

# Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten.

Erster Theil<sup>1</sup>.

Von

Dr. C. v. Wistinghausen  
in Berlin.

Mit Tafel 6 und 7.

---

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine genaue historische Übersicht der Mittheilungen, die über den anatomischen Bau und die Biologie der Nereiden von verschiedenen Forschern im Lauf der Zeit gemacht worden sind, hier zusammenzustellen; jedoch glaube ich einige Angaben von EHLERS und CLAPARÈDE über die verschiedenen Formen, unter denen die Nereiden, speciell *Nereis Dumerilii*, auftreten, hier berücksichtigen zu müssen, da erstens in dieser Arbeit oft darauf Bezug genommen wird und zweitens meine Beobachtungen nicht ganz mit denjenigen CLAPARÈDE'S übereinstimmen.

Die Nereiden treten bekanntlich, abgesehen von einigen Übergangsstadien, unter zwei ganz verschiedenen Formen auf, nämlich als *Nereis* und als *Heteronereis*. Die Veränderungen, welche *Nereis* bei der Umwandlung in die *Heteronereis*-Form erleidet, wirken so umformend auf den Gesamthabitus, dass CUVIER, M. EDWARDS und GRUBE *Nereis* und *Heteronereis* als zwei verschiedene Genera beschrieben. EHLERS<sup>2</sup> gelang es den Beweis zu liefern, dass *Heteronereis* nur eine Formwandlung von *Nereis* sei.

---

<sup>1</sup> Ich hatte die Absicht, den zweiten Theil, die Organogenie, unmittelbar folgen zu lassen, sehe mich aber aus verschiedenen Gründen dazu gezwungen, meine Arbeiten zu unterbrechen, so dass der zweite Theil nicht vor Jahresfrist erscheinen kann.

<sup>2</sup> EHLERS. Die Borstenwürmer Leipzig 1865. II. Abtheilung.

EHLERS unterschied zwei Formen, unter denen überhaupt Nereiden auftreten: die atoke (*Nereis*-Form) und die epitoke (*Heteronereis*-Form); er war der Ansicht, dass nur die letztere sich fortpflanzen könnte, während die atoke Form niemals geschlechtsreif sei, wohl unreife Eier besäße, aber erst, wenn sie die Umwandlung zur epitoken Form durchlaufen hätte, geschlechtsreif würde. Diese Ansicht entsprach jedoch nicht vollkommen den Thatsachen. CLAPARÈDE<sup>1</sup> bestätigte die EHLERS'schen Angaben in so fern, dass *Heteronereis* eine Formwandlung von *Nereis* sei, wies jedoch nach, dass beide Formen geschlechtsreif seien.

In welchem Verhältnis stehen nun diese beiden Formen zu einander? Um der Lösung dieser Frage näher zu treten, unterzog CLAPARÈDE die verschiedenen Formen der Nereiden einer sorgfältigen Untersuchung und gelangte zu dem überraschenden Resultate, dass der Formenreichthum der Nereiden viel größer sei, als bisher angenommen war, und dass beispielsweise die Species *Nereis Dumerilii* unter 5 verschiedenen Formen aufträte, von denen 3 der *Nereis*- und 2 der *Heteronereis*-Form angehören sollten. Es sind folgende:

- 1) Die kleine *Nereis Dumerilii* (Form A), Länge 12—15 mm. 30—45 Segmente. Von den *Nereis*-Formen sollte nach CLAPARÈDE nur diese geschlechtsreif werden.
- 2) Die zweite *Nereis*-Form (Form B) unterscheidet sich von der vorübergehenden nur in der Größe, hat 50—75 Segmente. CLAPARÈDE war der Meinung, dass diese Form nicht geschlechtsreif würde, und bezeichnete sie als »entièrement dépourvus de tous caractères sexuels« (pag. 65).
- 3) Die dritte *Nereis*-Form bildet die Übergangsform zur großen *Heteronereis*; sie unterscheidet sich von den beiden vorübergehenden hauptsächlich in Größe und in Färbung. Sie wird in dieser Form nicht geschlechtsreif, enthält aber unreife *Heteronereis*-Eier. CLAPARÈDE bezeichnet dieselbe als phase épigame.
- 4) Die kleine *Heteronereis*-Form erreicht die Größe von 20—40 mm, hat 65—75 Segmente und tritt in den Monaten Januar bis März pelagisch auf.
- 5) Die große *Heteronereis*-Form findet man nur in Tuben, aber niemals pelagisch schwimmend. Die Eier der beiden *Heteronereis*-Formen sind verschieden.

<sup>1</sup> CLAPARÈDE, Les Annelides chétopodes du Golfe de Naples. Supplément 1870.

Während eines längeren Aufenthalts in Messina<sup>1</sup> und Neapel habe ich mich mit der Entwicklung von *Nereis Dumerilii* eingehender befasst und dabei über die verschiedenen Formen Folgendes beobachtet:

- 1) Die kleine *N. Dumerilii*, wie sie CLAPARÈDE schildert, ist, so lange sie die von ihm angegebene Größe von 12—15 mm hat, nicht geschlechtsreif, und ich halte dieselbe für eine Jugendform der nächstfolgenden
- 2) zweiten *Nereis*-Form; diese wird in Messina und Neapel geschlechtsreif, und die Eier sind Gegenstand meiner Untersuchung gewesen. Die geschlechtsreife *N. Dumerilii* ist 15—30 mm lang, hat 50—75 Segmente und ist getrenntgeschlechtlich. In Messina fand ich vom April bis Ende Juli, in Neapel von Anfang December an in den Tuben dieser Form befruchtete Eier. Man trifft unter dieser Form jedoch oft Individuen an, die nicht geschlechtsreif werden; diese nehmen, wie ich es in meinen Aquarien beobachten konnte, an Größe mit der Zeit bedeutend zu und wachsen zur
- 3) dritten *Nereis*-Form aus, welche 55—65 mm lang wird; die Farbe schimmert am Kopf und den vorderen Segmenten ins Bläuliche. In den Tuben dieser Art findet man niemals Eier, die Thiere selbst enthalten unreife *Heteronereis*-Eier. Diese Form bildet das Übergangsstadium zur
- 4) großen *Heteronereis Dumerilii*. Die Umwandlung findet in Messina im Juni und Juli statt, geschlechtsreif wird diese Form im August.
- 5) Die kleine *Heteronereis*-Form tritt im Februar—März pelagisch auf und ist dann geschlechtsreif. Sie entwickelt sich aus der kleinen *Nereis*-Form. In Neapel fand ich in den Herbstmonaten September und October die kleine *Nereis*-Form in Umwandlung zur *Heteronereis*; die Veränderungen an den Rudern und Augen waren zum Theil schon vorhanden.

Überblicken wir nochmals das Verhalten der verschiedenen

---

<sup>1</sup> Während meines Aufenthalts in Messina hatte Prof. KLEINENBERG die Liebenswürdigkeit mir einen Arbeitstisch in seinem zoologischen Institut zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm hiermit auch öffentlich meinen verbindlichsten Dank abstatte.

Formen von *Nereis* und *Heteronereis Dumerilii*, so lassen sich die Resultate der Untersuchung etwa wie folgt zusammenfassen: Die jugendliche *N. Dumerilii* wird entweder schon als *Nereis* geschlechtsreif, wenn sie die Größe von 15—30 mm erreicht, oder sie wandelt sich in die kleine *Heteronereis*-Form um und wird erst als solche geschlechtsreif. Die Eier der geschlechtsreifen *N. Dumerilii* enthalten reichlich Nahrungsdotter, werden in Tuben abgelegt und entwickeln sich direct ohne Metamorphose. Die kleine *Heteronereis* hingegen tritt im Frühjahr in großen Schwärmen pelagisch auf und legt die Eier in Gallerthauften an der Oberfläche des Wassers ab; die Eier enthalten wenig Nahrungsdotter und entwickeln sich indirect, mit Metamorphose (Trochophoralarve). Aus unbekanntem Gründen werden jedoch eine Anzahl von Individuen der *Nereis*-Form, wenn sie die oben angeführte Länge der geschlechtsreifen *Nereis* erreicht haben, nicht geschlechtsreif, wandeln sich auch nicht in die kleine *Heteronereis* um, sondern nehmen mit der Zeit bedeutend an Größe zu, erreichen eine Länge von circa 65 mm, werden aber in dieser Form niemals geschlechtsreif, sondern verwandeln sich zur Zeit der höchsten Geschlechtsreife in die große *Heteronereis*. Die Eier der letzten Form enthalten wenig Nahrungsdotter und werden in Tuben abgelegt. Die große *Heteronereis* tritt niemals pelagisch auf. Wie die Entwicklung verläuft, ob mit, ob ohne Metamorphose, ist unbekannt, doch glaube ich aus dem geringen Gehalt der Eier an Nahrungsdotter schließen zu können, dass ersteres der Fall ist.

In welchem Verhältnisse diese Formen zu einander stehen, ob die Nachkommen einer jeden Form nur in derselben Form geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen, oder ob die jugendliche *Nereis Dumerilii* je nach den äußeren Lebensbedingungen bald als kleine *Heteronereis*, bald als *Nereis*, bald als große *Heteronereis* geschlechtsreif wird, das sind Fragen, die noch vollkommen unbeantwortet geblieben sind.

