

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden.

Von Prof. W. Salensky in Kasan.

Die Entwicklung der Anneliden hat grade in neuester Zeit ein großes Interesse erregt, weil man in dieser Gruppe mit gewissem Recht die Vorfahren der metameren Tiere überhaupt sucht. Ungeachtet dessen, dass die Embryologie dieser Tiere in letzterer Zeit mit einem besondern Eifer untersucht ist, wurde doch der größte Teil dieser Tiergruppe vom Standpunkte der modernen Embryologie beinahe gar nicht bearbeitet. Ich meine nämlich die Seeanneliden, deren Eier zu den ungünstigsten Objekten für die embryologischen Untersuchungen gezählt werden müssen. Ich gestatte mir deshalb einen kurzen Bericht über meine Untersuchungen folgen zu lassen, welche ich während der letzten Zeit teils an Seeanneliden (auf der zoologischen Station zu Neapel), teils an den Eiern von *Branchiobdella* (in Kasan) angestellt habe.

I. Entwicklung der Seeanneliden.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Seeanneliden beziehen sich auf folgende Arten: *Psygmorenchus protensus*, *Pileolaria* sp., *Terebella Meckelii*, *Aricia foetida*, *Nereis cultrifera* und *Spio fuliginosus*.

1) Furchung und Keimblätterbildung. Bei allen von mir untersuchten Anneliden durchlaufen die Eier eine inäquale Furchung, welche endlich zur Bildung der sog. Amphigastrula führt. Einzelne Species zeichnen sich durch einige nicht unbedeutende Verschiedenheiten in dem Verhalten der Ektodermzellen bei der Bildung der primitiven Nahrungshöhle aus. Bei *Spio fuliginosus*, wo ich die ersten Furchungsstadien am genauesten zu beobachten im Stande war, teilt sich das Ei in zwei ungleiche Hälften, welche die ersten Mikro- und Makromeren darstellen. Bemerkenswert ist, dass vor der Teilung auf der Oberfläche des Eies immer sehr lebhaft Protoplasmabewegungen zum Vorschein kommen; das Protoplasma treibt lappenförmige, glashelle, pseudopodienähnliche Fortsätze hervor, welche während der ganzen Teilung ihre Form wechseln und schließlich, nach vollendeter Teilung, an der Peripherie eingezogen werden. Das erste Furchungsstadium dauert ungefähr 20 Minuten, und man kann während dieser ganzen Zeit die eben erwähnte Bewegung ununterbrochen beobachten. Das folgende Stadium dauert nur ungefähr 4 Minuten und besteht in der Teilung eines jeden von den gebildeten Blastomeren wieder in zwei Teile, von denen die Abkömmlinge der Mikromeren einander gleich, die der Makromeren ungleich sind. Der größere von den letztern bleibt während einer langen Reihe von Stadien ungeteilt und stellt wahrscheinlich das Entodermblastomer dar; was den kleinern anbetrifft, so konnte ich sein weiteres Schicksal nicht genau verfolgen, es scheint mir aber, dass er die erste Anlage des Mesoderms

bildet, also das erste Mesoblast repräsentirt. Die weiteren Furchungsstadien bestehen in der schon vielfach beschriebenen, epibolischen Umwachsung der Entoblasten, welche schließlich zur Bildung der Amphigastrula führt.

In einer ähnlichen Weise geht auch die Furchung bei *Terebella Meckelii* und *Aricia foetida* vor sich, wo sich ebenfalls ein größeres Entoblast bildet, welches von den Mikromeren (Ektoblasten) umwachsen wird. Erst wenn die Umwachsung ungefähr $\frac{2}{3}$ der Oberfläche des Eies erreicht, tritt die Teilung des Entoblastes (der Makromere) auf.

Etwas anders verhält sich die Furchung bei den übrigen zwei von mir untersuchten Ameliden: *Psymmbranchus protensus* und *Nereis cultrifera*, zu denen noch *Pileolaria sp.* gezählt werden kann. In den Eiern von *Psymmbranchus* und *Nereis* kann man schon vor der Furchung ganz deutlich den protoplasmatischen Teil von dem deutoplasmatischen unterscheiden. Die beiden ersten Furchen, welche in meridionaler Richtung gehen, treffen beide Teile, infolge dessen sich das Ei in zwei resp. vier Furchungskugeln teilt, von denen jede aus einer protoplasmatischen (animalen) und einer deutoplasmatischen (vegetativen) Hälfte besteht. Die folgenden Furchen (äquatoriale) trennen die vier kleinen protoplasmatischen Furchungskugeln (Mikromeren) ab, deren Abkömmlinge von nun ab die vier größeren deutoplasmatischen Mikromeren zu umwachsen beginnen. Diese Zellen beteiligen sich hauptsächlich an der Bildung des Ektoderms, welches aber nicht ausschließlich von ihnen gebildet wird. Dabei nehmen auch die großen Zellen Anteil, indem von den protoplasmatischen Hälften derselben sich immerfort Zellen abtrennen, welche sich den Abkömmlingen der Mikromeren beimischen.

