentalorgane sehr deutlich sichtbar waren). Soviel sei aber gesagt, dass die betreffenden Bilder von Hatschek (besonders die Figg. 73—75) in ungebührender Weise schematisirt sind, und dass es bei der Darstellung so wichtiger Verhältnisse mehr auf Naturtreue als auf durch Schematismus erreichte Klarheit ankommt.

[27]) Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878, pag. 51.

download www.zobodat.at

sind röhrenförmige Organe, die in der primitiven Leibeshöhle gelegen sind, durch Sprossung aus den Rumpfkeimen (resp. Mesodermstreifen) entstehen und bei der Umbildung der Larve (resp. des Embryo) ins vollkommene Thier zu Grunde gehen. Diese Uebereinstimmung im Entstehen, Bau, Lage und Schicksal lassen eine Identifizirung nicht ohne Weiteres abweisen.

2. Die Keimblätter, die primitive und definitive Leibeshöhle.

Seit dem Erscheinen von Haeckel's Gastraea-Theorie gibt es keine Frage, die von den Zoologen so eifrig in Angriff genommen wurde, wie die Lehre von den Keimblättern, ihrer Entstehung aus dem Ei und ihrer Umbildung in die definitiven Organe. Besonders in der Keimesgeschichte der wirbellosen Thiere hat sich in den verflossenen Jahren eine ungeheure Literatur angehäuft, durch welche theils neue Thatsachen gefördert wurden, theils Ansichten sich gründeten, die es versuchen sollten, die scheinbar auseinander gehenden Resultate der modernen Beobachtungen zu versöhnen.

Die ursprüngliche Lehre von Haeckel u. A. war die: Es gebe zwei primäre Blätter (Ectoderm und Entoderm); zwischen diesen bilde sich ein drittes, sekundäres Keimblatt (Mesoderm), und diese drei Blätter wären dann bei den verschiedenen Thiergruppen dazu bestimmt, genau dieselben Gewebe und Organe zu produziren. Diese mit grosser Konsequenz und Energie von ihrem Urheber verfochtene Ansicht entsprach bei Weitem nicht den thatsächlichen Verhältnissen, und von vielen Seiten wurde desshalb ernstlich gegen dieselbe protestirt. Besonders gegen den letzteren Satz, dass die Produkte der Keimblätter überall dieselben seien, richteten Semper u. A. ihre Angriffe; indem der genannte Forscher zwar die zweiblättrige Urform anerkennt, stellt er die Ansicht auf, die Keimblätter der niederen Thiere seien „etwas Flüssiges, Variables", aus denen sich bei verschiedenen Thieren Verschiedenes ausbilden könne, und dass dieselben erst bei den höheren Thieren eine schärfere Fassung erhalten haben (l. c. pag. 243—244). Zu wesentlich demselben Ergebniss führte auch die Reihe von schönen und ausgedehnten histologischen und morphologischen Untersuchungen, besonders über Coelenteraten, die von den Brüdern Hertwig in ihren „Studien zur Blättertheorie" veröffentlicht wurden. Man braucht nur daran

download www.zobodat.at

zu erinnern, dass die Aktinien ein ectodermales und entodermales, die Medusen nur ein ectodermales und die Rippenquallen ein ecto- und mesodermales Nervensystem besitzen.

Indem nun die Brüder Hertwig die bei Untersuchung der Coelenteraten gewonnenen Ergebnisse weiter verfolgen und an dem mittleren Keimblatt der Bilaterien anzuwenden versuchen, gelangen sie zu einer eigenthümlichen Auffassung, der sogen. „Coelomtheorie." Nach dieser soll man unter dem sogen. Mesoderm der Bilaterien zwei gänzlich verschiedene Bildungen vermischt haben, die als Mesoblast und Mesenchym unterschieden werden. Ersteres soll aus seitlichen Urdarmdivertikeln entstehen; letzteres dagegen soll kein eigentliches Keimblatt sein, sondern durch Einwandern von Zellen der primären Blätter in die Furchungshöhle oder die embryonale Gallerte gebildet werden. Nach dem Nichtvorkommen resp. Vorkommen des Mesoblasts zerfallen dann die Bilaterien in die (eigentlich nur zweiblättrigen) Pseudocoelier (Mollusken, Bryozoen, Rotatorien, Plathelminthen) und die (vierblättrigen) Enterocoelier (Chaetognathen, Brachiopoden, Echinodermen, Enteropneusten, Nematoden und alle echt gegliederten Thiere), indem eine ganz verschiedenartige Beschaffenheit aller mesodermalen Gewebe und Organe auch bei den ausgebildeten Thieren durch das genannte Vorkommen bedingt werden soll (epithelialer und mesenchymatöser Gewebstypus). Besonders soll die Leibeshöhle ganz verschiedenartig sein; bei der ersten Gruppe soll sie durch Spaltungen im Mesenchym entstehen, und ein Epithel soll ihr abgehen (Schizocoel); bei den anderen entsteht sie typisch aus den Urdarmdivertikeln und besitzt in Folge der Entstehung immer ein Peritonealepithel (Enterocoel). Es fehlt indessen nicht an Mesenchym bei vielen Enterocoeliern, z. B. bei Anneliden- und Echinodermenlarven, wie auch viele Gewebe und Organe der erwachsenen Thiere der genannten Hauptgruppe aus Mesenchym aufgebaut sein soll (die Bindegewebsgruppe, Blut, Gefässsystem, mesenchymatöse Muskulatur).

Es ist hier nicht der Ort, alle die Schwächen dieser Theorie hervorzuheben[28]); theils ist dies schon von anderer Seite geschehen

[28]) Es braucht nur an die Mollusken erinnert zu werden. Sie sollen Pseudocoelier sein, und doch hat bekanntlich ihre Pericardialhöhle ein Epithel, wie dieselbe denn auch schon früher als Leibeshöhle in Anspruch genommen wurde

download www.zobodat.at

(z. B. von Balfour), und theils liegt sie ganz ausserhalb des Rahmens meiner Aufgabe. Es soll hier nur untersucht werden, wie sich die Entwicklung der Blutegel und der Anneliden überhaupt zu der genannten Auffassung stellt.

Indem die Brüder Hertwig die Anneliden der Gruppe der Enterocoelier einreihen, gehen sie hauptsächlich vom Bau der erwachsenen Thiere aus, und die Leibeshöhle der Borstenwürmer sowie die dieser entsprechenden kontractilen Sinusse der Blutegel sind auch ganz richtig von Epithel ausgekleidet. Um nun auch in der Entwicklungsgeschichte eine Uebereinstimmung mit typischen Enterocoeliern zu erlangen, müssen konsequenterweise die Rumpfkeime (resp. Mesodermstreifen) der Anneliden mit den Urdarmdivertikeln jener identifizirt werden, welchen Weg denn auch die Brüder Hertwig eingeschlagen haben. Und wirklich, so lange es allgemein vorgetragen wurde, dass nur mesodermale Organe aus den Rumpfkeimen entstehen, und dass die Kopfkeime nur die Anlagen des Gehirns seien, so lange man ferner die Entwicklung der Nemertinen nicht mit derjenigen typischer Anneliden in Einklang brachte, so lange liess sich auch der genannte Vergleich, obgleich durch die embryologischen Thatsachen nur sehr schwach gestützt und in vielfacher Hinsicht bedenklich, doch wenigstens als denkbar und durchführbar darstellen. Es ist ja vollkommen sicher, dass bei den Blutegeln entwicklungsgeschichtlich zwei ganz verschiedene Leibeshöhlen vorkommen, eine provisorische und eine definitive, die miteinander absolut nichts zu thun haben. Erstere würde nach der Hertwig'schen Theorie eine Art Schizocoel oder Blastocoel darstellen, das im Laufe der Entwicklung durch ein Enterocoel verdrängt wurde.

Es wurde indessen oben für Aulastoma — und genau dasselbe gilt für Nephelis — der Nachweis geliefert, dass einerseits sowohl ectodermale wie mesodermale Bildungen aus den Rumpfkeimen entstehen, und dass andererseits aus den Kopfkeimen nicht nur das Gehirn, sondern auch alle mesodermalen Theile und Epidermis des Kopfes hervorgehen. Es wird in dem folgenden Abschnitt

---

(hauptsächlich wegen der Einmündung der inneren Nierenöffnung in dieselbe). Grobben, der neuerdings (bei den Cephalopoden) die Sache sorgfältig prüfte, kam auch zum nämlichen Ergebniss. (Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, Bd. V, Heft 2).

download www.zobodat.at

versucht werden, diesen typischen Vorgang in seinen verschiedenen Modifikationen auch bei den übrigen Gliederwürmern nach den vorliegenden Angaben nachzuweisen. Trifft nun diese Verallgemeinerung nicht zu, mit anderen Worten: sind wirklich so wesentliche, ich möchte sagen fundamentale Verschiedenheiten in der Anordnung der embryonalen Schichten bei so nah verwandten Typen wie z. B. Oligochaeten und Hirudineen vorhanden, dass sich diese bezüglich der Blätterbildung nicht aufeinander zurückführen lassen, dann kann man ganz ruhig die „Coelomtheorie" und alle ähnlichen Erklärungsversuche vorläufig ad acta legen und empirisch und exakt weiter arbeiten, bis wenigstens die Grundlage für den embryologischen Vergleich näher verwandter Typen gewonnen ist.