Bemerken will ich noch, dass alle 3 Formen getrenntgeschlechtlich sind.

#### Eiablage und Tubenbau.

*Nereis Dumerilii* besitzt in der Körperwand eine große Anzahl von Hautdrüsen, die bald als einzelne Follikel, bald zu größeren Gruppen vereinigt über den ganzen Körper verbreitet sind. Außer-

dem finden sich Haufen von großen Drüsenzellen auch an jedem Parapodium, 3 am oberen, 2 am unteren Aste. Das Secret dieser beiden Arten von Hautdrüsen wird durch Porenkanäle nach außen entleert, nimmt sofort eine zähe lederartige Consistenz an, bildet um das Thier herum eine Hülse und liefert so das Material für die zu bauende Röhre. Diese besteht nur aus dem erstarrten Secret; es werden keine Fremdkörper, nie kleine Steinchen oder Algenpartikel zum Bau verwendet. Anfangs sind die Wandungen fast glashell durchsichtig, mit der Zeit jedoch nehmen sie eine opake gelbliche Farbe an. Das Lumen der Röhre ist ungefähr einhalbmal größer als der Durchmesser des Thieres selbst; die Länge ist sehr verschieden, gewöhnlich jedoch doppelt so groß wie das Thier. Das eine Ende der Tube ist geschlossen, das andere offene dient als Ausführgang. Die Tuben werden zwischen Algen angelegt; mit Vorliebe wird *Gelidium corneum* und *Ulva lactuca* gewählt.

Die Eiablage habe ich an Thieren beobachtet, die ich in Aquarien hielt. Ich nahm zu diesem Zweck flache Glasschalen, die halb mit filtrirtem Seewasser gefüllt wurden, legte einige nicht allzu große Stücke von *Ulva lactuca* hinein und bedeckte die Gefäße mit Glasscheiben. *Ulva lactuca* dient einerseits den Thieren als Nahrung, andererseits erzeugt sie reichlich Sauerstoff, so dass das Wasser in den Gefäßen stets genügend davon enthält. Das Wasser muss, sobald es sich anfängt zu trüben und einen leicht putriden Geruch annimmt, sofort gewechselt werden. Die Würmer kann man in so eingerichteten Aquarien sehr lange Zeit halten: man muss nur darauf achten, dass erstens nicht zu viel Exemplare in einem Gefäße vorhanden sind und zweitens das Wasser stets frisch bleibt.

Das Weibchen legt die Tuben theils an den Glaswänden des Gefäßes, theils zwischen den Algen an. Das Männchen hält sich in der Nähe der Tube auf und sucht jeden sich nähernden Gefährten oft nach heftigen Kämpfen zu vertreiben. Einige Zeit vor der Eiablage befindet sich das ♂ stets in der Tube; Eiablage und Spermaabgabe findet zu gleicher Zeit statt. Wenn kein ♂ vorhanden ist, so kriecht das ♀ aus der Röhre und lässt die Eier auf den Boden des Gefäßes oder auf Algen fallen; die so abgelegten Eier sind dann stets unbefruchtet und entwickeln sich nicht.

In den Tuben werden die befruchteten Eier in einer einschichtigen Lage an der inneren Wand abgelegt; vom Innenraum sind sie jedoch durch eine ganz dünne Membran geschieden, welche sie vor directem Contact mit dem Wasser schützt. Das ♂ verlässt nach

Befruchtung der Eier die Tube, das ♀ hingegen bleibt während der ganzen Dauer der Entwicklung darin und bewegt sich beständig in schlangenartigen Windungen, um dadurch den Zufluss sauerstoffreichen Wassers zu ermöglichen. Wird es aber daraus vertrieben, so entwickeln sich die Eier nicht weiter und sterben ab.

Die Entwicklungsdauer der Eier wird von der Temperatur des Wassers stark beeinflusst, ja in einem solchen Grade, dass ich auf eine Angabe der Zeitdauer und auf Eintheilung in Zeitperioden vollkommen verzichten musste, weil je nach der Temperatur die Entwicklung um das Doppelte, sogar Dreifache verlangsamt oder beschleunigt wurde. Beispielsweise war in Messina im April nach 30 Stunden die Epibolie beendet, in Neapel dagegen im Januar erst nach 70 Stunden! Von April bis Juli entwickelten sich die Eier in meinen Aquarien vollkommen normal und Missbildungen bekam ich äußerst selten zu Gesicht. Hingegen in den Wintermonaten, bei einer Durchschnittszimmertemperatur von 12° C., entwickelten sie sich fast durchweg abnorm. In den von den Fischern frisch gebrachten Tuben waren die Embryonen normal entwickelt: ließ ich aber die Tuben in den Wintermonaten in meinen Aquarien liegen, so waren nach 24 Stunden sämtliche Embryonen entweder abgestorben oder hatten sich anomal weiter entwickelt.

#### Methoden der Untersuchung.

Ogleich bei dieser Untersuchung im Allgemeinen nur die gebräuchlichen Methoden angewendet worden sind, so scheint es mir doch geboten zu sein, sie hier ausführlich mitzutheilen, weil das Nereidenei dem Forscher in vieler Hinsicht recht viel Schwierigkeiten bereitet und das Auffinden der passenden Methoden meist mit viel Aufwand von Zeit und Mühe verbunden war.

Um eine ununterbrochene Serie der Entwicklungsstufen, insbesondere der ersten Furchungsstadien, zu erhalten, ist es durchaus nothwendig, die Nereiden in Aquarien zur Eiablage zu bringen. Zu diesem Zwecke benutzte ich flache Glasschalen, in der oben pag. 45 angegebenen Weise. Aus dem frisch gebrachten Material werden diejenigen ♀ ausgesucht, welche strotzend mit Eiern gefüllt sind, sich also kurz vor Eintritt der Laichung befinden; geschlechtsreife ♂ giebt es stets in genügender Menge, man Sorge aber dafür, dass ungefähr dreimal so viel ♂ wie ♀ in den Aquarien sich befinden. Das ♀ ist leicht zur Eiablage zu bringen. Sobald man es ins

Aquarium gesetzt hat, baut es sich eine Tube und legt nach einigen Tagen, in Messina regelmäßig zwischen 11 und 12 Uhr Morgens, darin die Eier ab, die dann vom ♂ befruchtet werden (s. oben pag. 45).

Will man der Tube eine Anzahl Eier entnehmen, so macht man am geschlossenen Ende mit einer feinen Schere einen kleinen Einschnitt und saugt mit einer feinen gebogenen Glaspipette, an deren Ende ein Gummihütchen befestigt ist, eine beliebige Anzahl Eier auf. Das ♀ verklebt den Einschnitt wieder, um das Eindringen des Seewassers zu verhüten und die Embryonen vor directem Contact mit dem Wasser zu schützen. Beim Einschneiden und Einführen der Pipette muss man recht vorsichtig zu Werke gehen, um das ♀ nicht zu vertreiben; sobald es nämlich die Tube verlässt, hört die Entwicklung der Eier auf. Dies kann auch bei einiger Vorsicht leicht verhütet werden: beispielsweise habe ich alle viertel Stunden aus ein und derselben Tube Eier entnommen, ohne dass das ♀ sich stören ließ.

Die Furchung, sowie die Entstehung der Mikromeren, Encephaloblasten und Somatoblasten lassen sich am lebenden Embryo leicht verfolgen, jedoch schon bei beginnender Theilung der Mikromeren sind die von nun an sich abspielenden Vorgänge am lebenden Embryo nicht mehr in genügender Deutlichkeit wahrzunehmen, weil die vollkommen durchsichtigen Elemente des Blastoderms auf den dotterreichen, ganz undurchsichtigen Makromeren nicht mehr zu erkennen sind. Man ist in Folge dessen vollkommen auf das Studium der Oberflächenbilder conservirter Embryonen angewiesen; verfügt man jedoch über eine ununterbrochene Serie der Entwicklungsstufen, so kann man mit Hilfe dieser Methode die Entwicklung von Stufe zu Stufe verfolgen.

Für das Studium der Oberflächenbilder eignen sich am besten die mit der KLEINENBERG'schen Pikrinschwefelsäure conservirten Eier. Die Pikrinschwefelsäure wurde folgendermaßen hergestellt: zu 100 Raumtheilen einer vollkommen gesättigten wässerigen Lösung von Pikrinsäure werden 2 Raumtheile concentrirter Schwefelsäure und 300 Raumtheile Aqua destillata hinzugefügt. Nach Zusatz der Schwefelsäure schlagen sich Pikrinsäurekristalle nieder, jedoch wird der Niederschlag nicht abfiltrirt, er löst sich nach Zusatz der 300 Raumtheile Aqua destillata wieder vollkommen auf. Die Eier werden  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden in der Pikrinschwefelsäure gelassen, alsdann 2 Tage in 70<sup>0</sup>/<sub>100</sub>igem Alkohol ausgewaschen, der häufig, insbesondere in den ersten

Stunden, gewechselt werden muss, und schließlich in 90%igen Alkohol übertragen.