Das Mesoderm erscheint (bei *Psymmbranchus*) in Form von zwei Urmesoblasten, die von Ektodermzellen umwachsen werden und am Rande des Blastoporus liegen bleiben. Sie teilen sich ziemlich früh der Quere nach und stellen schon vor dem Blastoporschluss die Anlagen der zwei Mesodermstreifen dar. In beiden Fällen (bei *Psymmbranchus* wie bei *Nereis*) besteht das Entoderm aus vier Zellen, welchen sich durch Teilung einer von den (dorsalen) Zellen eine fünfte noch hinzugesellt. Das Deutoplasma, das die Entodermzellen erfüllt, besteht anfangs aus ziemlich kleinen stark lichtbrechenden Dotterkörnern. Nach dem Schluss des Furchungsprocesses fließen alle Körner zusammen und bilden eine große Oelkugel, welche im Centrum jeder Entodermzelle liegt. Die Struktur der dorsalen Entodermzelle von *Psymmbranchus* verändert sich erst nach ihrer Teilung in zwei Zellen.

Die primitiven Entodermzellen von *Psymmbranchus* stellen nur einen Teil des ganzen Entoderms dar. Sie bilden nur den dorsalen Teil der Nahrungshöhle, während die ventrale Wand derselben aus einer neuen Anlage entsteht. Diese geht noch vor der Blastopor-

schließung aus dem primären Entoderm hervor und erscheint in Form eines Zellenhaufens auf der ventralen Fläche des primitiven Entoderms. Später wächst dieser Haufen von Entodermzellen (sekundäres Entoderm) nach vorn und hinten und kleidet die ganze Ventralfläche der primitiven Entodermzellen aus. Zu dieser Zeit haben sich schon die beiden Wimperringe (der praecorale und der postorale) entwickelt. Zwischen ihnen erscheint auf der Bauchfläche der Larve eine kleine dreieckige Grube — die Anlage der Mundöffnung. Das ventrale Entoderm schiebt zu dieser letztern einen Fortsatz, welcher die Anlage des Vorderdarms darstellt. Der Vorder- und Hinterdarm bilden sich beim *Psymmbranchus* aus dem Entoderm, während sie bei einigen andern Anneliden (*Nereis*) exodermale Bildungen darstellen. Zuerst ist die Anlage des Vorderdarms solid, später erscheint aber in ihr eine Höhle, welche sich durch die Mundöffnung nach außen durchbricht. Die Bildung des Hinterdarms und der Analöffnung ist derjenigen des Vorderdarms vollkommen analog. Die Anlage derselben erscheint ebenfalls in Form eines soliden Vorsprungs des sekundären Entoderms, richtet sich nach hinten und öffnet sich durch den Anus auf der Rückenseite des Hinterteils.

Das Entoderm von *Nereis cultrifera* zeichnet sich vor dem des *Psymmbranchus* durch Mehreres aus. Es besteht wie dieses aus vier, und später, nachdem eine dieser Zellen sich geteilt hat, aus fünf Entodermzellen. Jede Zelle enthält Deuto- und Protoplasma, letzteres an der Peripherie. Der protoplasmatische Teil jeder Entodermzelle ist schwach pigmentirt und enthält einen Kern. Die Vermehrung der primitiven Entodermzellen geschieht nicht durch Teilung der protoplasmatischen Teile, da man immer auf ungeteilte, mehrkernige Entodermzellen stößt. Die Zahl der Kerne wächst während der ganzen Entwicklung; sie sind vom Protoplasma umhüllt, liegen um das Deutoplasma herum und stellen mit letzterm das eigentliche Entoderm dar. Später verwachsen die protoplasmatischen Teile unter einander und begrenzen eine Höhle, welche durch das Auseinanderweichen der Entodermzellen entstanden ist und die Mitteldarmhöhle repräsentirt. Der Vorder- und Hinterdarm bilden sich als Einstülpungen des Ektoderms, welche am vordern und hintern Teil der Larve, aber nicht gleichzeitig hervortreten. Zuerst stülpt sich der Vorderdarm ein und erst viel später beginnt die Einstülpung des Hinterdarms.