Trifft aber die genannte Verallgemeinerung zu, dann ist die „Coelomtheorie" ein für allemal gefallen. Denn bei den Enterocoeliern sollen nach ihr Entoderm + Mesoderm von Anfang an gewissermaassen ein Keimblatt im Gegensatz zum Ectoderm bilden, und in den typischen Fällen (Chaetognathen, Brachiopoden u. s. w.) ist dies ja auch bestimmt nachgewiesen. Bei den Anneliden aber ist soviel als gesichert anzusehen, dass eben Ectoderm und Mesoderm ein Keimblatt im Gegensatz zum Entoderm ausmachen, was besonders bei eiweissschluckenden Larven sehr deutlich hervortritt, und dass dies nicht nur bei den Blutegeln der Fall ist, zeigen Kleinenberg's und Salensky's Beobachtungen über verschiedene Polychaeten und Oligochaeten (vergl. weiter unten), nach welchen die Mesodermstreifen nicht nur von den „Urmesodermzellen", sondern auch durch Ectodermwucherung produzirt werden. Am allerdeutlichsten tritt dies bei den Nemertinenlarven hervor. Hier bilden Ecto- und Mesoderm eine gemeinsame aus den sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimen entstehende Anlage im Gegensatz zum Entoderm, und die provisorische Epidermis wird abgeworfen, ganz wie bei den Blutegeln.

So hätten wir denn ausser den zwei Hertwig'schen Typen der Mesodermbildung noch einen dritten solchen: denjenigen der Gliederwürmer. Er wäre dadurch charakterisirt, dass Ecto- und Mesoderm eine gemeinsame Anlage bilde, die vom Entoderm scharf getrennt wäre; das Ectoderm wäre dabei nur in bestimmten Regionen, die als Keimzonen bezeichnet werden können, zur Produktion des Mesoderms befähigt. Am reinsten wäre der Typus bei den Nemer-

download www.zobodat.at

tinen erhalten; bei den eigentlichen Anneliden wäre er u. a. gewöhnlich dadurch modifizirt, dass einige durch Grösse ausgezeichnete Zellen frühzeitig in die Tiefe wandern und wenigstens einen sehr wesentlichen Antheil an der Produktion der Rumpfkeime nehmen.

Das sind die Thatsachen. Es widerstrebt mir und scheint mir zwecklos zur Zeit, dieselben zum Aufbau irgend eines Systems oder einer Theorie verwerthen zu wollen. Die Brüder Hertwig haben eben, um ihre „Coelomtheorie" durchzuführen, viele Thatsachen in den Rahmen derselben hineingezwängt, weil sie sich nicht natürlich einfügen liessen, und bei jedem anderen Systematirungsversuch würde es heutzutage ganz ebenso gehen, eben weil das ganze Problem der Mesodermbildung noch sehr im Argen liegt. Das wesentliche Verdienst der Hertwig'schen Arbeit liegt darin, dass sie mit Bestimmtheit behauptet haben, dass man ohne genügende Begründung sehr heterogene Dinge unter dem Begriff „Mesoderm" vermischt hatte. Aber das Positive der Arbeit, das System, hat in keiner Weise fördernd gewirkt, und wie wäre es denn auch möglich auf einem Gebiete, wo noch selbst das rein Thatsächliche so wenig erschöpft ist, schon jetzt die richtige Theorie geben zu können? Man lege die neueren Arbeiten z. B. über Gastropodenentwicklung von Fol,[29]) Rabl (l. c.) und Sarasin[30]) nebeneinander, und man wird zugeben, dass es mit Theorien über die Mesodermbildung bei den Mollusken keine übermässig grosse Eile hat; denn die Autoren widersprechen sich, nicht nur im Vergleichen, sondern in ihrer Darstellung des rein Thatsächlichen.

Ich habe mich bei der Hertwig'schen „Coelomtheorie" ziemlich lange aufgehalten, weil dieselbe meines Erachtens nach den einzigen bis jetzt gelieferten umfassenden Erklärungsversuch für das mittlere Keimblatt darstellt, und weil dieselbe trotz der in ihr enthaltenen Irrthümer mit Konsequenz und Klarheit der Darstellung durchgeführt ist, ferner weil sie ein grosses Aufsehen unter den Zoologen hervorgerufen hat, und weil sie durch die Resultate meiner Beobachtungen in direktester Weise widerlegt wird. Dagegen wäre es eine vollkommen überflüssige Mühe, sich mit den von anderen

---

[29]) H. Fol, Études sur le développement des Mollusques. III. Gastéropodes pulmonés. Arch. de zool. exp. et génér. Tom. VIII, 1880, pag. 103—232.

[30]) P. B. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VI, 1882, pag. 1—68.

download www.zobodat.at

Autoren aufgestellten Ansichten über das mittlere Keimblatt zu beschäftigen. So ist hier und da eine durch einen Missbrauch von technischen Ausdrücken sogen. „Theorie“ epidemisch geworden, nämlich die, dass die „Urzellen des Mesoderms“ die ersten Differenzirungen der Gastraea oder der Planaea — man kann es haben, wie man will — mit linearer (!!) Bewegung seien. Sogar über die Urfunktion dieser Zellen sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden, von denen man jedenfalls soviel sagen kann, dass sie genau die gleiche Tiefe der Begründung und dieselbe Berechtigung haben. Der eine Autor fasste sie als „Schluckzellen“, der andere als „Geschlechtszellen“ der Gastraea auf. Derartige Träumereien lassen exakter denkende Untersucher auf sich beruhen. — Der spezielle uns hier beschäftigende Gegenstand, die (sekundäre) Leibeshöhle der Blutegel, ist neuerdings auch solchen Bemühungen ausgesetzt gewesen, indem Arnold Lang[31]) auch seine „Theorie“ für dieselbe hat. Was man bisher als Leibeshöhle dieser Thiere betrachtet hatte, soll nämlich keine solche sein; indem sich Lang in mehreren Beziehungen den Hertwig'schen Anschauungen anschliesst, vergleicht er den Enterocoeltaschen der typischen Enterocoelier die blindsackartigen Divertikel des Mitteldarms der Blutegel, und er geht soweit, dass er diese einfach mit dem Namen „Enterocoeltaschen“ belegt.

„Gräulich, theurer Freund, ist solche Theorie“, wird man versucht auszurufen, wenn man derartige „theoretische Erörterungen“ liest.

3. Die Homologieen der Kopf- und Rumpfkeime.

Der scharf ausgesprochene entwicklungsgeschichtliche Gegensatz von Kopf und Rumpf wurde in seiner Allgemeinheit bei den Gliederwürmern zuerst von Semper (l. c.) betont. Sonst stellte man gewöhnlich nur einen entwicklungsgeschichtlichen Gegensatz von Kopf- und Rumpfnervensystem auf; indem aber Semper, von den Knospungsvorgängen der Naiden ausgehend, sich auch der Larvenentwicklung der Blutegel zuwandte, gelang es ihm bei der Nephelislarve, die Kopfkeime nachzuweisen und in ihrer Ent-

[31]) A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. Mittheil. a. d. zoologischen Station zu Neapel, III, 1882, pag. 187—251.

download www.zobodat.at

wicklung theilweise zu verfolgen, indem er erkannte, dass nicht nur das Gehirn, sondern auch noch Bindegewebe und Muskulatur des Kopfes aus jenen entstehen. Der wesentlichste Unterschied zwischen dieser Entwicklung der Larven und den Knospungsvorgängen, nämlich der, dass im ersten Falle der weitaus grösste Theil eines provisorischen Larvenkörpers (wie Epidermis, Muskulatur und Nervensystem, Schlund, Urnieren) abgeworfen oder resorbirt wird, während solches selbstverständlich bei der Knospung nicht stattfindet, wurde ihm jedoch nicht ganz klar.

Wie die Arbeit von Semper gleich bei ihrem Erscheinen keinen grossen Einfluss auf die Mehrzahl der Zoologen ausübte, so haben auch die eben erwähnten Beobachtungen nicht allgemein Eingang gefunden. Es lag dies wohl theils daran, dass sich an dieselben nothwendigerweise Betrachtungen anknüpfen mussten, die zu mehreren herrschenden Doktrinen in scharfem Widerspruch standen, theils aber auch darin, dass Semper eben die komplizirten und schwieriger verständlichen Vorgänge bei der Knospung in den Vordergrund stellte und seine Beobachtungen über die Nephelisentwicklung nur mehr nebenbei behandelte und nicht weiter ausführte, auch nur durch einige nicht vollkommen korrekte Schemata illustrirte. Ausserdem wurden seine Ergebnisse über die Blutegelentwicklung, wie schon erwähnt, ganz kurz nachher von anderer Seite (Bütschli, Hatschek) in Abrede gestellt, allerdings in einer sehr flüchtigen Weise. Und damit wurden auch die Resultate über die Knospung der Naiden meistens ignorirt, wie auch — was ganz besonders zu betonen und zu bedauern ist — in keinem der seitdem erschienenen bekannten Lehrbücher (Gegenbaur, Claus, Balfour) Rücksicht auf dieselben genommen ist. Und von einem Schüler Claus', B. Hatschek wurden sie zwar erwähnt, jedoch nur um sie in einer ebenso apodiktischen wie willkürlichen und oberflächlichen Weise zurückzuweisen. Was das äusserst banale Philosophiren dieses letztgenannten Verfassers selbst über den Gegensatz von Kopf und Rumpf betrifft, so will ich mir die nicht lohnende Mühe versparen, darauf näher einzugehen und verweise nur auf die sehr zutreffenden Bemerkungen, die J. v. Kennel[32]) darüber gemacht hat, die man aber, wie es scheint, auch ignoriren will.