Von den übrigen zahlreichen Conservierungsflüssigkeiten waren von vorn herein diejenigen ausgeschlossen, welche die Dottermassen in irgend einer Weise dunkel tingiren, weil so conservirte Eier keine guten Oberflächenbilder ergaben, und es auch in Folge dessen bei der Einbettung in Paraffin nicht möglich war, den Embryonen die gewünschte Lage zu geben. Hierzu gehörte auch leider eine gleich zu erwähnende modifizierte FLEMMING'sche Lösung, die sonst in Hinsicht der Erhaltung der histologischen Structur mir die besten Resultate lieferte.

Die sonst so beliebte Mischung von Sublimat mit Eisessig hat sich bei der Conservirung der *Nereis*-Eier absolut nicht bewährt. Ich habe sie in den verschiedensten Mischungen angewendet, jedoch war eine Gesamtschrumpfung der Eier unausbleiblich. Verhältnismäßig günstige Resultate, aber nur für Oberflächenbilder, erhielt ich noch mit folgender Mischung: Concentrirte Sublimatlösung 100 Theile, Aqua destillata 100 Theile, Eisessig 5 Theile. Die Eier wurden in dieser bis auf 40° Celsius erwärmten Lösung 5 Minuten gelassen, alsdann direct in 50%igen Alkohol gebracht, wo sie bis 2 Stunden blieben, in 70%igem Alkohol ausgewaschen und aufbewahrt. Sie geben ganz gute Oberflächenbilder, eignen sich jedoch nicht zum Studium der Schnitte, weil die histologische Structur schlecht erhalten ist und die Zellgrenzen nicht hervortreten. Außerdem lassen sich die Eier schlecht aufbewahren, da nachträgliche Schrumpfung in einigen Wochen eintritt.

Größere Embryonen, welche schon durch ihre äußere Form eine Orientirung behufs Anfertigung von Schnitten ermöglichen, wurden ausschließlich mit einer modifizierten FOL-FLEMMING'schen Lösung conservirt: 1%ige Osmiumsäure 1—1,5 Raumtheile, 1%ige Chromsäure 25 Raumtheile, 2%ige Essigsäure 5 Raumtheile, Wasser 70 Raumtheile. Die Embryonen werden 1 Stunde in der Lösung gelassen, alsdann 24 Stunden in Wasser ausgewaschen, auf 3 Stunden in 50%igen Alkohol übertragen und in 70%igem Alkohol aufbewahrt. Mit keiner anderen Conservierungsflüssigkeit habe ich so gute Resultate erzielt: die histologische Structur ist vorzüglich erhalten, die Zellgrenzen sind scharf und die Tinctionsfähigkeit lässt nichts zu wünschen übrig.

Für die Gewinnung guter Oberflächenbilder eignet sich die KLEINENBERG'sche alkoholische Hämatoxylinlösung am besten. Alle wässrige oder schwach alkoholische Farbstofflösungen konnten nicht

angewendet werden, weil leicht eine Quellung der Eier eintrat; die alkoholische Boraxcarminlösung färbt hingegen die Dottermassen mit, und so waren keine guten Oberflächenbilder mit ihr zu erzielen.

In der alkoholischen Hämatoxylinlösung ließ ich die Eier 2 Stunden liegen, alsdann wurden sie in ganz schwach angesäuertem 70 %igen Alkohol entfärbt, dann auf 24 Stunden in 90 %igen und auf 24 Stunden in absoluten Alkohol gebracht. Man muss nur dafür sorgen, dass die Säure vollständig ausgewaschen wird, da sonst leicht der Farbstoff mit der Zeit vollständig aus den Präparaten schwindet. Gewöhnlich genügt schon das 24stündige Verweilen der Eier in 90 %igem Alkohol, um die Säure zu entfernen, jedoch zog ich es vor die Eier, besonders wenn sie in Schnitte zerlegt werden sollten, aus dem angesäuerten Alkohol auf einige Minuten in ein Uhrsälchen mit 70 %igem Alkohol zu übertragen, dem ich 3—5 Tropfen einer alkoholischen Lösung von Natron bicarbonicum hinzugefügt hatte. Natron bicarbonicum wird in 70 %igem Alkohol heiß gelöst, die erkaltete Lösung filtrirt. Es löst sich nur wenig in Alkohol, jedoch genug, um die Säure in den Objecten vollständig zu neutralisiren. Das Natron bicarbonicum ist den ammoniakalischen Lösungen weit vorzuziehen, weil es die Gewebe nicht im geringsten angreift.

Die Herstellung der KLEINENBERG'schen Hämatoxylinlösung ist leider mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, und nur in den seltensten Fällen gelingt sie überhaupt. Die Ursachen hierzu liegen erstens am Hämatoxylin und zweitens am Alaunzusatz. Der Alaun löst sich so gut wie gar nicht im Alkohol, hingegen löst sich die Schwefelsäure des Alauns sehr leicht, und je nachdem man nun vom Alaun viel oder wenig nimmt und ihn fein gerieben oder in Stücken dem Alkohol hinzufügt, geht viel oder wenig Schwefelsäure in den Alkohol über, und die so hergestellte Lösung reagirt bald schwach bald stark sauer. Beim Zusatz der Chlorecaliumlösung zur Alaunlösung bildet sich ein Niederschlag von Gips und freie Salzsäure. Die filtrirte Chlorecaliumalaunlösung enthält also Chlorecalium, Chloraluminium und freie Salzsäure. Vom Gehalt an letzterer hängt die Farbe und Tinctionsfähigkeit ab: bei Gegenwart von viel freier Salzsäure ist die Lösung röthlich braun, die Färbekraft gering, bei Gegenwart von wenig Salzsäure nimmt die Lösung eine tiefe blauviolette Farbe an und ist die Tinctionsfähigkeit vorzüglich; enthält die Lösung keine freie Salzsäure, so fällt das Hämatoxylin aus. Bemerken will ich jedoch, dass einige Hämatoxylinarten die gewünschte tiefe blauviolette Farbe in der Lösung überhaupt nie annehmen und doch gut färben.

Wer sich mit der Herstellung der KLEINENBERG'schen Hämatoxylinlösung nicht abquälen will, dem rathe ich, dieselbe aus dem chemischen Laboratorium von Dr. GRÜBLER in Leipzig zu beziehen. Ich habe sie wiederholt von dort bezogen und stets damit bei *Nereis*-Embryonen vorzügliche Resultate erhalten.

Neuerdings habe ich auf Anrathen von Professor P. MAYER meine Versuche auch mit dem Hämatein angestellt. Dieses scheint leider wie das Hämatoxylin kein chemisch reiner Körper zu sein und in Folge dessen verhält es sich, je nachdem aus welcher Fabrik bezogen, verschieden. Mit Hämatein von MERCK in Darmstadt habe ich mir eine gut färbende Lösung folgendermaßen hergestellt:

Es werden 9 g Chlorecalcium in 6 cem 70%igem Alkohol gelöst, 0,3 g fein zerriebener Alaun hinzugefügt und langsam erhitzt, bis die Lösung einmal aufkocht. Ferner werden 0,5 g fein zerriebener Ammoniakalaun in 30 cem 70%igem Alkohol langsam erhitzt, bis die Flüssigkeit einmal aufkocht. Von der ersten Lösung werden 3 Theile mit 24 Theilen der zweiten Lösung vermischt und der Niederschlag wird abfiltrirt. Auf ein Uhrschildchen dieser Lösung fügt man 1—2 Tropfen einer gesättigten Lösung von Hämatein in absolutem Alkohol. Die Eier verbleiben 1 Stunde darin und werden in schwach angesäuertem Alkohol entfärbt.

Eine Orientirung des Embryos behufs Anfertigung von Schnitten ist bei den Nereidenembryonen sehr leicht. In den frühen Entwicklungsstufen dienen die Somatoblasten und ihre Descendenten, welche schon mit der Lupe zu erkennen sind, in den späteren Stadien die ventrale Rumpfanlage zur leichten Orientirung, und man kann ohne Schwierigkeiten dem Embryo im flüssigen Paraffin jede gewünschte Lage geben, so dass die Schnittrichtung auf das genaueste zu bestimmen ist.

#### Bau des reifen Eies.

Das reif abgelegte Ei von *Nereis Dumerilii* hat eine sphärische Gestalt: die Hauptachse, die Verbindung zwischen animalein und vegetativem Pol, ist verkürzt. Die Größe der reifen Eier, verschiedenen Tuben entnommen, unterliegt oft verhältnismäßig recht bedeutenden Schwankungen; die Länge der Hauptachse variiert zwischen 260—310  $\mu$ , die der Querachse zwischen 290—390  $\mu$ . Ähnliches kommt übrigens auch bei Eiern anderer Chaetopoden, z. B. Aphroditeen, wie KLEINENBERG angiebt, vor: bei *Lopadorhynchus* beobachtete derselbe Autor

häufig genug, dass von zwei Larven der nämlichen Ausbildungsstufe die eine um die doppelte, ja sogar dreifache Größe die andere übertraf, und KLEINENBERG glaubt auch hier annehmen zu können, dass diese auffallende Ungleichheit auf ursprüngliche Größenverschiedenheiten der Eier zurückzuführen sei. So beträchtliche Größenunterschiede konnte ich bei *Nereis Dumerilii* in den späteren Entwicklungsstadien nicht constatiren; freilich machen auch hier sich Größenverschiedenheiten geltend, jedoch sind sie den oben angeführten Maßangaben proportional.