Aus dem soeben Mitgetheilten will ich nur folgende zwei Punkte hervorheben. 1) Der Bildungsmodus des Mitteldarms resp. die Verwandlung des mittlern Teils des Entoderms ist bei den von mir untersuchten Anneliden (*Psymmbranchus* und *Nereis*) verschieden und weicht auch von der von Götte beschriebenen Entwicklung ab. Bei *Nereis Dumerilii* soll das Entoderm durch Absonderung der vier großen Entodermzellen entstehen und in Form eines ventralen Zellenstranges erscheinen, „während die vier und später fünf großen fetthaltigen

Zellen dorsal und vorwärts gedrängt, wie ein Nahrungsdotter verbraucht werden“ sollen. In dieser Beziehung stimmt *Nereis Dumerilii* mehr mit *Psymnobranchus* als mit *Nereis cultrifera* überein. Die Entodermzellen von *Nereis Dumerilii* sind dem primitiven Entoderm des *Psymnobranchus* vollkommen homolog, unterscheiden sich aber vom letztern dadurch, dass sie eine mehr passive als aktive Rolle bei der Bildung des Darmepithels spielen. Zur Nahrung dient nur der deutoplasmatische Teil der Entodermzellen. 2) Die Bildung des Vorder- und Hinterdarms bietet bei den von mir untersuchten Anneliden bedeutende Verschiedenheiten dar. Bei den einen (*Psymnobranchus*, *Aricia*) haben sie entodermalen Ursprung, bei den andern (*Nereis*) entstehen sie aus dem Ektoderm. Dieser auf den ersten Blick so durchgreifend erscheinende Unterschied ist aber mehr quantitativ als qualitativ. Damit will ich sagen, dass die entodermale Entstehung des Vorder- und Hinterdarms nur als Folge einer ungenügenden Ektodermeinstülpung betrachtet werden kann, welche in diesen Fällen nur als eine kleine Vertiefung der Ektodermzellen auftritt.

2) Die Entwicklung des Nervensystems geht bei allen von mir untersuchten Anneliden (ausgenommen bei *Pileolaria*, über deren Nervensystem ich bis jetzt noch keine klare Ansicht erlangen konnte) ziemlich gleichförmig vor sich. Ich kann in dieser Hinsicht die Ergebnisse von Kleinenberg und den spätern Forschern bezüglich der selbstständigen Anlagen der obern Schlundganglien und der Bauchganglienreihe vollkommen bestätigen. Die Scheitelplatte, aus welcher die obern Schlundganglien hervorgehen, entsteht etwas früher als die Ektodermverdickungen auf der Bauchseite des Embryo, die zu Anlagen der Bauchganglienreihe dienen. Bei *Terebella*, *Aricia*, *Psymnobranchus* erscheint die Scheitelplatte bald nach dem Schluss des Blastoporus. Das Wachstum und die Abtrennung der Ganglien bieten keine Besonderheiten dar. In Bezug auf die Scheitelplatte will ich nur bemerken, dass bei allen von mir untersuchten Anneliden ich immer von ihrer Unterfläche einen strangförmigen Fortsatz nach unten zum Mesoderm abgehen sah. Bekanntlich hat man auch bei den mit Mesenchymzellen versehenen Wurmlarven (*Pilidium*, *Polygordius*-larve u. s. w.) immer die Stränge beobachtet, welche Anlagen zu den Mesenchymzellen darstellen. Es scheint mir sehr möglich, dass die von mir beobachteten Stränge den eben erwähnten homolog sein könnten. Die Anlage des Bauchstranges erscheint in Form von zwei Ektodermwülsten, welche bei allen Anneliden durch zwei Reihen Wimperzellen von einander getrennt sind. Die beiden Zellenreihen bilden eine Art Rinne zwischen den Ektodermwülsten, welche bei den verschiedenen Annelidenarten verschiedene Stufen der Entwicklung zeigt. Besonders entwickelt erscheint dieselbe bei den *Echiurus*-larven, bei denen sie eine der Nervenrinne der Wirbeltierembryonen nicht unähnliche Rinne darstellt, wodurch der Querschnitt der *Echiurus*-larve

eine frappante Aehnlichkeit mit dem der Vertebratenembryonen bekommt. Die *Polygordius*larven bieten dagegen gar keine Rinnenentwicklung zwischen den Nervenwülsten des Ektoderms dar.