---

[32]) J. v. Kennel, Ueber Ctenodrilus pardalis. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. V, 1882.

download www.zobodat.at

Die oben dargelegten Beobachtungsresultate haben die Ansichten Semper's theils bestätigt, theils erweitert. Es wurde gezeigt, dass bei den Blutegeln der primäre Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf nicht allein in der Entwicklung des Nervensystems gegeben ist, sondern dass die Gewebe des Kopfes überhaupt (Epidermis, Nervensystem, Muskulatur, Bindegewebe) getrennt von denjenigen des Rumpfes angelegt werden. Es ist nun die am nächsten liegende Frage: Wie verhält sich dieser Modus der Entwicklung zu den bei den anderen Gruppen der Gliederwürmer obwaltenden Verhältnissen? Die beschriebenen Vorgänge müssen also mit den entsprechenden Entwicklungsverhältnissen bei Nemertinen, Polychaeten und Oligochaeten verglichen werden. Bei diesem Vergleich werde ich mich innerhalb sämmtlicher Gruppen ausschliesslich auf solche Formen beziehen, bei denen die Eier nicht sehr reich an Nahrungsdotter sind; bei den Formen, deren Eier mit reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet sind, sind die Entwicklungsvorgänge zeitlich wie räumlich so zusammengezogen, dass sie einerseits nicht in typischer Reinheit hervortreten, andererseits auch sehr schwierig erkennbar sind.

Der Vergleich mit den Nemertinen ist so klar und einfach wie nur möglich. Es entstehen hier, sowohl bei der Pilidiumlarve (Metschnikoff[33]), Bütschli[34]) wie beim Desor'schen Typus (Barrois[35]) genau dieselben vier Keime, die wir bei den Blutegeln kennen gelernt haben, und zwar in übereinstimmender Lage mit denen von Aulastoma: Zwei vor, zwei hinter der primitiven Mundöffnung.[36]) Und aus diesen Keimen baut sich der ganze Nemertinenkörper mit Ausnahme eines Theils des Darmepithels hervor, indem die primitive Epidermis (mit einem Male) abgeworfen wird, während sich aus der äussersten Schicht der Keime eine neue ge-

---

[33]) E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. impér. de St. Petersbourg. Tom. XIV, 1869.

[34]) O. Bütschli, Arch. für Naturgesch. 1873, Bd. 1, pag. 276—283.

[35]) J. Barrois, Mémoire sur l'embryologie des Nemertes. Ann. des sc. nat. Ser. 6, Tom. VI, 1877.

[36]) Bei der Nephelislarve liegt bekanntlich der Mund am Vorderende, auf einen vorstehenden Kopfzapfen hinaus verschoben, und in Zusammenhang hiermit entstehen auch die Kopfkeime hinter dem Munde, was doch ein ganz unwesentliches Verhältniss ist.

download www.zobodat.at

bildet hat (Desor'scher Typus[37]), und speziell bilden sich aus den Kopfkeimen der Rüssel und das Gehirn, während die beiden Hauptnervenstämme des Rumpfes, die gewöhnlich und wohl mit Recht der Bauchkette der eigentlichen Anneliden verglichen werden, höchst wahrscheinlich aus den Rumpfkeimen hervorgehen (Barrois[38]).

Schon Leuckart hat (l. c. pag. 700) auf die Existenz eines bauchständigen Keimstreifens bei Nemertinen hingewiesen, und Semper versuchte es nach seinen Beobachtungen an Nephelis, die Kopf- und Rumpfkeime der Blutegel mit den vier Einstülpungen der Pilidiumepidermis zu vergleichen; indessen fehlte ihm noch eine Hauptstütze dieser Annahme: die Existenz der provisorischen Epidermis bei den Blutegeln. Die von Semper vertretene Ansicht fand bisher wenig Beachtung: Im Gegentheil wurde der Entwicklungsmodus durch die vier Keime später meistens als etwas Unwesentliches, nur für die Gruppe der Nemertinen Charakteristisches betrachtet. So schreibt z. B. Hatschek folgende charakteristische Sätze (l. c. pag. 104): „Die Larvenform der Nemertinen, das Pilidium, liesse sich leicht auf die Trochophoraform zurückführen. Auch die Metamorphose des Pilidiums liesse sich auf die Metamorphose der Anneliden zurückführen. Die Faltenbildungen und das theilweise Abwerfen des Larvenleibes kann man der Bildung von embryonalen Hüllen vergleichen.“ Dass durch solche reine Phrasen keine wirklichen Anhaltspunkte für „Zurückführungen“ und „Vergleiche“ gewonnen werden können, ist ziemlich klar. — Auch Balfour (l. c. I. pag. 169) sieht den Entwicklungsmodus der Pilidiumlarve als „merely a secondary process of growth, similar to the formation of the imaginal discs in the larvae of Diptera“ an. — Endlich vergleicht Salensky[39]) ohne Weiteres die Ectodermverdickung am Scheitelfeld des Pilidiums der „Scheitelplatte“

---

[37]) Bekanntlich bildet sich bei den Nemertinen mit Pilidiumentwicklung noch dazu die alleräusserste Schicht der Kopf- und Rumpfkeime in eine zweite provisorische Haut, das sogen. Amnion um.

[38]) Die Seitenorgane der Nemertinen sollen nach Metschnikoff und Barrois aus den seitlichen Theilen des primitiven Oesophagus entstehen; indessen finde ich in den citirten Schriften keinen vollgültigen Beweis hierfür, und andererseits vermuthet Bütschli ihre Entstehung aus den Rumpfkeimen.

[39]) Salensky, Biolog. Centralblatt, Bd. II, 1882, pag. 201.

download www.zobodat.at

der Polychaeten (!), obgleich bekanntlich erstere abgeworfen wird, während sich aus der letzteren das Gehirn entwickeln soll.

Hervorzuheben ist noch eine Beobachtung von Barrois (l. c. pag. 65) über die Entwicklung des definitiven Schlundes. Dieser Verfasser gibt an, dass beim Abwerfen der provisorischen Haut der Desor'schen „Larve" auch der grösste Theil des ursprünglichen Oesophagus mit abgeworfen werde; statt dessen bilde sich ein neuer Schlund aus, der nach Barrois' Angabe aus einem jederseitigen Rest des alten Oesophagus durch Verbreiterung und Vereinigung hervorgehen soll; durch diesen Vorgang wird der ursprüngliche Mund geschlossen, die neugebildete Oeffnung soll aber genau an der Stelle der alten entstehen.[40]) Die Sache ist nur an Oberflächenbildern, nicht an Schnitten studirt worden, und ohne Schnitte ist es hier kaum möglich, genauere Angaben zu machen. Bei der Annahme, dass der neue Schlund statt aus den seitlichen Theilen des alten aus den sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimen entstehe, würde der Vorgang prinzipiel derselbe wie bei den Blutegeln sein.

Der Vergleich mit den Polychaeten ist nicht ganz so einfach wie der vorige. Erstens gibt kein einziger der neueren Verfasser an, dass bei den Larven dieser Thiere eine provisorische Epidermis abgeworfen werde.[41]) Dieser Punkt bedarf noch einer speziell hierauf gerichteten Revision; selbst wenn sich indessen dabei herausstellen sollte, dass sich dies richtig verhalte, wäre das kein absolutes Hinderniss für einen näheren Vergleich. Dann aber geben auch die meisten Autoren eine einheitliche, bilaterale Anlage für Kopf- und Rumpfmesoderm, sowie einen medianen Ursprung des Gehirns an; unter den neueren Verfassern werden diese Ansichten ver-

---

[40]) Auch hat es Barrois nach Bütschli's Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, dass bei den Nemertinen mit Pilidiumentwicklung derselbe Vorgang stattfindet.