Die Farbe der Eier ist hellgelb; das Ei selbst ist bei durchfallendem Lichte betrachtet vollkommen undurchsichtig. Am oberen, animalen Pol bemerkt man eine nahezu kreisförmige, dellenartig erscheinende Vertiefung; hier findet sich eine dichtere Ansammlung des Bildungsdotters und von hier aus beginnt auch das Ei sich zu zerklüften. Der Nahrungsdotter ist reichlich vorhanden und besteht aus kleinen gelben Kugeln; zwischen denselben sieht man den Bildungsdotter als ein feinkörniges Protoplasma vertheilt.

Das Ei ist umgeben von einer ziemlich starken Dotterhaut und von einer dicken, glashell durchsichtigen Gallerthülle, deren Durchmesser circa 78  $\mu$  beträgt. Bei Eiern von *Nereis Dumerilii* schwindet diese Gallerthülle sehr bald und ist am 2. oder 3. Tage der Entwicklung nicht mehr nachweisbar; es scheint, dass sie von den sich entwickelnden Embryonen als Nahrung resorbirt wird. Die Dotterhaut wird nicht abgeworfen, sondern bildet schließlich die Cuticularechicht des Annelids.

Auf eine Untersuchung der feineren Vorgänge, die sich im Inneren der Eizelle vor und nach Befruchtung abspielen, habe ich von vorn herein verzichtet, da die dotterreichen Eier wegen ihrer Undurchsichtigkeit dafür ein sehr ungünstiges Object sind.

#### Furchung (Tafel 6).

Ungefähr eine Stunde nach der Befruchtung des Eies beginnt die Furchung. Sie ist total und inäqual. Das Ei wird zuerst durch eine meridionale Furche in zwei Blastomeren getheilt, von denen die eine größer ist (Fig. 1 und 2), alsdann erfolgt die zweite Theilung, die ebenfalls meridional verläuft und nahezu rechtwinklig die erste Furchungsebene schneidet. Durch die zweite Furche wird das größere Segment in zwei ungleiche (Fig. 3 *A* und *B*), das kleinere in zwei gleiche Theile (*C* und *D*) zerlegt, so dass das Ei in vier Blastomeren

zerfällt, von denen drei gleich groß sind, die vierte (*A*) aber an Größe die anderen übertrifft (Fig. 3).

Nach Ablauf der zweiten Theilung bemerkt man am animalen Pol, jetzt viel deutlicher als früher, an den Spitzen der Blastomeren eine kreisförmige Ansammlung von Bildungsdotter, die sich mehr und mehr von dem übrigen dotterreichen Inhalt der Blastomeren abzugrenzen beginnt; Anfangs ist sie flach scheibenförmig, alsdann aber wölbt sich an dieser Stelle aus den Spitzen der 4 Blastomeren das Protoplasma hervor und bildet 4 gleichgroße halbkugelförmige Erhöhungen, die sich dann von den Blastomeren abschnüren und 4 halbkugelförmige Zellen von gleicher Größe darstellen (Fig. 4 und 5). Diese 4 Micromeren bestehen nur aus Protoplasma und enthalten keine Dotterelemente; die großen Kerne erkennt man erst nach Anwendung von Reagentien. Aus diesen vier Micromeren entstehen die Kopflappen, aus denen sich Gehirn und Sinnesorgane des Kopfes entwickeln; aus diesem Grunde werden hier die vier ersten Micromeren als Encephaloblasten bezeichnet.

Nach kurzer Pause schnüren sich von den 4 Macromeren am animalen Pol in derselben Weise wiederum 4 Zellen ab, die hinter und zwischen den Encephaloblasten erscheinen; von diesen neuentstandenen Zellen sind 3 gleich groß und stimmen in der Größe mit den Encephaloblasten überein, während diejenige, die aus der größten Macromere *A* sich abschnürt, die anderen bedeutend an Größe übertrifft (Fig. 6).

Diese große Zelle sei hier als Somatoblast I bezeichnet. Es wiederholt sich dieser Vorgang genau in derselben Weise: abermals schnüren sich aus den Macromeren *B*, *C*, *D* 3 gleichgroße Micromeren ab, während aus der größten Macromere *A* eine große Zelle, Somatoblast II, sprosst (Fig. 7).

Somatoblast I und II bilden die Keime, aus denen der ganze Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes, sich entwickelt.

Betrachten wir auf dieser Entwicklungsstufe das sich furchende Ei, so sehen wir, dass von den 4 Macromeren sich bisher 12 Zellen abgeschnürt haben: zuerst die 4 Encephaloblasten, dann 3 Micromeren und Somatoblast I, dann nochmals 3 Micromeren und Somatoblast II (Fig. 7).

Hiermit ist die Trennung der ectodermalen Elemente von den entodermalen beendet, und die Macromeren bringen jetzt keine Micro-

meren mehr hervor. Sie stellen die 4 Urentodermzellen dar, welche außer den Entodermelementen noch reichlich Nahrungsdotter enthalten; sie bleiben in ihrer äußeren Form lange Zeit hindurch unverändert, so dass sie, namentlich durch die charakteristische Form der größten Macromere *A*, eine Orientirung über Vorn und Hinten, Oben und Unten am Embryo leicht ermöglichen. Die große Macromere *A* und Macromere *B* bilden die dorsale Fläche des künftigen Embryos, *C* und *D* die ventrale; daher wird die Furehe zwischen *C* und *D* Ventralfurehe genannt: sie entspricht genau der Medianlinie des Embryos. Die Furehe zwischen *A* und *B* mag Dorsalfurehe heißen, die Furchen zwischen *A* und *D* einerseits und zwischen *B* und *C* andererseits sind Lateralfurchen (Fig. 3).

### Die Bildung der Keimblätter.

#### Entstehung des Ectoderms (Tafel 6).

Das äußere Keimblatt zeigt eine so frühzeitige Differenzirung, dass eine gesonderte Besprechung der einzelnen Theile nothwendig erscheint. Es lassen sich drei Arten von Zellen unterscheiden, welche das äußere Keimblatt zusammensetzen:

- 1) Die Descendenten der Micromeren.
- 2) Die Descendenten der Encephaloblasten.
- 3) Die Descendenten der Somatoblasten.

Schicksal der Micromeren und ihrer Descendenten. Mit Ausnahme der Encephaloblasten und Somatoblasten schnüren sich im Ganzen 6 Micromeren von den Macromeren ab; alle liegen auf der oberen Polfläche und erscheinen als helle halbkugelförmige Zellen in der Größe der Encephaloblasten. Nachdem sich die ectodermalen Elemente von den entodermalen getrennt und die letzten drei Micromeren sich abgeschnürt haben, beginnen sich die Micromeren durch Theilung zu vermehren. Zuerst theilen sich die mit Somatoblast I gleichzeitig entstandenen 3 Micromeren, die übrigen theilen sich ebenfalls schnell hinter einander und bilden schließlich eine kappenförmige Zellenmasse, welche das obere Drittel der Macromeren umfasst: im Centrum dieser kappenförmigen, aus den Descendenten der Micromeren bestehenden Zellenmasse liegen die noch ungetheilten 4 Encephaloblasten, durch ihre Größe und durch ihre großen Kerne von den Descendenten der Micromeren wesentlich unterschieden (Fig. 8). Durch fortschreitende Theilung vermehren sich

die Descendenten der Micromeren, verlieren mehr und mehr ihr ursprüngliches Aussehen und bilden schließlich große, flache Zellen mit verhältnismäßig kleinen Kernen. Auf Schnitten erscheinen die Descendenten der Micromeren im Gegensatz zu den übrigen Elementen des Ectoderms als eine dünne (nur  $6,5 \mu$ ) einschichtige Zellenlage. Das Protoplasma ist feinkörnig, die Kerne enthalten meist ein bis zwei Kernkörperchen und färben sich nur schwach.

Welche Bedeutung haben nun die Descendenten der Micromeren und was entsteht aus ihnen? Obgleich es schwierig, ja fast unmöglich sein dürfte, das Schicksal jeder einzelnen dieser Zellen zu verfolgen, so glaube ich doch mit Bestimmtheit aussprechen zu können, dass sie am Aufbau des Körpers in so fern sich nicht betheiligen, als sie kein wesentliches Material zur Bildung einzelner Organe oder Organtheile liefern. Aus den Descendenten der Micromeren entsteht die Epidermis des Annelids und ein embryonales Gebilde, nämlich das präorale Wimperorgan.