Das, was Hatschek als Nervenrinne bezeichnet hat, ist eigentlich keine Rinne, sondern die Grenze zwischen den zwei Reihen Zellen, welche die Nervenwülste von einander trennen. Diese Zellen zeichnen sich vor denen anderer Anneliden auch durch vollkommenen Mangel der Wimpern aus. Die Bauchwimperrinne des ausgewachsenen *Polygordius* (wahrscheinlich auch des Hatschek'schen *Protodrillus Leuckartii*) ist eine sekundäre Bildung, welche erst in spätern Stadien auftritt und während der Entwicklung der Bauchganglienkeite gar nicht vorhanden ist. Die Verhältnisse der Wimperrinne zu den Wimperlingen des Larvenkörpers, sowie die spätern Verwandlungen derselben können bei *Psymmbranchus* verfolgt werden, dessen Larven ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit wegen zu solchen Untersuchungen besonders geeignet sind. Die hintere Grenze der Wimperrinne entspricht der Stelle des frühern Blastoporus; zu beiden Seiten des letztern bilden sich sehr früh zwei große Zellen, welche später je ein langes, steifes Haar tragen und zu beiden Seiten des Endes der Nervenrinne liegen. Nach vorn reicht die Nervenrinne bis zur Mundeinstülpung hin und geht unmittelbar hinter derselben in den postoralen Wimperring über. In den spätern Stadien, ungefähr zur Zeit der Bildung der Bauchfalte, platten sich die Zellen der Wimperrinne ab und verlieren hierbei größtenteils ihre Wimpern. Nur einige Zellen behalten ihre Wimpern noch lange Zeit. Solcher Zellen sind namentlich ein Paar in jedem Segment vorhanden; am hintern Ende bleiben sie in etwas größerer Anzahl. Die Wimperzellen der Nervenrinne überleben jedoch nie die Metamorphose und zur Zeit der Befestigung der Larve gehen auch die letzten Spuren derselben verloren.

3) Endlich will ich noch Einiges über die Entwicklung des Blutgefäßsystems hinzufügen. Dieselbe wurde von mir bei *Psymmbranchus* und *Terebella* untersucht. Bei *Psymmbranchus* konnte ich nur die ersten Entwicklungsstadien des Gefäßsystems, einige Tage nach dem Ausschlüpfen der Larven, beobachten. Bei solchen Larven bemerkt man zwischen dem Epithel des Hinterdarms und dem Darmfaserblatt eine mit klarer Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche nach außen von einer einzelligen Schicht des Darmfaserblatts begrenzt ist. Die Wand dieser Höhle ist kontraktil und zeigt ziemlich regelmäßige Pulsationen, wodurch die Flüssigkeit nach vorn getrieben wird. Da Blutgefäße noch nicht vorhanden waren, so konnte ich die Bedeutung dieses perigastralen Raumes nicht ganz genau bestimmen, bis ich bei *Terebella* auf Verhältnisse stieß, die denen bei *Psymmbranchus* vollkommen entsprechen. Der Bildung der Blutgefäße bei *Terebella* ist ebenfalls eine solche perigastrale Höhle vorhergegangen, welche aber nicht um den Hinter- sondern um den Mitteldarm sich bildet. Man

kann auch dort die Pulsationen beobachten, welche aber schwächer als beim *Psymmobranchus* sind. Von dieser primitiven Bluthöhle geht nun die Entwicklung der Darmgefäße aus. Letztere bilden sich früher als die Gefäße der Haut und erscheinen in Form von longitudinalen Ausstülpungen der Darmfaserhaut, welche sich immer mehr und mehr von derselben abhebt und sich schließlich vollständig abtrennt. Hieraus wird verständlich, dass die Blutgefäße des Darms lange Zeit mit dem perigastralen Blutraum in Verbindung stehen und von ihm das Blut erhalten. Diese Bildungsweise der Blutgefäße ist von besonderem Wert, wenn man diese mit den Blutgefäßen im ausgebildeten Zustand bei den niedern Anneliden vergleicht. Bei *Protodrillus Leuckartii* (Hatschek) ist z. B. ein solches Verhalten des Blutgefäßsystems auch im ausgebildeten Zustand vorhanden, was zum Beweis dienen kann, dass wir hier mit primitiven Zuständen des Blutgefäßsystems zu tun haben. Außerdem ist dieses Verhalten nicht ohne Bedeutung für die allgemeine Auffassung des Blutgefäßsystems und seine Beziehungen zu den Lymphräumen resp. zur Leibeshöhle und zeigt uns namentlich, dass die Blutgefäße mit den Lymphräumen zuerst in keiner Verbindung stehen und sich vollkommen unabhängig von letztern bilden.