[41]) Die alte Angabe von Desor (On the Embryology of Nemertes, with an appendix on the embryonic development of Polynoë. Boston journal of nat. hist. Vol. VI, 1850—1857, pag. 1—18) kann nämlich nicht ohne Weiteres hierfür verwerthet werden, weil sie von Busch (Beobacht. über Anat. und Entw. einiger wirbelloser Seethiere. 1851, pag. 57—58) bestritten wird, wesentlich auf Grundlage von Max Müller's Beobachtungen (Ueber die Entw. und Metamorphose der Polynoën. Müller's Archiv, 1857, pag. 323—334).

download www.zobodat.at

treten durch Hatschek,[42]) Salensky,[43]) Goette,[44]) R. von Drasche.[45])

Im Gegensatz zu diesen Darstellungen stehen die bis jetzt leider nur in Form einer vorläufigen Mittheilung veröffentlichten Untersuchungen Kleinenberg's.[46]) Ich beziehe mich hier wesentlich auf diese Arbeit, weil ich immer in Kleinenberg einen sehr gewissenhaften Beobachter gefunden habe, und weil seine Ergebnisse sich am besten mit den bei Nemertinen und Blutegeln bestehenden Verhältnissen in Einklang bringen lassen; auch ist immerhin mehr Gewicht auf positive Befunde als auf ein Nicht-Auffinden (der gesonderten Anlage des Kopfmesoderms) zu legen; gewöhnlich hat man ja nämlich in dogmatischer Weise gar nicht hierauf geachtet. Ausserdem ist es sehr wohl möglich, dass innerhalb der formenreichen Gruppe der Polychaeten die embryologischen Vorgänge in verschiedener Weise modifizirt sind; dann sind aber jedenfalls die von Kleinenberg geschilderten Verhältnisse die, welche für uns das grösste Interesse darbieten.

Aus Kleinenberg's Beobachtungen geht nämlich hervor, dass (bei Lopadorhynchus) 1. sowohl das Gehirn wie die Bauchkette nicht median, sondern bilateral entstehen (letztere ohne Betheiligung einer medianen Einstülpung), und 2. dass sämmtliche Gewebe des Kopfes mit einziger Ausnahme der Epidermis sich von denjenigen des Rumpfes getrennt anlegen; die Mesodermstreifen und das Nervensystem des Kopfes wie des Rumpfes sollen jede für sich als bilaterale Ectodermwucherungen entstehen. Die Unterschiede von den Nemertinen und Blutegeln sind somit wesentlich nur die, dass Nerven-

---

[42]) Hatschek, l. c. Obgleich Polygordius keine echte Polychaete ist, habe ich sie doch hierher gebracht, weil die Larvenform und Entwicklung sich dem für die Polychaeten gegebenen Schema vollkommen fügt.

[43]) Salensky, l. c. In seiner ausführlichen Publikation gibt Salensky (für Psygmobranchus) an, dass die Entstehung des Kopfmesoderms ihm unbekannt geblieben sei; sie hängt aber anfangs nicht mit dem Rumpfmesoderm zusammen. Letzteres soll theilweise durch Ectodermwucherung entstehen. (Arch. de Biologie. Tom. III, pag. 345—378).

[44]) A. Goette, Abhandl. zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. 1882. Diese Arbeit kenne ich nur aus Referaten.

[45]) R. v. Drasche, l. c.

[46]) Kleinenberg, Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anelidi, l. c.

download www.zobodat.at

system und Mesoderm im Kopf wie im Rumpf gleich von Anfang an getrennt auftreten, und dass keine Neubildung der Epidermis stattzufinden scheint. — Ausserdem schliesst sich Kleinenberg's Darstellung darin sehr hübsch an die Befunde bei den Blutegeln an, dass provisorische Muskeln (Ringmuskel unter dem praeoralen Wimperkranz), sowie (im Kopflappen) Nervenzellen vorkommen, welche später „degeneriren oder Funktion wechseln" (letzteres möchte ich doch bezweifeln). Sehr unsicher ist dagegen der Vergleich der Schlundbildung bei Polychaeten und Hirudineen: Kleinenberg gibt hierüber an, dass der alte Oesophagus von einem neuen (aus paarigen, dorsalwärts entwickelten Divertikeln des alten entstehenden) Schlund verdrängt werde.

Auch der Vergleich mit den Oligochaeten bereitet Schwierigkeiten; über den eiweissschluckenden Entwicklungstypus (Lumbricinen) liegen hier Arbeiten dreier Forscher vor: Kowalevski (l. c.), Hatschek[47]) und Kleinenberg (Lumbricus trapezoides, l. c.)

Kowalevski gelangte bei seiner bekannten Anwendung der Keimblätterlehre auf die Gliederwürmer zu dem Ergebniss, dass jede der drei primitiven Schichten des Embryos ihren bestimmten Antheil am Aufbau des Thieres habe: dass aus dem „oberen oder sensoriellen Blatte" Epidermis, Nervensystem und Schlundepithel entstehen, aus dem „unteren oder Darmdrüsenblatt" das Mitteldarmepithel hervorgehe, und dass aus dem innerhalb der primitiven Epidermis liegenden Keimstreifen nur mesodermale Theile sich ausbilden. Ueber die Entstehung des Gehirns hat er keine spezielle Angaben; nur wird ganz im Allgemeinen gesagt: Das Nervensystem entsteht aus dem „oberen" Blatte.

Viel bestimmter drückt sich in dieser letzteren Beziehung Hatschek aus. Er sagt (Studien etc., pag. 10): „Vor der Mundöffnung, nur in geringer Entfernung vor dem vorderen Mundrande, entsteht durch rege Zellvermehrung eine quergestellte längliche Verdickung des Ectoderms; diese noch einschichtige Zellanhäufung ist die Scheitelplatte, von welcher aus die Differenzirung des oberen Schlundganglions beginnt." Betrachtet man nun die Fig. 11 der

---

[47]) B. Hatschek, l. c. und ausserdem: Beiträge zur Entwicklungsgesch. und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. 74, 1876, I, pag. 443—461.

download www.zobodat.at

citirten Abhandlung, auf welche hierbei verwiesen wird, so sieht man nicht eine quergestellte Zellmasse, sondern nur die Hälfte einer solchen, die in der Mitte aufzuhören scheint,[48]) die andere Hälfte ist nicht eingezeichnet. Die Figg. 11—13 von Hatschek deuten vielmehr auf eine bilaterale, als auf eine mediane Anlage der „Scheitelplatte", und diese Vermuthung wird dadurch bestärkt, dass dieser Verfasser auch bei Nephelis (l. c. pag. 85) nur eine „Scheitelplatte" findet, welche aber nach seiner Darstellung nur mit den vereinigten Kopfkeimen („Kopfkeimstreifen" oder „Sinnesplatten" von Semper und Bütschli) identisch sein kann; diese entstehen aber bekanntlich vollkommen bilateral und vereinigen sich erst sehr spät miteinander (was allerdings von Hatschek, der zwar die Arbeiten Semper's und Bütschli's citirt, nicht erwähnt wird). Uebrigens ist die Entwicklung und Ausbildung der „Scheitelplatte", wie es scheint, auch bei Criodrilus von Hatschek nur mittelst seines bekannten optischen Mikrotoms studirt worden, so dass die näheren Anhaltspunkte für den Vergleich hier zu unsicher sind, was um so mehr zu bedauern ist, als die Jungen von Criodrilus für das Studium dieser Verhältnisse viel günstiger als die Embryonen anderer Regenwürmer sind.

Die Arbeit von Kleinenberg ist jedenfalls die sörgfältigste und genaueste von den citirten Darstellungen. Die Weise, in der er die Entstehung der Gewebe und Organe des Kopfes beim Regenwurm beschreibt, ist von den entsprechenden Vorgängen bei Aulastoma sehr verschieden. Nach ihm soll das Mesodermgewebe des Kopfes aus den vor- und aufwärts wachsenden „Keimstreifen" entstehen (die in dieser Region als „Kopfkeimstreifen" bezeichnet werden, und die sich an der Dorsalseite vereinigen). Das Gehirn soll aus dem primitiven Ectoderm als unpaare, dreilappige Verdickung hervorgehen. Und ebenso für die Gebilde des Rumpfes: Die Bauchkette bildet sich aus dem primitiven Ectoderm hervor; das Mesoderm, das vollkommen gesondert vom Nervensystem entsteht, wird theils von den zwei grossen, am Hinterende gelegenen Zellen abgeleitet, theils aber aus Wucherung von Ectodermzellen. Eine primitive Epidermis soll nicht abgeworfen werden.

---

[48]) Aehnlich wie in den Schnitten von Planorbisembryonen, die Rabl (l. c. Taf. XXXV, Fig. 1, 3, 8—11) abbildet. Dieser Autor zeichnet zwei, spricht im Text aber immer nur von einer „Scheitelplatte".

download www.zobodat.at

Die Untersuchungen, die ich selbst in dem letzten Sommer über die Entwicklung der Regenwürmer angestellt habe, haben für die Entwicklung des Rumpfes die Beobachtungen Kleinenberg's wesentlich bestätigt. Die „Keimstreifen" sind hier echte Mesodermstreifen, und das Nervensystem bildet sich ganz unabhängig hiervon im primitiven Ectoderm als zwei seitliche der ventralen Medianlinie entlang liegende Wucherungen.[49]) Die Rumpfkeime der Blutegel sind somit nicht, wie man bisher gewöhnlich angenommen hat, den Mesodermstreifen der Regenwürmer streng homolog; sondern letztere entsprechen einem Theil der in den ersteren enthaltenen Gebilde.