Schicksal der Encephaloblasten und ihrer Descendenten. Die 4 Encephaloblasten bleiben an ihrer Ursprungsstelle am oberen Pol liegen und erhalten sich, während die übrigen Micromeren sich durch Theilung vermehren, längere Zeit in Größe und Aussehen unverändert. Sie liegen als 4 große Zellen in der Mitte der ectodermalen Zellenmasse, welche aus den Descendenten der Micromeren gebildet, kappenförmig den oberen Theil der Macromeren bedeckt (Fig. 8). Zur Zeit, wenn ungefähr 8 Descendenten der Somatoblasten vorhanden sind, rücken zuerst die 4 Encephaloblasten radiär aus einander (Fig. 9), und zwar kommt das so zu Stande, dass sich Ectodermzellen zwischen sie drängen: die letzteren theilen sich und zerfallen in 8 Zellen, welche die Stelle der verdrängten Encephaloblasten im Centrum der oberen Polfläche einnehmen. Hierauf theilen sich auch die Encephaloblasten: jede zerfällt in 2 nicht ganz gleich große Zellen, die sich jederseits halbmondförmig um das Centrum des oberen Pols gruppieren (Fig. 10). Alsdann theilen sich die Zellen schnell hinter einander und ihre Descendenten ordnen sich immer in einer charakteristischen Form an: auf der oberen Polfläche liegen zu beiden Seiten der Medianebene 2 größere Zellen (Fig. 11); an diese reihen sich symmetrisch mehr oder weniger zu einem Hufeisen die übrigen etwas kleineren Descendenten der Encephaloblasten an (Fig. 11). Diese Zellen sondern sich scharf von den übrigen Ectodermzellen, den Descendenten der

Micromeren: sie sind charakterisirt durch einen großen Kern, die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, der Dickendurchmesser erscheint auf Schnitten größer als derjenige der flachen Ectodermzellen, der Abkömmlinge der Micromeren. Die Zellen vermehren sich schnell durch Theilung und werden nach und nach kleiner und flacher. Anfangs behalten sie in ihrer Anordnung die hufeisenförmige Gestalt bei (Fig. 12), alsdann aber breiten sie sich mehr nach den Seiten hin aus und bilden einen Zellhaufen, der mehr in Form eines halbmondförmigen Schildes auf der oberen Polfläche liegt; der convexe Rand des Schildes ist der künftigen Ventralfläche zugewendet (Fig. 13). Dieser Haufen besteht aus kleinen Zellen, deren Kerne dicht gedrängt liegen, während die Zellcontouren nicht mehr erkennbar sind; auf Schnitten sieht man jedoch deutlich, dass diese Descendenten der Encephaloblasten einen diekeren Durchmesser als die gewöhnlichen Ectodermzellen, die Descendenten der Micromeren, haben. Wenn die Epibolie vollendet und der Blastoporus gebildet ist, haben sich die Descendenten der Encephaloblasten von der oberen Polfläche etwas mehr gegen die Äquatorialebene hin ausgebreitet; beginnt sich dann von der unteren Polfläche aus die Rumpfanlage auf der Ventralfläche zu bilden, so ordnen sie sich von der oberen Polfläche aus symmetrisch zu beiden Seiten der Ventralfurchen an und bilden die Anlage der Kopflappen, die mit fortschreitender Entwicklung bald ihre charakteristische zweilappige Form annehmen.

Schicksal der Somatoblasten und ihrer Descendenten. Die beiden Somatoblasten entstehen, wie wir bereits bei der Beschreibung der Furchung gesehen haben, aus der größten Macromere *A*: sie schnüren sich kurz hinter einander von derselben ab und erscheinen als 2 große runde Zellen, jede ungefähr von der 3fachen Größe einer Micromere. Unmittelbar nach ihrem Entstehen liegen sie auf der oberen Polfläche auf der großen Macromere *A* dicht neben einander und grenzen an 2 Encephaloblasten. Nach dem Entstehen des Somatoblasts II vermehren sich die Micromeren schnell durch Theilung; einige dieser neuentstandenen Descendenten der Micromeren schieben sich zwischen die Somatoblasten einerseits und die angrenzenden Encephaloblasten andererseits. In Folge dessen werden die beiden Somatoblasten von ihrer Ursprungsstelle verdrängt: Somatoblast I rückt mehr nach unten und rechts, so dass er zum Theil auf die angrenzende Macromere *B* zu liegen kommt, während II nur nach unten gegen die Äquatorialebene hin verschoben wird. Beide Somatoblasten sind somit von der oberen Polfläche gegen die

Äquatorialebene hin verdrängt und liegen nun nicht mehr neben einander, sondern schräg unter einander auf der großen Macromere *A*, und Somatoblast I noch zum Theil auf der angrenzenden Macromere *B*. In den Somatoblasten treten nun zu gleicher Zeit die bekannten mitotischen Theilungserscheinungen auf, und beide theilen sich, in einer der Längsachse des Eies entsprechenden Richtung, in je 2 gleich große Zellen. Nach der Theilung liegen die beiden oberen Zellen, die Descendenten des Somatoblasts I, symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene, während die beiden unteren, die Descendenten von II, diese Anordnung nicht zeigen, sondern etwas mehr auf die linke Seite hin verschoben sind (Fig. 14). Die Kerne der 2 oberen Zellen liegen etwa in der Höhe der Äquatorialebene des Eies.

Während sich der Theilungsprocess in den beiden Somatoblasten abspielt, werden dieselben von den Descendenten der Micromeren überwachsen (Fig. 14). Es ist nicht leicht, sich von dieser Thatsache zu überzeugen, weil die letzteren so flach sind, dass sie auf Schritten nur schwer wahrnehmbar sind. Erst bei starker Vergrößerung (ZEISS *F*) erkennt man dicht unter der Dotterhaut auf den Descendenten der Somatoblasten eine feine Protoplasmaschicht, die sich jedoch so wenig von der darunter liegenden Zelle abgrenzt, dass man aus diesem Befunde allein nicht geneigt sein würde, ohne Weiteres auf das Vorhandensein einer besonderen Zellschicht zu schließen. Nur auf Oberflächenbildern sehr distinct gefärbter Embryonen kann man durch wechselnde Einstellung die Kerne der flachen Ectodermzellen über den Descendenten der Somatoblasten erkennen und sich davon überzeugen, dass thatsächlich die Somatoblasten von den Descendenten der Micromeren überwachsen werden.

Nun beginnen sich die Descendenten der Somatoblasten durch Theilung, verbunden mit einer Art Zellknospung, zu vermehren, und zwar findet dies in folgender Weise statt: die beiden oberen Zellen, Abkömmlinge von Somatoblast I, theilen sich erst in der Längsachse, dann jede Zelle in der Querachse, so dass 2 Querreihen von je 4 Zellen entstehen. Die Zellen der unteren Reihe theilen sich hierauf abermals in der Querachse, während gleichzeitig von den Zellen der oberen sich auf beiden Seiten kleine Zellen abspalten. So haben sich beispielsweise auf dieser Entwicklungsstufe, die auf Fig. 15 abgebildet ist, die Descendenten von Somatoblast I in 3 Querreihen von Zellen aufgelöst; jede Reihe besteht aus 4—5 Zellen, und diese sind in der oberen Reihe etwas größer als in der unteren und liegen unmittelbar unterhalb der Äquatorialebene des Eies.

Während dieses Processes lösen sich auch die Descendenten von Somatoblast II durch Theilung in eine Anzahl von Zellen auf. Zuerst theilen sie sich ebenfalls in der Längsachse, gleich darauf in der Querachse; die Zellen der unteren Reihe haben aber die Tendenz, durch Quertheilung sich schnell zu vermehren, und im Gegensatz zu denjenigen der oberen Zellreihen auch schnell zu verkleinern. So sehen wir auf diesem Stadium (Fig. 15) die Descendenten des Somatoblasts II in 3 Querreihen von Zellen aufgelöst; in der Richtung zum unteren Pol werden die Zellen progressiv kleiner.

Das Resultat dieser Theilung ist, um es kurz zusammenzufassen, folgendes: Somatoblast I theilt sich in eine Anzahl von Zellen, die in 3 Querreihen angeordnet sind; diese Zellen seien hier als obere Urzellen des Rumpfes bezeichnet (Fig. 15). Somatoblast II löst sich ebenfalls in 3 Querreihen von Zellen auf, von denen die Zellen der oberen Reihe als Myoblasten, die zwei unteren Querreihen als untere Urzellen des Rumpfes bezeichnet werden mögen (Fig. 15).

Auf den nächstfolgenden Stadien findet eine lebhaftere Theilung in den oberen Urzellen statt. Die Zellen theilen sich in der Längs- und Querrichtung, rücken mehr auf die untere Polfläche, drängen sich gegen die Myoblasten, so dass letztere unter die unteren Urzellen geschoben und von den oberen Urzellen überwachsen werden. Die so in die Tiefe gedrängten Myoblasten bilden die Anlage der Muskelplatten respective des »Mesoderms« der Autoren (Fig. 17). Das Hineinrücken der Myoblasten findet kurz vor Beendigung der Epibolie statt und mag zum Theil auch darauf beruhen, dass sie an der Oberfläche nicht mehr Platz finden und so unter die vor ihnen liegenden Zellen geschoben werden. Die Zahl der Myoblasten beträgt beim Hineinrücken gewöhnlich 6, doch zählt man hier und da nur 5, von denen die eine noch in Theilung begriffen ist.

Was die Abstammung der Zellen betrifft, welche die Anlage der Muskelplatten bilden, so kann es hier wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie Theilungsproducte des Somatoblasts II, also ectodermalen Ursprungs sind; Somatoblast II kann man jedoch nicht etwa als eine »Urmesoblastzelle« betrachten, weil, wie wir oben gesehen haben, aus demselben außer den Myoblasten noch die unteren Urzellen des Rumpfes entstehen, die im Verbande der Ectodermzellen bleiben und als Elemente des äußeren Keimblattes zu betrachten sind. Jedoch abgesehen davon, dass die Entstehung der Myoblasten aus Somatoblast II sich verfolgen lässt und

die Loslösung dieser Zellen aus dem Verbande der Descendenten beider Somatoblasten deutlich (besonders auf Schnitten) zu erkennen ist, so können die Myoblasten gar nicht etwa vom Entoderm abstammen, denn während der Entstehung der Myoblasten theilen sich die 4 Urentodermzellen überhaupt noch nicht und verhalten sich die Kerne derselben noch vollkommen passiv.