II. Entwicklung der Branchiobdella.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Hirudineen entsprechen noch weniger den Anforderungen der modernen Embryologie als die der Anneliden, weswegen die Bearbeitung dieser Tiergruppe vom embryologischen Standpunkt aus um so wünschenswerter ist.

Die Eier von *Branchiobdella* findet man bekanntlich in großer Menge am Wohnort der ausgewachsenen Tiere, den Kiemenblättern des Flusskrebse. Die Eier sind ziemlich groß, vollkommen undurchsichtig, ovoid und von einer harten Schale bekleidet, die nach hinten sich in einen kleinen Stiel verlängert, welcher zur Befestigung des Eies an die Kiemenblätter dient. Außer dieser Schale ist die Eizelle von einer feinen Hülle bekleidet, welche letztere mit der Dotterhaut der Eier anderer Tiere verglichen werden kann. Die Eizelle besteht aus einem körnigen Dotter, welcher sich sehr schwer färben lässt und in seiner Mitte ein Keimbläschen enthält. An den jüngsten Eiern, die ich erlangen konnte, bemerkt man etwa in der Mitte des Körpers einen kleinen hellen Fleck, der in Schnitten sich als ein in der Bildung begriffenes Richtungsbläschen erweist. Man kann an Schnitten eine sehr distinkte Amphiasterfigur beobachten. Die Abtrennung des Richtungsbläschens und das weitere Schicksal desselben ist mir unbekannt geblieben. Die erste Furchung geht durch dieselbe Stelle, wo die Amphiasterfigur lag und teilt das Ei in zwei ungleiche Hälften; sie ist äquatorial. Durch die darauf folgende, ebenfalls äquatoriale Furchung wird das Ei in drei und hierauf in vier Blastomeren, drei

kleinere und ein größeres geteilt. Die kleinern, ersten Blastomeren scheinen dem vordern, das größere dem hintern Pol zu entsprechen. Nach der Bildung der ersten Makromeren entstehen gleichzeitig vier Mikromeren, welche scheinbar von jedem Makromer sich abtrennen und die ersten Ektodermzellen darstellen. Durch das Auftreten der ersten Ektodermzellen wird die Rücken- und die Bauchseite ange- deutet. Es ist bemerkenswert, dass bei *Branchiobdella* die ersten vier Mikromeren auf der Bauchseite und nicht auf dem obern Pol oder der Rückenseite auftreten. Die Furchung geht viel schneller auf der Bauchseite, als auf der Rückenseite vor sich. Die Ektodermzellen, welche teils durch die Vermehrung der ursprünglichen Mikromeren, teils durch die Abtrennung neuer Zellen von den Makromeren in ihrer Zahl zunehmen, bilden eine unregelmäßig gestaltete Platte, die sich immer mehr und mehr nach vorn und den Seiten des Eies aus- dehnt und die Makromeren bedeckt. Die Ektodermsschicht umhüllt endlich den vordern und die seitlichen Teile des Eies und lässt im hintern Teil nur vier Zellen unbedeckt, welche in zwei Reihen, zu zwei Zellen angeordnet sind. Die beiden Reihen scheidet wieder ein Strang aus Ektodermzellen. Diese Zellen teilen sich später weiter, jede für sich in zwei Teile und bleiben zweireihig angeordnet noch lange sichtbar. Sie nehmen dieselben Stellen wie die bekannten „ko- lossalen Zellen“ des *Clepsine*-embryo ein und können als Homologa derselben betrachtet werden.

In den ersten Furchungsstadien bildet sich zwischen den Ekto- dermzellen und den Makromeren eine kleine Furchungshöhle, welche nach der Bildung des Mesoderms allmählich verschwindet.

Das Ento- und Mesoderm bilden sich durch Teilung der Makro- meren, welche stetig von hinten nach vorn fortschreitet. Die obersten, abgeteilten Zellen bilden einen Zellenhaufen, welcher gerade unter dem Entoderm, an der Bauchseite des Embryo liegt und das Mesoderm darstellt. Die untern Zellen sind zuerst säulenförmig angeordnet und bilden eine Zellenschicht, aus der das Entoderm entsteht. Es gelang mir nicht, bestimmte Zellen zu unterscheiden, welche man für Urmeso- dermzellen erklären könnte.