Die Beobachtungen Kleinenberg's über die Entstehung der Gewebe des Kopfes habe ich bis jetzt weder bestimmt bestätigen noch widerlegen können. Die Jungen der Gattung Lumbricus sind für die Erkenntniss dieser Verhältnisse sehr ungünstig, und es wäre wohl an der Zeit, dass Jemand, der sich die Cocons von Criodrilus verschaffen kann, die erwähnten Vorgänge an diesem schönen Objekte genauer studirt, als dies bis jetzt geschehen ist. Stellen sich dabei auch hier die Resultate Kleinenberg's als richtig heraus, so verhalten sich die terricolen Oligochaeten in der erwähnten Hinsicht ähnlich wie Arten, deren Eier mit reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet sind, und bei welchen demgemäss viele typische Entwicklungsvorgänge undeutlich hervortreten: die Anlagen des Kopf- und Rumpfmesoderms sind vereinigt, oder die Keimzonen sind nicht scharf abgegrenzt. — In wie fern Kleinenberg's Beobachtung, dass das ursprüngliche Schlundepithel durch einwuchernde Elemente aus den „Kopfkeimstreifen" fast verdrängt und zu einer cuticula-artigen Lamelle verdünnt wird, in wie fern diese Beobachtung sich mit den Befunden bei Aulastoma (und Nephelis) in Einklang bringen lässt, vermag ich nicht zu entscheiden. —

Endlich sei bei dieser Gelegenheit auf die Untersuchungen Hatschek's[50]) über die Entwicklung von Sipunculus hinge-

[49]) Von der von Hatschek angegebenen Betheiligung der medianen Rinne an der Bildung des Nervensystems habe ich keine Spur nachweisen können. Auch die Angaben dieses Verfassers über das Hervorwachsen der „Seitenstränge" aus den seitlichen Theilen der „Scheitelplatte" muss ich in Uebereinstimmung mit Kleinenberg als vollkommen irrthümlich bezeichnen.

[50]) B. Hatschek, Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien. Bd. V, 1, 1883.

download www.zobodat.at

wiesen. Bei dieser Gattung wird das primitive Ectoderm („seröse Hülle") abgeworfen; indessen bleiben als frühzeitige Einwucherungen aus jenem entstanden eine „Kopfplatte" und „Rumpfplatte" zurück, aus denen sich die ectodermalen Theile des Kopfes resp. des Rumpfes bilden sollen. Das Mesoderm des Kopfes und des Rumpfes soll eine einheitliche (bilaterale) Bildung sein und ausschliesslich von zwei Urmesodermzellen produzirt werden; indessen ist wohl in Anbetracht des dogmatischen Standpunktes, den der genannte Verfasser in dieser Frage einnimmt, vorläufig wenig Gewicht auf diese Angabe zu legen. Hat er doch schon bei Nephelis die Thatsache, dass aus den Kopfkeimen Mesoderm entsteht, gänzlich verkannt.

Résumé und Schluss.

Aus der in dem Vorhergehenden gegebenen Uebersicht lässt sich ein Schema für die typische Entwicklung der Gliederwürmer abstrahiren. Vor allem ist dieses dadurch bestimmt, dass der Körper ganz oder theilweise aus zwei Paaren von Keimen aufgebaut wird, einem vorderen und einem hinteren, die sich histologisch vollkommen gleich verhalten und um den Mund und Darm herum verwachsen. In den am klarsten liegenden Fällen (Nemertinen, Blutegel) sind es vier anfangs gemeinsame, kollektive Bildungen, die die Anlagen für allerlei Gewebe und Organe enthalten, und aus denen sich erst sekundär die definitiven Blätter und Gewebe sondern; in anderen Fällen legen sich gleich Anlagen für Mesoderm und Nervensystem gesondert an. Dieses Schema ist wesentlich für die Formen aufgestellt, deren Eier mit wenig Nahrungsdotter ausgestattet sind; es muss als das typische gelten, weil die Entwicklungsvorgänge, die man in allen Hauptgruppen (bei solchen Formen) beobachtet, sich leicht darauf zurückführen lassen. Am leichtesten scheint die räumliche Trennung des Kopf- und Rumpfmesoderms verwischt zu werden, indem die Keimzonen miteinander verschmelzen; die Trennung von Gehirn und Bauchkette finden wir aber überall, wo genauere Untersuchungen vorliegen, durchgeführt.

Es könnte nun scheinen, als wären durch die hier dargestellten Thatsachen die Blutegel zu den Nemertinen in nähere Verwandtschaftsbeziehung gebracht, und für Diejenigen, die noch an der

download www.zobodat.at

Ansicht festhalten, dass die Nemertinen echte Plattwürmer sind, wäre damit der Ansicht, dass die Blutegel zu den Plattwürmern die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen haben, eine neue Stütze gegeben. Es ist dies die alte, bekannte Ansicht von Leuckart, die auch u. A. von Haeckel[51]) wenigstens eine Zeit lang getheilt wurde, und die neuerdings wieder von Lang aufgenommen und modifizirt wurde. Früher brachte man die Blutegel meistens mit den Trematoden zusammen; später wurde es dann versucht, jene zu eigentlichen Turbellarien (Gunda segmentata) in Beziehung zu bringen. Nach den obigen Ergebnissen könnte nun vielleicht Jemand versucht sein, diese Theorie so umzubilden, dass eben die Nemertinen die nächsten Verwandten der Blutegel seien. In der That: Die Uebereinstimmung in der Entwicklungsgeschichte ist eine sehr auffallende (wenn man nicht allein die Furchung und die ersten Stadien der Blätterbildung in unkritischer Weise vergleicht, sondern die Gesammtvorgänge und die Lagebeziehung der Theile in der Larve ins Auge fasst), und auch aus der Anatomie beider Gruppen könnten Aehnlichkeiten angeführt werden.

Indessen die ganze soeben citirte Ansicht von der nahen Verwandtschaft der Blutegel zu irgend einer Gruppe der sogen. Plattwürmer ist ein gründlicher Irrthum, und zu welchen geradezu abschreckenden Ergebnissen sie, wenn durchgeführt, leiten kann, davon liefern das beste Zeugniss die Schlüsse, zu denen Arnold Lang gekommen ist; ausser seiner schon erwähnten Ansicht über die Leibeshöhle sei hier nur seine „Conjectur“ angeführt, dass der Enddarm der Blutegel ein speziell ausgebildetes Exkretionsrohr sei! Die Blutegel sind nach ihrer ganzen Organisation so echte Anneliden wie nur möglich und haben keine nähere Verwandtschaft zu den Plattwürmern, als irgend welche andere Annelidengruppe. Und aus der folgenden Betrachtung geht nun auch hervor, dass die Entwicklungsgeschichte keineswegs zu Gunsten der Leuckart-Lang'schen Theorie spricht, sondern eben zeigt, dass die Nemertinen den einfachsten, die Blutegel den am meisten spezialisirten Entwicklungsmodus besitzen.

---

[51]) E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II, 1866, pag. LXXX.

download www.zobodat.at

Bei den Nemertinen bilden sich typisch alle Gewebe des Thieres mit Ausnahme eines Theils des Darmepithels (und vielleicht der Seitenorgane) aus vier Keimen, die (beim Pilidium) als hohle Einstülpungen des primitiven Ectoderms entstehen und um den Mund herum verwachsen; dabei wird das primitive Ectoderm abgeworfen. Die Zellen, aus denen die Keime entstehen, liegen also hier lange ganz nach aussen und wandern erst spät als eine ansehnliche Anzahl gleichartiger Elemente in die Tiefe. Damit ist eine späte (oder jedenfalls spät sichtbare) Sonderung der verschiedenen Theile in der Larve gegeben. — Anders bei Polychaeten und Oligochaeten. Hier ist jeder der vier Keime gleich von Anfang an in zwei Theile gesondert, sodass jetzt so zu sagen acht Keime entstehen: Zwei Anlagen für Kopfmesoderm, zwei für Rumpfmesoderm, zwei für Kopf- und zwei für Rumpfnervensystem (Lopadorhynchus nach Kleinenberg); dabei können die Keimzonen für Kopf- und Rumpfmesoderm mit einander verschmelzen (Lumbricinen nach den Autoren). Die Keime entstehen denn auch nicht mehr als hohle Einstülpungen, sondern als solide Wucherungen des Ectoderms, womit wahrscheinlich in Verbindung steht, dass ein Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis bei den erwähnten Gruppen entweder wegfällt oder möglicherweise so schwer sichtbar wird, dass er bis jetzt nicht erkannt wurde. Und dazu kommt (wenigstens bei einer grossen Anzahl von Formen) das Auftreten von zwei grossen Zellen, die sich schon während der Furchung sondern und schon während der Gastrulabildung zwischen Ecto- und Entoderm hineingeschoben werden; diese nehmen einen jedenfalls sehr wesentlichen Antheil an der Produktion des Rumpfmesoderms. Hiermit ist eine partielle frühzeitige Sonderung gegeben. — Bei den Blutegeln wird nun diese frühzeitige Sonderung eine totale, wenigstens für die Rumpfkeime;[52]) wie wir gesehen haben, geben die zehn schon während der Furchung auftretenden Zellen den ganzen Rumpfkeimen Ursprung. Damit tritt wieder der Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis ein, und dadurch sowie durch die sekundäre Vereinigung der Anlagen des definitiven

[52]) Wie es sich in dieser Beziehung mit den Kopfkeimen verhält, wurde bis jetzt nicht ermittelt.

download www.zobodat.at

Ecto- und Mesoderms wird eine Aehnlichkeit mit den Nemertinen hergestellt.