Nach dem Eindringen der Myoblasten rücken die Descendenten der oberen Urzellen vollständig auf die untere Polfläche und bilden gemeinsam mit den Descendenten der unteren Urzellen eine Zellmasse, deren Elemente durch fortgesetzte Theilung sich schnell vermehren, gegen die beiden Längsfurchen der unteren Polfläche vorrücken und, nach Beendigung der Epibolie, die hintere Hälfte der unteren Polfläche bedecken.

Die Anordnung dieser Zellen scheint in so fern willkürlich zu sein, als bestimmte Reihen, sei es in der Längs-, sei es in der Quer- richtung, nicht mehr zu erkennen sind. Die oberen sowohl als auch die unteren Urzellen des Rumpfes produciren nicht etwa nach Art der Teloblasten durch Knospung Zellreihen in irgend welcher Richtung, sondern lösen sich durch Theilung in eine große Anzahl von Zellen auf, ohne jedoch nach Art der Scheitelzellen ihre ursprüngliche Größe und Gestalt nach wiederholter Theilung beizubehalten (Taf. 7 Fig. 24).

Welche Bedeutung haben nun die Descendenten der beiden Somatoblasten für den Aufbau des Körpers? Wie schon bei der Furchung kurz erwähnt wurde, entsteht der Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis, aus ihnen, und es fragt sich nun, ob sie beim Aufbau des Rumpfes etwa dieselbe Rolle wie die Teloblasten in der Entwicklung der Hirudineen und Oligochaeten spielen.

*Nereis Dumerilii* nimmt bezüglich ihrer Entwicklung unter den Polychaeten in so fern eine exceptionelle Stellung ein, als eine freischwimmende Trochophora fehlt und die Entwicklung eine directe ist. In Folge der abgekürzten Entwicklung finden sich in den ersten Stadien nur wenig Anklänge an den bisher bekannten Typus der Polychaetenentwicklung, hingegen lässt die frühzeitige Differenzirung und der bedeutende Größenunterschied zwischen den Zellen des Ectoderms einen Vergleich mit analogen Verhältnissen, wie sie sich bei den Hirudineen und Oligochaeten finden, wohl zu.

Bei *Clepsine* zerfällt nach WHITMAN<sup>1</sup> die größte Furchungskugel

<sup>1</sup> C. O. WHITMAN, The Embryology of *Clepsine*, in: Q. Journ. Micr. Sc.

in 2 Blastomeren, die er als »primären Neuroblast« und »primären Mesoblast« bezeichnet. Aus dem primären Neuroblast entstehen durch Theilung 8 oberflächliche Neuroblasten, aus dem primären Mesoblast 2 tiefer liegende Mesoblasten. Diese 10 Urzellen liegen am Hinterende des Embryos zu 5 auf jeder Seite und bilden durch fortgesetzte Theilung nach vorn neue Zellen, so dass 10 Zellreihen entstehen, welche zusammen die Anlage des Rumpfes bilden. Nach WHITMAN entwickelt sich aus den der ventralen Medianlinie am nächsten liegenden 4 Zellreihen die Bauchkette, aus den 4 mittleren Zellreihen die Nephridien und aus den beiden äußeren Reihen das Muskelgewebe; die tieferen Zellreihen, welche von den beiden Mesoblasten abstammen, liefern das Material für das Mesoderm.

Neuere Untersuchungen haben diese Angaben WHITMAN'S für *Clepsine* bestätigt<sup>1</sup> und auch den Nachweis geliefert, dass dieselbe Entstehung und Zusammensetzung des »Keimstreifens« auch bei *Nepheleis*, *Aulostoma gulo*<sup>2</sup> und anderen Hirudineen zu finden ist. Jedoch nicht immer liegen die Verhältnisse so klar wie bei *Clepsine*; so konnte beispielsweise R. S. BERGH bei *Aulostoma gulo* wohl nachweisen, dass der »Keimstreifen« jederseits sich aus 5 Zellreihen zusammensetzt, welche von eben so viel Urzellen abstammten; was jedoch aus jeder dieser Zellreihen entsteht, war ihm nicht möglich festzustellen.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Clepsine* hat WILSON<sup>3</sup> auch bei Oligochaeten entdeckt. Auch hier finden sich Urzellen und Zellreihen, welche dieselbe Bedeutung haben, wie bei den Hirudineen. Obgleich neuerdings die Teloblasten für die Oligochaeten von VEJDOVSKY<sup>4</sup> geleugnet werden, so kann man wohl kaum noch die Richtigkeit der Angaben WILSON'S in dieser Hinsicht bezweifeln, da R. S. BERGH<sup>5</sup> nicht nur ihr Vorhandensein bei den Lumbriciden

(2) Vol. 15. 1875. — A contribution to the history of the Germ-layers in *Clepsine*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 1. 1887.

<sup>1</sup> R. S. BERGH, Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegeln. in: Z. Anzeiger 9. Jahrg. 1886 N. 216.

<sup>2</sup> R. S. BERGH, Die Metamorphosen von *Aulostoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd. 1885. — Über die Metamorphose von *Nepheleis*. in: Zeit. Wiss. Z. 41. Bd. 1884. — St. APÁTHY in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889 N. 19.

<sup>3</sup> E. B. WILSON, The Embryology of the Earthworm. in: Journ. Morph. Boston Vol. 3 1889.

<sup>4</sup> F. VEJDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1890. 2. Heft.

<sup>5</sup> R. S. BERGH, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890.

bestätigt, sondern auch durch höchst interessante Angaben über die Bedeutung der Urzellen und ihrer Zellreihen unsere Kenntnis wesentlich gefördert hat.

Das Charakteristische der Teloblasten ist, dass sie als große Scheitelzellen durch eine Art Zellknospung kleinere Zellen nach vorn abgeben und dadurch Zellreihen bilden, aus denen die embryonale Rumpfanlage (Keimstreifen) sich zusammensetzt. Über die Bedeutung der einzelnen Zellreihen gehen die Ansichten der verschiedenen Autoren aus einander, jedoch kann man im Allgemeinen sagen, dass jede Zellreihe oder mehrere zusammen die Anlage für bestimmte Organe bilden.

Wenden wir uns nun zur Beantwortung der oben gestellten Frage: lassen sich die Descendenten der beiden Somatoblasten, die als obere Urzellen, Myoblasten und untere Urzellen bezeichnet wurden, mit den Teloblasten der Hirudineen vergleichen, so muss die Frage im gewissen Sinne verneint werden. Die Descendenten der Somatoblasten bilden nicht nach Art der Teloblasten durch Knospung Zellreihen, welche den »Keimstreifen« zusammensetzen und als Anlage bestimmter Organe zu betrachten sind, sondern sie lösen sich durch Theilung in eine große Anzahl von kleinen Zellen auf, welche mit Beendigung der Epibolie eine scharf abgegrenzte Zellenmasse bilden, aus welcher durch nachträgliche Sonderung, Differenzirung, Wachstum und Verschiebung der Theile die ventrale Rumpfanlage (»Keimstreifen«) hervorgeht. Um also den Gegensatz zusammenzufassen: bei *Clepsine* entstehen aus den Urzellen Zellreihen, welche den »Keimstreifen« zusammensetzen und als Anlage für bestimmte Organe anzusehen sind, bei *Nereis* entstehen aus den Urzellen keineswegs direct primäre Anlagen für bestimmte Organe in Form von Zellreihen, sondern zunächst nur eine Zellenmasse, aus der sich nachträglich der »Keimstreifen« bildet und sich die Organe differenziren. Möglicherweise haben die Urzellen bei *Nereis* dieselbe Bedeutung wie bei *Clepsine*; da sie aber schnell ihre ursprüngliche Größe und Gestalt verlieren und ihre Descendenten nicht in bestimmten Reihen angeordnet sind, so kann man hier nicht von Neural- und Nephridialreihen, von Neuroblast und Nephroblast wie bei *Clepsine* reden.

Wie bei *Clepsine*, so entstehen bei *Nereis* die beiden Somatoblasten aus der größten Macromere und liefern das Material zum Aufbau des Rumpfes mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis; jedoch kann man Somatoblast II nicht mit dem primären Mesoblast vergleichen, weil aus ersterem außer den 6 Myoblasten

noch die unteren Urzellen entstehen, die im Verbande des Ectoderms verbleiben und Elemente des äußeren Keimblattes bilden, während bei *Clepsine* aus dem primären Mesoblast nur das »Mesoderm« entsteht. Die Rumpfanlage ist bei *Nereis* eben so wie bei den Hirudineen und Anneliden überhaupt eine einheitliche: sie lässt sich auf 2 Zellen, die beiden Somatoblasten, zurückführen, die wohl ohne Zweifel dem Ectoderm angehören.

Auch hier ist somit ein Beweis dafür geliefert, dass das sogenannte mittlere Keimblatt bei den Anneliden ectodermalen Ursprungs ist.