Nachdem das Ei in seinem vordern und seinen seitlichen Teilen von Ektodermzellen bedeckt ist, bildet sich auf seiner Rückenseite, etwas vor den eben erwähnten Reihen großer Zellen eine kleine Ver- tiefung, deren Bedeutung mir bis jetzt etwas dunkel ist; möglicher- weise stellt sie die Anlage des obern Schlundganglion dar. Der vor- dere Teil des Embryo erscheint zu dieser Zeit in Form eines Hügels mit abgerundeten Enden und ist vom hintern Teil abgegrenzt.

Bis zu diesem Stadium ist die Bauchfläche des Embryo ganz glatt. Nach der Bildung der eben erwähnten Vertiefung tritt auf der Bauchfläche eine große Rinne auf, welche ich als Nervenrinne be- zeichnen will. Sie hat eine birnförmige Gestalt, ist im hintern Teil

bedeutend erweitert und endet vorn, in der Nähe des abgerundeten Endes des vordern Teils mit einer T förmigen Erweiterung. Die Nervenrinne ist von beiden Seiten durch eine Reihe ganz distinkter Zellen begrenzt. Die hintere Grenze der Nervenrinne bilden die erwähnten Reihen großer Zellen, welche den beiden seitlichen Zellreihen der Nervenrinne sich dicht anschließen.

Anfangs besteht die Nervenrinne aus einer Schicht platter Zellen, welche sich von den übrigen Ektodermzellen gar nicht unterscheiden. Bald darauf tritt eine bedeutende Vermehrung der Zellen der Anlage auf, infolge dessen die Nervenrinne sich bedeutend verdickt. Die Rinne selbst erscheint von außen verengt und abgeplattet. Querschnitte aus diesem Stadium zeigen, dass die Verengung der Rinne durch Schließung derselben verursacht ist. Die Nervenrinne verwandelt sich in ein Rohr, welches wir als Nervenrohr bezeichnen wollen. Die Verwandlung fängt im vordern Teil an und geht allmählich in den hintern über. An der Stelle, wo die Verwandlung stattfindet, bleibt noch lange eine seichte Vertiefung sichtbar, welche erst nach Abtrennung der Nervenanlage vom Ektoderm verschwindet. Die weiteren Entwicklungsvorgänge, welche beim Embryo nach Schluss der Nervenrinne vor sich gehen, können äußerlich verfolgt werden. Zunächst wollen wir uns ihnen zuwenden. Zur Zeit der Umbildung der Nervenrinne ändert sich auch die Form des hintern Teils vom Embryo: die zweireihig angeordneten Zellen teilen sich weiter bis sie endlich mit den übrigen Zellen des Ektoderms gleiche Größe besitzen und von denselben nicht mehr unterschieden werden können. Der früher abgeplattete, hintere Teil erscheint jetzt mehr abgerundet und ragt ebenfalls, gleich dem vordern Teil, hügel förmig vor. Diese hügel förmigen Vorsprünge repräsentiren das vordere und hintere Ende zweier medianer Wülste, welche die geschlossene Nervenrinne umgrenzen und den beiden Keimstreifen der übrigen Hirudineen (*Clepsine, Hirudo*) entsprechen. Der Unterschied zwischen den Keimstreifen von *Branchiobdella* und denen von *Clepsine* hat seinen Grund im Entwicklungsmodus derselben und besteht hauptsächlich darin, dass bei letztern die Keimstreifen viel früher als bei erstern entstehen und von der Rücken- zur Bauchseite wachsen, während sie bei *Branchiobdella* erst nach der Bildung der Nervenanlage auftreten. Sie stehen auch im letztern Falle mit der Bildung des Mesoderms im Zusammenhang, das in Form von zwei Längsbändern unter den Keimstreifen liegt. Die ersten Spuren der Segmentirung treten sehr früh auf und sind an den in Chromsäure gehärteten Präparaten in Form von kleinen, queren Halbringen schon von außen sichtbar. Das Nervensystem tritt an solchen Präparaten ebenfalls ziemlich scharf hervor.

Nachdem die Segmentation des Leibes angedeutet ist, tritt beim Embryo ein eigentümlicher Vorgang, die Umdrehung des Leibes zum

Vorschein. Bis jetzt war der Embryo nach der Rückenseite gebogen, während des Ausschlüpfens nimmt er eine entgegengesetzte Lage an. Die Lageveränderung wird durch die Umdrehung des Embryo um seine Längsaxe erreicht. Dieser Process fängt zunächst an den beiden Enden des Embryo an und setzt sich auf den mittlern Teil fort, wobei der Embryo sich sehr stark krümmt. Die Krümmungen des Embryo nach innen kann man äußerlich nach der Lage des Nervensystems und der Zoniten sehr gut verfolgen. Nach der Umdrehung liegt der Embryo wieder mit allen seinen Teilen in einer Ebene, ist aber mit seinen Enden nach der Bauch- und nicht mehr nach der Rückenseite, wie vorher, gebogen.