Bei den hier gemachten Vergleichen wurden in erster Linie die gegebenen anatomischen Homologieen berücksichtigt; auf das zeitliche Auftreten der Theile in der Larve oder im Embryo wurde nur wenig Gewicht gelegt. Dieses Verfahren steht in scharfem Gegensatz zu der gewöhnlichen modernen Richtung, wonach fast die allergrösste Bedeutung den allerersten Entwicklungsvorgängen der Eier auch für die Vergleichung späterer Erscheinungen beigelegt wird. Will man diese Methode in unserem Falle anwenden, so gerathen die Vergleiche in scharfen Widerspruch mit den Thatsachen; man macht dann eine Schablone, in die man alles, was sich nicht leicht hineinfügt, durch Ignoriren oder Bezweifeln wohlbekannter Thatsachen hineinzwängt, und ein solches Verfahren nennt man dann „vergleichende" Entwicklungsgeschichte, während sie in der That nichts weniger ist, als vergleichend; sie ist nur generalisirend, dogmatisirend und vor allem vollkommen unkritisch. Und rein historisch betrachtet wäre es merkwürdig, ob die Entwicklungsgeschichte nicht in der Kunst des Vergleichens von der Anatomie Unterricht erhalten müsste; denn diese ist viel älter und reicher an Erfahrung als jene.

Kopenhagen, September 1884.

Berichtigungen.

Seite 232, Zeile	5	von oben	soll heissen	„letzteren" statt „ersteren".
232,	7	„		„ersteren" statt „letzteren".
241,	1	unten		„Tom. XL." statt „Tom. XI."
260,	13	oben		„homaxone" statt „homogene".

download www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

l Leibeswand.
d Darmwand.
rk Rumpfkeime.
kk Kopfkeime.
o Mund.
gh Gehirn.
swh Schlundwandhöhle.
u, u^1, u^2, u^3, u^4 Urnieren.
z grosse Zellen hinter den Rumpfkeimen.
ec primitives Ectoderm.
m provisorische Muskelzellen.
ep neugebildete Epidermis.
mes definitives Mesoderm.
en Entoderm.

Sämmtliche Figuren sind mittelst des Zeiss'schen Zeichenprismas entworfen.

Tafel XII.

Fig. 1a u. b. Sphärische Larve von 0,48 mm Durchm., resp. von der Seite und von der Ventralfläche gesehen. AA Oc. 1. (Zeiss).
2. Sphärische Larve von 0,5 mm Durchm., von der Ventralfläche gesehen. AA Oc. 1.
3. Ovale Larve von ca. 1 mm Länge, von der Seite gesehen. AA Oc. 1.
4. Larve von gegen 3 mm Länge, von der Seite. AA Oc. 1.
5. Rumpfkeime und Urnierenanlagen einer Larve von 0,4 mm Durchm., abpräparirt. D Oc. 1.
6. Dieselben Theile und der Schlund einer Larve von 0,5 mm Durchm. D Oc. 1.
7. Dieselben Theile einer Larve von 0,8 mm Durchm. D Oc. 1.

Figg. 1a u. b, 2, 5, 6, 7 sind nach Osmium-Pikrocarminpräparaten, Figg. 3 und 4 nach ungefärbten, in Sublimat getödteten Larven gezeichnet.

Tafel XIII.

Fig. 8. Hinterer Theil der ventralen Leibeswand (sowie ein kleiner Theil der dorsalen) mit einem kleinen Theil der Rumpfkeime und den drei hinteren Urnierenpaaren, sowie mit der embryonalen Zellmasse, die zu Muskelzellen wird (vergl. den Text). Larve von 2 mm Länge. D Oc. 1.
9. Anastomosirende Quermuskelzellen von der Rückenhaut einer Larve von demselben Stadium. F Oc. 1.
10. Nervenzellenplexus aus der Region hinter den Rumpfkeimen einer ähnlichen Larve. F Oc. 1.

download www.zobodat.at

Fig. 11. Hälfte der ersten rechten Urniere einer $2^1/_4$ mm langen Larve. D Oc. 1.
12. Aus der medialen Parthie der dritten Urniere einer Larve von 4 mm Länge. D Oc. 1.
13. Parthie einer Urniere einer Larve von $6^1/_2$ mm Länge im Begriff der Degeneration. Epidermiskerne und Muskelzellen weggelassen. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

Tafel XIV.

Fig. 14. Mundregion einer Larve von 2 mm Länge. D Oc. 1.
15. Kopfkeime einer Larve von $1^1/_4$ mm Länge, noch nicht ganz verwachsen. F Oc. 1.
16. Weiter entwickelte Kopfkeime mit darin gesondertem Gehirn einer Larve von 4 mm Länge. D Oc. 1.
17. Querschnitt durch den vorderen Theil des Schlundkopfes einer Larve vom Stadium Fig. 14. D Oc. 1.
18. Vertikaler Längsschnitt neben der Medianlinie durch den vorderen Theil einer Larve, wenig älter als Fig. 3. D Oc. 1.
19 a, b, c. Theile von drei Schnitten aus einer vertikalen Längsschnittserie von einer $4^1/_2$ mm langen Larve. a. ist der Medianschnitt, b. der erste, c. der dritte Schnitt nach links. D Oc. 1.
20. Vertikaler Längsschnitt von einer Larve von 5 mm Länge. D Oc. 1.
21. Querschnitt durch den neugebildeten und den in Rückbildung begriffenen alten Schlund einer Larve von $5^1/_2$ mm Länge. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

Tafel XV.

Fig. 22. Querschnitt durch die Rückenregion einer $1^3/_4$ mm langen Larve. F Oc. 1.
23 a u. b. Querschnitte durch eine (künftige) ganglionäre, resp. kommissurale Region der Rumpfkeime derselben Larve. F Oc. 1.
24 a, b, c. Theile von Querschnitten aus einer Serie von einer Larve von $3^3/_4$ mm Länge. F Oc. 1.
25. Vertikaler Längsschnitt durch die Rumpfkeime einer ähnlichen Larve. F Oc. 1. *n* ventrale Grenze der Bauchkette.
26. Aus einem Querschnitt durch die Rumpfkeime einer Larve wenig länger als 4 mm. F Oc. 1.
27. Vertikaler Längsschnitt durch die Kopfkeime aus derselben Serie wie Fig. 25. F Oc. 1.
28. Flächenpräparat vom Entoderm einer Larve von $2^1/_2$ mm Länge. D Oc. 1.
29. Querschnitt durch den hinteren Theil des Mitteldarms und einen seiner Divertikel eines jungen Blutegels, der noch nicht den Cocon verlassen hatte. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

download www.zobodat.at

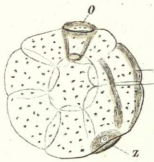


Fig. 1 a.

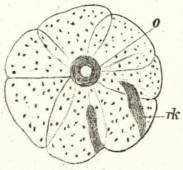


Fig. 1 b.

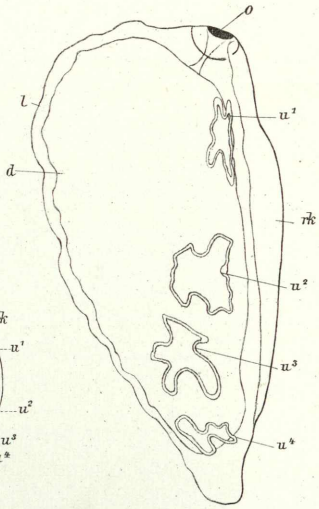


Fig. 4.

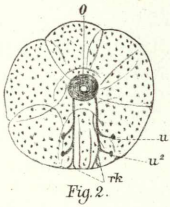


Fig. 2.

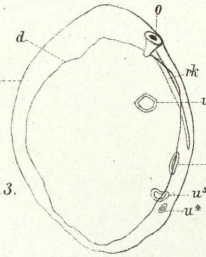


Fig. 3.

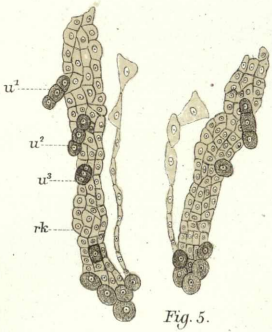
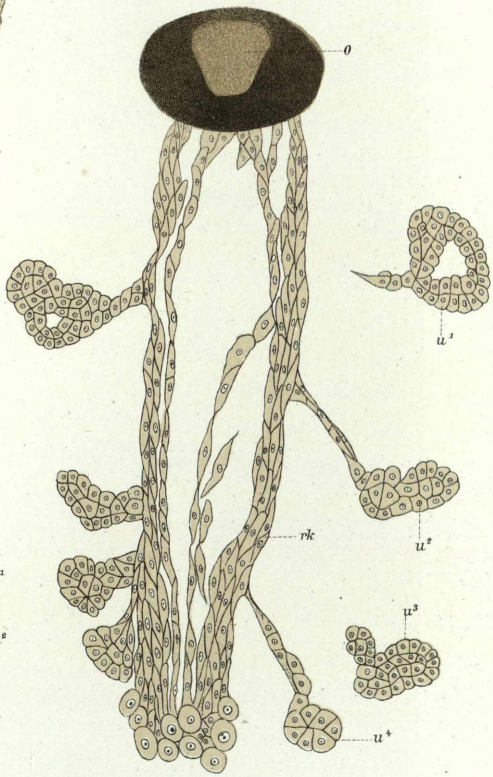


Fig. 5.