Für die Entstehung des Kopfes lässt sich der Vergleich mit den Hirudineen weiterführen. Nach R. S. BERGH<sup>1</sup> haben bei *Aulostoma gulo* Kopf und Rumpf zwei vollkommen getrennte Anlagen, die er als Rumpfkeime und Kopfkeime bezeichnet; letztere liegen vor dem Schlundkopf und bestehen »aus zwei seitlichen, in der Mitte mit einander vereinigten Zellenmassen«. Bei *Nereis Dumerilii* finden sich ganz analoge Verhältnisse: auch hier giebt es für Kopf und Rumpf zwei getrennte Anlagen, jedoch lassen sich die 4 Encephaloblasten und ihre Descendenten nicht mit Kopfkeimen identificiren, weil aus ersteren sich nur Gehirn und Sinnesorgane des Kopfes entwickeln, während nach R. S. BERGH bei *Aulostoma gulo* und *Nephelis* sämtliche ectodermalen und »mesodermalen« Theile des Kopfes aus den Kopfkeimen hervorgehen. Die Muskeln des Kopfes entstehen bei *Nereis* durch das Hineinwachsen der Rumpfmuskeln in den Kopf.

Ich hatte meine Untersuchungen über die Keimblätter bei *Nereis Dumerilii* schon lange abgeschlossen, als Ende December 1890 eine vorläufige Mittheilung von WILSON über die Entstehung der Mesoblastbänder bei den Anneliden erschien<sup>2</sup>. In dieser Abhandlung theilt WILSON auch einige Beobachtungen über die Furchung der Eier von *Nereis limbata* Ehlers und *N. megalops* Verrill mit. So viel ich aus der kurzen vorläufigen Mittheilung ersehen kann, scheint in vielen nicht unwesentlichen Punkten die Furchung und Keimblätterbildung bei den amerikanischen Arten mit derjenigen bei *N. Dumerilii* nicht übereinzustimmen.

Nach WILSON zerfällt das Ei durch 2 meridionale Furchen in 4 Blastomeren, von denen die eine größer ist als die 3 anderen.

<sup>1</sup> R. S. BERGH, Die Metamorphosen von *Aulostoma gulo*. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd. 1855.

<sup>2</sup> E. B. WILSON, The Origin of the Mesoblast-Bands in Annelids. in: Journ. Morph. Boston Vol. 4. 1890.

Durch eine äquatoriale Furchung schnüren sich alsdann 4 Micromeren ab, die im Gegensatz zu den Encephaloblasten bei *N. Dumerilii* sich sofort theilen. Über die Entstehung des Kopfganglions wird überhaupt Nichts gesagt, so dass nicht zu ersehen ist, ob die 4 zuerst entstandenen Micromeren eine ähnliche Bedeutung wie die Encephaloblasten bei *N. Dumerilii* haben.

Außer diesen 4 Micromeren schnüren sich nur noch 3 Micromeren ab (bei meiner Species 6), und ferner entstehen aus der größten Blastomere 2 große charakteristische Zellen, welche von WILSON als Proteloblasten (= Somatoblasten bei *N. Dumerilii*) bezeichnet werden, und zwar die zuerst entstandene Zelle als Proteloblast X (= Somatoblast I) und die zweite als Proteloblast Y (= Somatoblast II). Bei *N. Dumerilii* liegen die beiden Somatoblasten unmittelbar nach ihrem Entstehen neben einander und erst später rückt II tiefer als I, so dass beide schräg unter einander zu liegen kommen. Nach WILSON befindet sich Proteloblast Y von Anfang an nicht neben X, sondern zwischen der größten Macromere A und dem X, »anterior ventral and somewhat to the left hand of the latter«. Über das Schicksal dieser Zellen sagt er pag. 210 Folgendes: »From these two cells the entire ventral plate arises, its anterior cells from Y, its posterior cells from X. From Y arise the mesoblast-bands, from X the neural plates, the seta-sacs, and other structures still undetermined.«

Proteloblast Y theilt sich in 2 gleich große Zellen, die als »primärer Mesoblast« bezeichnet werden, Proteloblast X zerfällt ebenfalls in 2 gleich große Zellen; durch fortgesetzte Theilung entstehen somit 3 Querreihen, die beiden oberen sind Descendenten von X, die untere von Y. Diese Zellen sollen die Ventralplatte bilden. Auf der folgenden Stufe werden die 4 Y-Zellen von den sich schräg theilenden X-Zellen in das Innere gedrängt. Jene sind die Anlage des Mesoderms.

Was das weitere Schicksal der X-Zellen betrifft, so sind mir die Angaben WILSON's darüber, vielleicht aus Mangel an Abbildungen, leider nicht ganz verständlich; es bleibt mir daher nur übrig, seine Schilderung (pag. 213) hier wörtlich wiederzugeben: »Increasing rapidly in number, both by their own divisions and by the addition of cells formed from the four posterior teloblasts, they give rise to a broad, bilobed plate, consisting throughout of a single layer of granular cells, and occupying the greater part of the lower half of the embryo. The prototroch is developed from a series of micromeres, at first single, that encircles the equatorial belt of the

embryo, and lies immediately behind the four posterior teloblasts. The latter persist for a considerable period, but ultimately disappear. The two outer ones first break up into smaller cells, and as this takes place, the remaining two separate from each other along the median line. Thus the ventral plate becomes bilobed behind, with a V-shaped area between the two lobes, and a single teloblast at the tip of each. This teloblast remains until each half of the ventral plate contains fifty or more cells, still lying quite at the surface. Ultimately it disappears and the proctodæum is formed in the anterior part of the V-shaped area. At a still later period the ventral plate thickens, becoming several layers deep on each side the median line, and gives rise to the neural plates and the seta-sacs.«

WILSON gelangt zum Schluss, dass Proteloblast X bei *N. limbata* homolog dem Neuronephroblast, Proteloblast Y homolog dem primären Mesoblast bei *Clepsine* sei. Bei *Clepsine* entstehen 8, bei *N. limbata* hingegen sollen nur 4 Teloblasten entstehen, aus denen die ventrale Körperwand mit Ausnahme der Mesoblastbänder sich aufbaut.

Da in nächster Zeit das Erscheinen der ausführlichen Arbeit WILSON's bevorsteht und in der vorläufigen Mittheilung das Verhalten und weitere Schicksal der 4 »Teloblasten« zu kurz und wie es mir scheint in einer nicht ganz verständlichen Weise besprochen wird, so verzichte ich vorläufig auf einen eingehenden Vergleich zwischen WILSON's und meinen Angaben, und behalte es mir vor, im zweiten Theil dieser Arbeit darauf näher zu sprechen zu kommen.

SALENSKY<sup>1</sup> hat in seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien auch einige Mittheilungen über die Entwicklung von *Nereis cultrifera* gemacht, welche leider aus Mangel an Material sehr unvollständig geblieben sind. Diese Species legt die Eier in Gallerthaufen ab, und einen solchen erhielt SALENSKY einmal durch Zufall.

Die ersten Furchungsstadien sind von ihm nicht beobachtet worden, die jüngsten Eier waren schon in 4 Macromeren und eine Anzahl von Micromeren getheilt. Unter den Micromeren unterscheidet sich eine von den übrigen durch ihre Größe; es soll eine Urmesoblastzelle sein. Jene vermehren sich durch Theilung, die Urmesoblastzelle dagegen bleibt längere Zeit ungetheilt, schließlich theilt sie sich in einer der Längsachse des Eies entsprechenden Richtung. Nach 48 Stunden ist die Epibolie vollendet und sind die 4 Macromeren von den Micromeren unwachsen. Das Ectoderm hat in seinem

<sup>1</sup> W. SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. in: Arch. Biol. Tome 3. 1882.

ganzen Umfang nicht die gleiche Dicke: »Il est plus mince à l'endroit où l'épibolie a débuté et qui correspond à la future face dorsale de l'embryon que du côté prostomial opposé au premier et qui, dans la suite, se transforme en la face ventrale.« An der Ventralseite bilden sich 2 »Prostomialwülste«, welche eine Prostomialeinsenkung begrenzen. Am Rande der letzteren liegen ganz oberflächlich 2 große Zellen, welche allem Anschein nach vom Ectoderm abstammen und sehr an die von GOETTE<sup>1</sup> beschriebenen Urmesoblastzellen bei *Heteronereis Dumerilii* erinnern sollen. SALENSKY hält sie ebenfalls für Urmesoblastzellen; er hat zwar ihre Abstammung nicht beobachtet, glaubt aber, sie rühren vom Ectoderm her. Der Blastoporus persistirt in Gestalt einer kleinen Öffnung, soll aber weder in den Mund noch in den After übergehen. Die Prostomialwülste verschwinden bald nach ihrem Auftreten, und aus ihnen sollen dann die 2 Mesodermstreifen entstehen. Die Anlage der Scheitelplatte tritt als Verdickung des Ectoderms erst am 4. Tage auf.