Während der Umdrehung des Embryo treten bei ihm die Differenzirungen des vordern und hintern Theils hervor. Der vordere Teil zeichnet sich durch einen verhältnissmäßig großen Abschnitt ohne äußere Segmentirung aus. An der Spitze des vordern Theils tritt die Anlage der Mundöffnung in Form einer spaltförmigen Vertiefung auf. Das hintere Ende erscheint zuerst in Form einer abgeschrittenen Platte, welche sich immer mehr und mehr abrundet, sich aushöhlt und allmählich die Form des Saugnapfes annimmt. Die Segmentirung des mittlern Theils zeichnet sich dadurch aus, dass jedes Körpersegment aus zwei Ringen besteht, von denen der eine dem Ganglion, der andere den Dissepimenten entspricht.

Die Entwicklung der Organe kann folgendermaßen kurz zusammengefasst werden.

1) Die Bauchganglienketten und das oberste Schlundganglion bilden sich aus zwei gesonderten Anlagen. Der Bauchstrang entsteht aus dem untern Teil des Nervenrohrs, der sich vom obern ziemlich früh abtrennt und durch die äußere Decke als ein dicker Zellenstrang durchschimmert. Die Höhle des Nervenrohrs verwandelt sich alsdann in einen zwischen dem Nervenstrang und der äußern Bedeckung liegenden Spalt, der endlich vollständig verschwindet. Die Segmentirung des Bauchstrangs tritt schon ziemlich früh auf. Was das obere Schlundganglion anbetriefft, so glaube ich, dass es aus der oben beschriebenen Ektodermplatte entsteht, welche ziemlich früh in Form einer großen Rinne der Rückenseite dem Vorderdarm anliegt. Die Ränder dieser aus zwei Zellenlagen bestehenden Rinne sind nach der Bauchseite gebogen und liegen schon in den frühern Stadien dem vordern Teil des Bauchstrangs dicht an; aus ihnen entstehen die Schlundkommissuren.

2) Das Mesoderm stellt zwei bandförmige Zellenhaufen dar, welche zu beiden Seiten des Nervenrohrs liegen und in der Mitte, resp. unter dem Nervenrohr durch eine kleine Brücke mit einander verbunden sind. Vorn sind die beiden Mesodermstreifen viel breiter als im mittlern Teil und nehmen nicht nur den Bauchteil, sondern auch die Seitenteile des Embryo ein. Die weitere Ausbildung des Mesoderms

bei *Branchiobdella* ist derjenigen anderer Anneliden vollkommen gleich. Sie besteht zunächst in der Teilung der Mesodermstreifen in die Ursegmente, welche in ihrem mittlern Teil etwas verdickt sind und deshalb äußerlich in Form von äußern Segmenten erscheinen. Erst in den spätesten Entwicklungsstadien treten im Ektoderm die ringförmigen Verdickungen auf, welche ihrer Zahl nach den mesodermalen Segmenten entsprechen und die äußern Segmente bilden. In jedem der mesodermalen Metameren bemerkt man ziemlich früh eine Teilung in eine äußere und innere Schicht (*Somatopleura* und *Splanchnopleura*), zwischen welchen die Leibeshöhle auftritt. Die Dissepimente bilden sich durch Verwachsung der vordern und hintern Wände der benachbarten Metameren, wie es auch bei den übrigen Anneliden der Fall ist. Im vordern und hintern Teil des Embryo bilden sich keine äußern Segmente, doch kann man auch hier die Teilung der Mesodermstreifen in eine Anzahl Mesomeren bemerken, welche ihrer Zahl nach der Ganglienzahl entsprechen. Der Unterschied der Mesomeren des vordern Teils von den echten Mesomeren des mittlern Teils besteht hauptsächlich in dem Mangel einer Leibeshöhle in den erstern, wo sie niemals vorkommt. Im Vergleich zu den mittlern Segmenten besitzen sie einen mehr embryonalen Charakter.