Fig. 7.



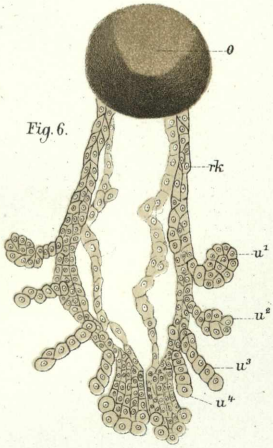


Fig. 6.

R. S. Bergh del.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden.

download www.zobodat.at

Fig. 8.

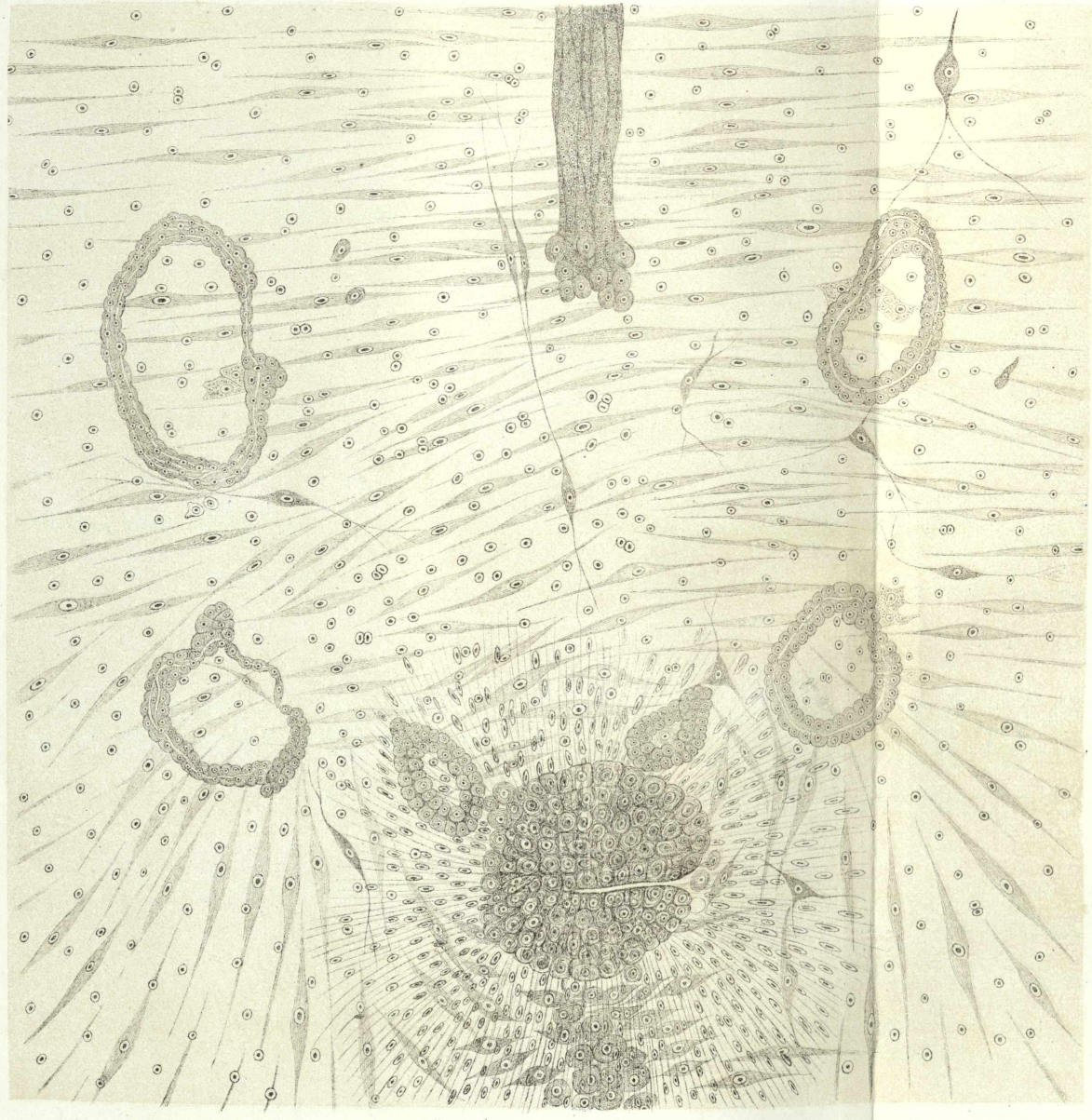
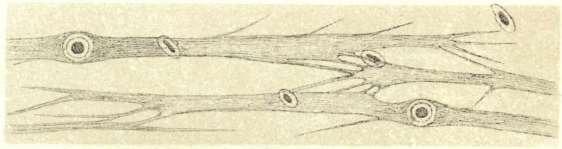


Fig. 9.



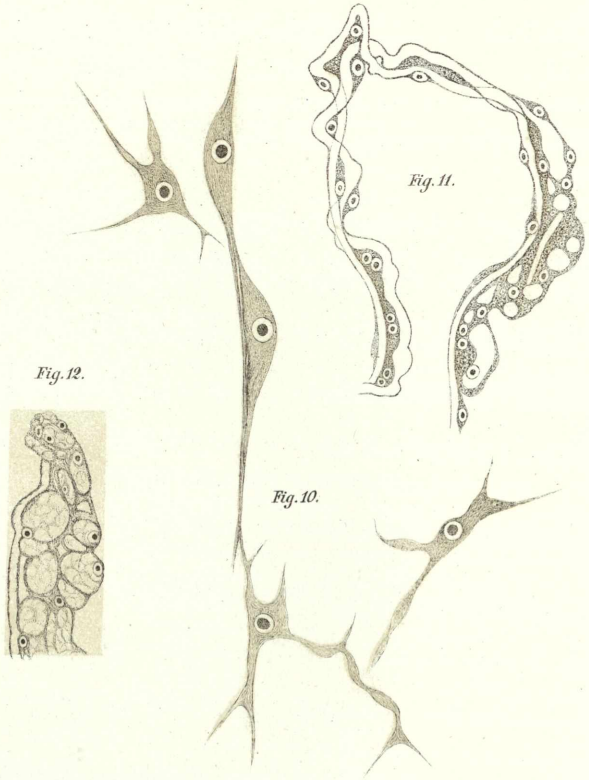
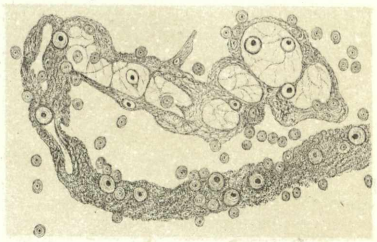


Fig. 13.



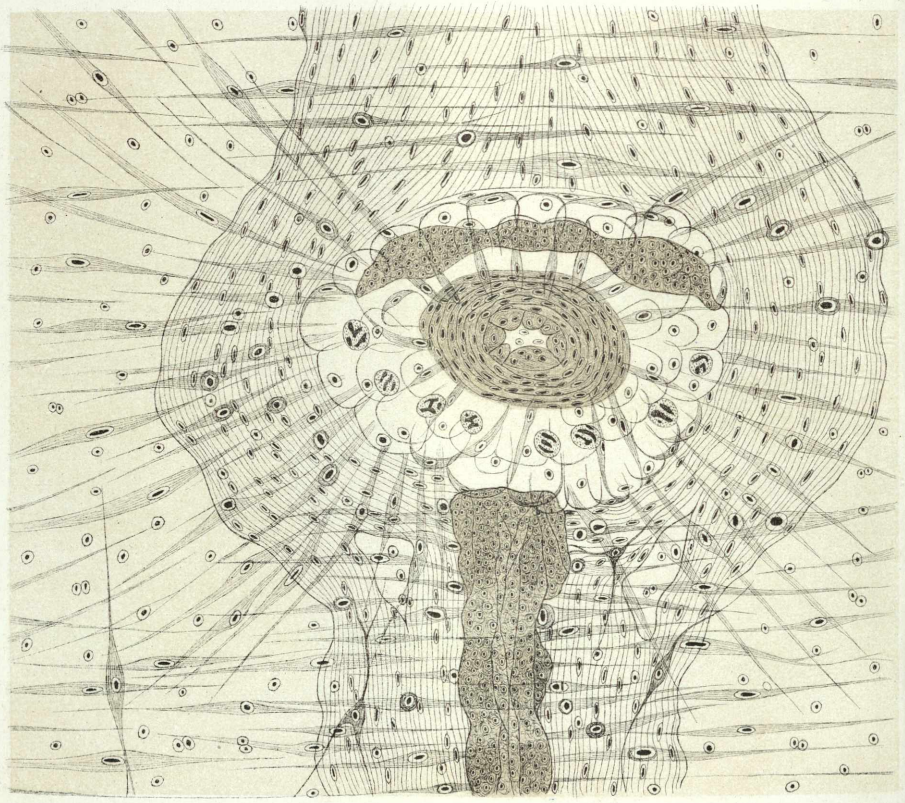


Fig. 14.