Die Leibeshöhle bildet sich verhältnismäßig spät. Vor ihrem Auftreten existirt eine andere Höhle auf der Rückenseite des Embryo, zwischen dem Ekto- und Entoderm. Sie liegt größtenteils im vordern Teil des Embryo und darf nicht mit der Furchungshöhle verwechselt werden, da sie erst nach dem Verschwinden der letztern erscheint. Sie erstreckt sich auch über den mittlern Teil des Embryo und trennt auch hier das Ento- und Ektoderm. Man könnte sie als primäre Leibeshöhle auffassen. In dieser Höhle geht das Wachstum der Mesodermstreifen vor sich. Die beiden Schichten derselben (*Somato-* und *Splanchnopleura*) wachsen von der Bauchseite zum Rücken, bis die erste sich unter die Haut, die letztere sich über das Entoderm gelagert haben. Hierdurch wird die primitive Leibeshöhle von der sekundären resp. stationären Leibeshöhle (Coelom) ersetzt.

Ueber die Entwicklung der Segmentalorgane bin ich bis jetzt noch nicht im Klaren.

3) Das Entoderm bildet eine solide Zellenmasse, welche durch den ganzen Embryo hindurehgeht und vorn und hinten dem Ektoderm unmittelbar anliegt. Die Berührungsstelle der beiden Keimblätter bezeichnet vorn die spätere Mundöffnung, hinten auf der Rückenseite den künftigen Anus. Der Vorderdarm und der Hinterdarm bilden sich ausschließlich aus dem Entoderm. Diese beiden Teile werden viel früher hohl als der Mitteldarm und zwar tritt die Höhlung im Vorderdarm viel früher als im Hinterdarm auf. Die MundEinstülpung des Ektoderms ist sehr flach und dient nur zur Bildung der innern epithelialen Bekleidung der Lippen, während alle

übrigen Teile, selbst die Kiefer, ausschließlich aus dem Entoderm entstehen. Das Gesagte gilt auch für den Hinterdarm. Die ektodermale Einstülpung erscheint hier in Form eines kurzen, feinen Rohrs, das unmittelbar bei der Analöffnung sich mit dem übrigen Teil des ebenfalls aus dem Entoderm entstehenden Hinterdarms verbindet.

Die Aushöhlung des Mitteldarms tritt erst kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryo auf. Sie entsteht infolge der bekannten Verflüssigung der centralen Masse des Entoderms. In das Epithel des Magendarms verwandeln sich nur die peripheren Zellen. Stets kann man noch bei ausgeschlüpften Würmern die noch unverdaute centrale Zellenmasse beobachten.

Die Divertikel des Mitteldarms, welche bei *Branchiobdella* viel schwächer entwickelt sind, als bei den übrigen Hirudineen, entstehen hier wie bei *Clepsine* infolge von Ausbuchtungen der Epithelwand durch die Dissepimente, aber erst nach der Bildung der Mitteldarmhöhle. Im Hinterdarm stößt man ebenfalls auf einige rudimentäre Divertikel, die aber hier infolge der eigentümlichen Stellung der Dissepimente noch viel schwächer ausgebildet sind.

Zum Vorkommen von Landschnecken.

Die Landschnecken zeigen eine große Akkommodationsfähigkeit an alle möglichen Verhältnisse, die Salzwüsten und die Regionen des ewigen Eises und Schnees allein ausgenommen. Bis in die afrikanisch-asiatischen Wüsten hinein dringt sogar noch eine *Helix* (*Euparypha desertorum* Forsk.) in Gemeinschaft mit einigen *Buliminus*-Arten von der Gruppe *Petraeus* Alb. vor. Landmollusken finden sich also fast überall; aber die einzelnen Formen zeigen große Empfindlichkeit für Wärme-, Feuchtigkeits-, Licht- und Luftveränderungen, so dass bestimmte Faunenfacies für jede Abstufung von einem Klima zum andern und für jede Höhen- und Wärmezone zum Ausdruck kommen. Hierin ist der Grund für gewisse Analogien zu suchen, welche zwischen der Verbreitung mancher Mollusken einerseits und derjenigen mancher höhern Pflanzenarten, als der Lokomotion gänzlich entbehrender Wesen, andererseits bestehen — abgesehen von den Fällen, wo Schneckenarten an das Vorkommen gewisser Gewächse gebunden sind, wo demnach von keiner Verbreitungsanalogie, vielmehr nur von Verbreitungsabhängigkeit die Rede sein kann.

Die Frage, inwieweit die geognostische Beschaffenheit der Bodenunterlage das lokale Vorkommen von Landschnecken beeinflusse, ist schon vielfach und in recht verschiedener Weise besprochen worden; aus dem Studium der betreffenden Literatur allein kann man sich nur eine Ansicht bilden, nämlich die, dass die Zahl der Meinungen derjenigen der Autoren gleichkomme. Wenn man dem einen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Salensky Wladimir

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden 198-208](#)