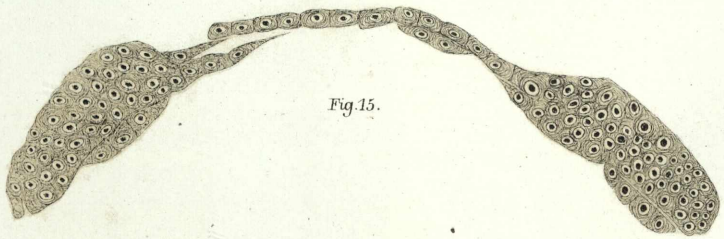


Fig. 15.

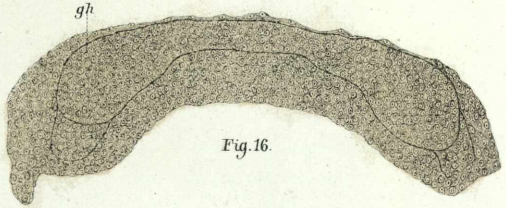


Fig. 16.

Fig. 17.

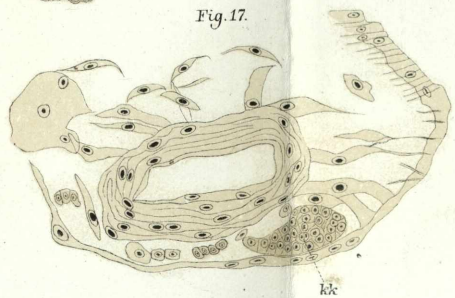


Fig. 18.

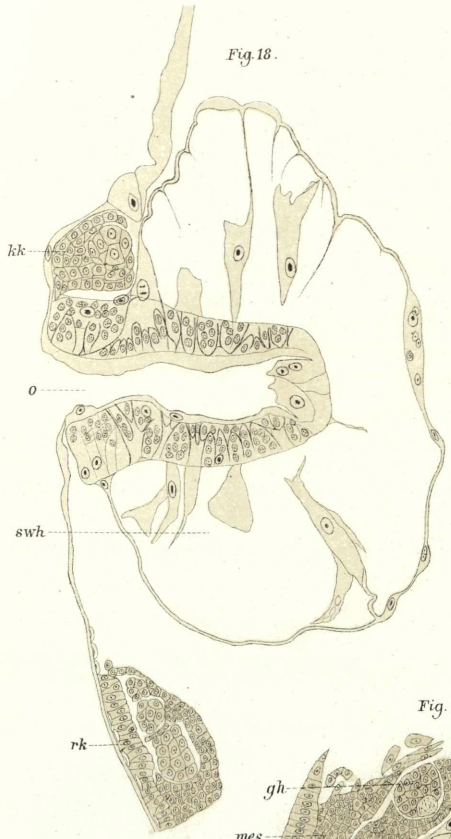


Fig. 19 b.

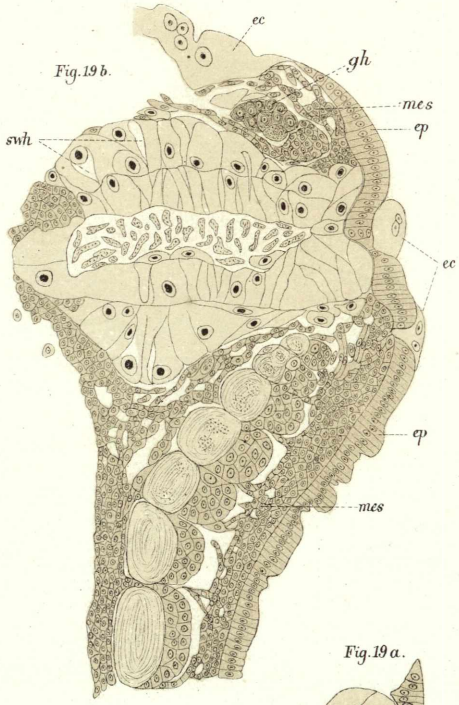


Fig. 19 a.

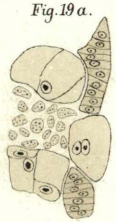


Fig. 19 c.

Fig. 20.

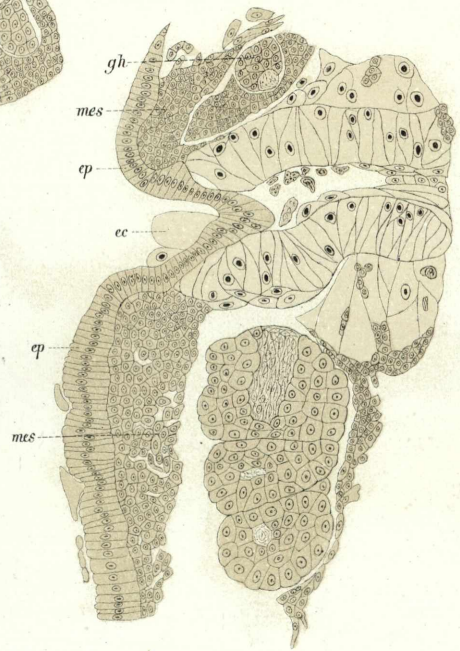
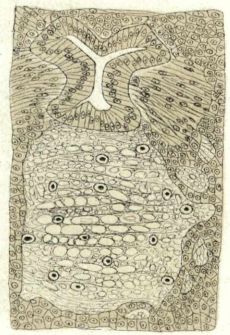


Fig. 21.



download www.zobodat.at

Fig. 23 a.

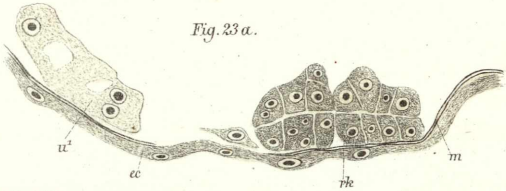


Fig. 23 b.

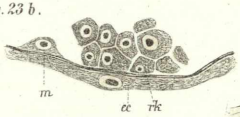
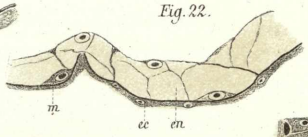


Fig. 22.



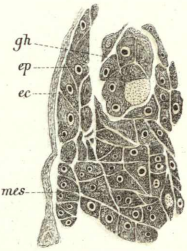


Fig. 27.

Fig. 24 a.

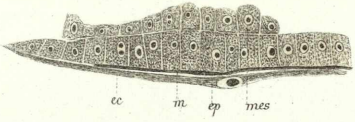
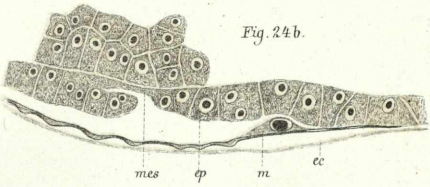


Fig. 24 b.



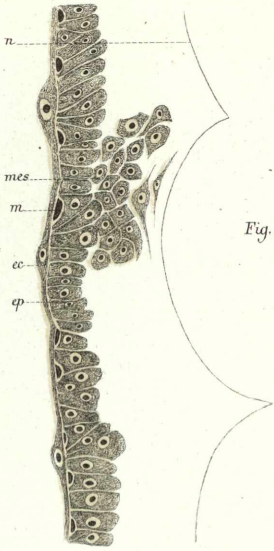


Fig. 25.

Fig. 26.

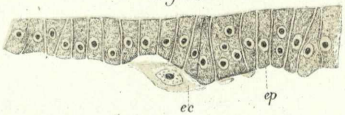


Fig. 24 c.

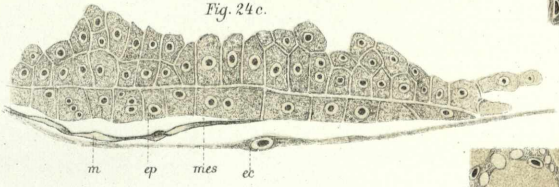
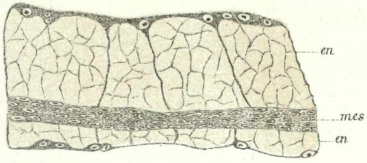


Fig. 29.



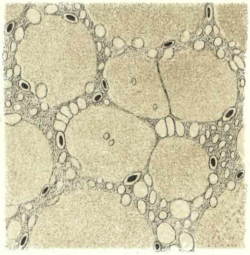


Fig. 28.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Bergh Rudolph Sophus Ludvig

Artikel/Article: Die Metamorphose von Aulastoma gulo. 231-291