#### Entstehung des Entoderms (Tafel 6).

Das innere Keimblatt zeigt im Gegensatz zum äußeren eine sehr langsam fortschreitende Entwicklung. Zur Zeit, wenn die Bildung der Micromeren und Somatoblasten aufgehört hat, bestehen die 4 Macromeren aus Nahrungsdotter und feinkörnigem Protoplasma, welches Anfangs noch zwischen den gelben Dotterkugeln vertheilt liegt, allmählich aber sich mehr und mehr an der unteren Fläche der 4 Macromeren als eine feine Schicht anzusammeln beginnt, welche mit fortschreitender Epibolie von den Ectodermzellen mehr gegen den unteren Pol gedrängt wird. Die vier großen Kerne liegen im Innern der Macromeren, rücken aber später an die Oberfläche des unteren Pols. Kurz bevor die Epibolie vollendet ist, hat sich das Protoplasma der Urentodermzellen von den Dottermassen geschieden und an den Spitzen der Macromeren am vegetativen Pol als 4 große Protoplasmaanhäufungen mit je einem großen Kern angesammelt. Dies sind die 4 Urentodermzellen. Nach innen gegen den Dotter sind sie nicht scharf abgegrenzt. Bei beginnender

<sup>1</sup> A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. p. 84. Um ein Missverständnis zu verhüten, sei hier bemerkt, dass GOETTE nicht die Eier von *Nereis Dumerilii*, sondern von *Heteronereis Dumerilii*, und zwar von der pelagisch auftretenden Form untersucht hat.

Überwachsung durch das Ectoderm, also kurz vor Beendigung der Epibolie, tritt ziemlich gleichzeitig in den 4 Urentodermkernen eine auffallende Veränderung ein: sie verlieren ihre runde Gestalt und nehmen eine eigenthümlich maulbeerartige Form an (Fig. 16). Auf Schnitten tritt dies noch deutlicher hervor: sie sind mehr langgestreckt, halbmondförmig geworden und lassen deutlich mehrere Einschnürungen erkennen, oft an einem Ende schon eine vollendete Abschnürung eines kleinen Kernes (Fig. 19, 20).

Sind die Entodermzellen vom Ectoderm vollständig überwachsen und ist die Epibolie vollendet, so haben sich die 4 Kerne in der oben beschriebenen Weise durch Abschnürung in mehrere kleine Kerne aufgelöst. Die kleinen Kerne liegen im Protoplasma zerstreut, ohne dass sie durch Zellgrenzen von einander getrennt sind (Fig. 19).

Ob hier eine directe Kerntheilung vorliegt, vermag ich mit Bestimmtheit nicht zu entscheiden. Im Allgemeinen verhält man sich sehr misstrauisch gegen Beobachtungen über directe Kerntheilung, und von Vielen wird das Vorkommen amitotischer Theilung überhaupt geleugnet. Wie dem aber auch sein mag, sowohl auf Schnitten als auch an Oberflächenbildern habe ich die Theilung der 4 Urentodermkerne an einer großen Anzahl von Präparaten untersucht, und es ist mir auch nicht ein einziges Mal gelungen, Mitosen dabei zu erkennen; dagegen Bilder der directen Kerntheilung, wie oben beschrieben, kleine Kerne, die sich von den großen eingeschnürten Kernen ablösten, bekam ich häufig zu Gesicht.

Ausdrücklich will ich jedoch bemerken, dass diese amitotische Theilung nur in den 4 Urentodermzellen zu beobachten ist, während die dabei entstandenen kleinen Kerne sich nur mitotisch vermehren.

Es kommt jedoch auch hie und da vor, dass von einem in Theilung begriffenen Urentodermkerne ein kleines Kernstück, mit einer Einschnürung versehen, sich ablöst, ins Protoplasma wandert und dann erst in 2 Kerne zerfällt (Fig. 17); in der Regel aber theilen sich die neu entstandenen kleinen Kerne respective ihre Zellen nur mitotisch und zeigen in deutlicher Weise die bekannten Theilungsfiguren.

Eine ganz ähnliche Theilung der Entodermkerne hat SPENGLER<sup>1</sup> bei *Bonellia* beschrieben, und seine Abbildung (Taf. 11 Fig. 7) eines

<sup>1</sup> J. W. SPENGLER, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd. 1879.

solchen in directer Theilung begriffenen Kernes stimmt durchaus mit meinen Beobachtungen überein.

Das Protoplasma der Urentodermzelle zeigt in den Präparaten ein streifiges, faseriges Aussehen und unterscheidet sich wesentlich von dem der Ectodermzellen.

Die kleinen neu entstandenen Entodermkerne liegen zunächst in dem streifigen Protoplasma, ohne durch sichtbare Zellecontouren getrennt zu sein (Fig. 19). Nach und nach entfernen sie sich mehr von einander und deutliche Zellgrenzen treten zwischen ihnen auf. Nun beginnen die Zellen ihre Wanderung; sie rücken vom Blastoporus gleich amöboiden Zellen auf dem Nahrungsdotter längs den Theilungsfurchen und dringen an ihnen entlang zwischen die Macromeren (Fig. 22).

Bei der Wanderung haben sie einen verhältnismäßig großen ovalen, gestreckten Kern; das Protoplasma ist fein gestreift, körnig und sendet verästelte pseudopodienartige Fortsätze zwischen die Dotterkugeln (Fig. 21). Mit fortschreitender Entwicklung sammeln sie sich mehr und mehr in den 4 Theilungsfurchen an (Fig. 22) und bilden schließlich eine zusammenhängende Zelllage.

Auf die Histogenese des Darmes kann ich hier nicht näher eingehen, nur so viel will ich bemerken, dass das Darmlumen, wie SALENSKY für *Nereis cultrifera* angiebt, in der Längsachse zwischen den Macromeren entsteht (Fig. 23).

Außer den oben beschriebenen, in den Theilungsfurchen wandernden Entodermzellen findet man auch hie und da in den Dottermassen Kerne, die auch oft Theilungsfiguren zeigen. Welche Bedeutung diese Kerne haben, ist mir unbekannt.

#### Die Entstehung der äusseren Körperform des Annelids (Taf. 7).

Nach Beendigung der Epibolie lassen sich im Ektoderm drei verschiedene Arten von Zellen erkennen, die sich wesentlich von einander unterscheiden.

Auf der oberen Polfläche, jedoch nicht am Scheitelpol, sondern etwas mehr gegen die ventrale Fläche hin verschoben, liegen die Descendenten der 4 Enecephaloblasten, dicht gedrängt in einer einschichtigen Zelllage, in Form eines halbmondförmigen Schildes symmetrisch zu beiden Seiten der Ventralfurchen, welche der Medianlinie des Embryos entspricht. Es ist dies die Anlage der Kopflappen (Fig. 24).

Die hintere Hälfte der unteren Polfläche wird von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt (Fig. 25).

Wie schon oben pag. 57 erwähnt, hat sich durch das Eindringen der 6 Myoblasten die ursprünglich einschichtige Zellplatte der Descendenten der Somatoblasten in eine äußere und innere Lage getrennt. Die äußere Schicht besteht aus den Descendenten der oberen und unteren Urzellen; sie erstreckt sich vom Blastoporus und den beiden Lateralfurchen dorsalwärts bis zum Rande der unteren Polfläche. Die innere Schicht wird von den Descendenten der 6 Myoblasten gebildet, welche sich unmittelbar nach dem Eindringen durch Theilung schnell vermehren und halbkreisförmig um die hintere Blastoporuslippe zwischen der äußeren Schicht und dem Entoderm anordnen.

Aus der inneren Schicht entwickelt sich direct nur das gesammte Muskelgewebe des Annelids, daher bezeichne ich sie hier als Muskelplatten. Aus der äußeren Schicht, welche aus den Descendenten der Urzellen gebildet wird, entwickeln sich sämtliche ectodermalen Gebilde, wie Bauchstrang, Borstensäcke, Mund, Vorderdarm, Enddarm etc. Wenn im folgenden Abschnitt kurzweg vom Ectoderm oder ectodermalen Zellen gesprochen wird, so sind damit stets die Descendenten der Urzellen gemeint, welche hier die Bedeutung des äußeren Keimblattes haben.

Die Descendenten der 6 Micromeren sind überaus flache Zellen, welche die übrigen Stellen der Macromeren bedecken; ihr ferneres Verhalten ist in so fern eigenthümlich, als sie sich am Aufbau der Organe, wie es scheint, nicht betheiligen; aus denselben bildet sich, abgesehen von einem larvalen Gebilde, dem Prototroch, nur die Epidermis, ich werde sie daher Epidermiszellen nennen.

Der Blastoporus persistirt kurze Zeit in Form einer kleinen ovalen Öffnung am unteren Pol an der Kreuzungsstelle der Theilungsfurchen. Rings um ihn und längs den Lateralfurchen beginnen sich die Descendenten der Urzellen dichter anzusammeln; gleichzeitig rücken sie über die Lateralfurchen auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche und verdrängen die dort lagernden Epidermiszellen (Fig. 26). Die Muskelplatten verlängern sich ebenfalls seitlich, wachsen alsdann jederseits von den Lateralfurchen unter den Descendenten der Urzellen in zwei halbkreisförmigen Streifen auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche und liegen in symmetrischer Anordnung zu beiden Seiten der Ventralfurchen (Fig. 27).

Während sich diese Vorgänge in den Muskelplatten abspielen, kommt eine Differenzirung des Ectoderms in dem Raum zwischen

den beiden halbkreisförmigen Muskelstreifen zum Vorschein: ein Theil der Descendenten der Urzellen, welche vom Blastoporus längs der Ventralfurche auf die vordere Hälfte der unteren Polfläche gewandert sind, ordnen sich in Form eines Dreiecks zu beiden Seiten der Ventralfurche; die Spitze des Dreiecks liegt dicht oberhalb des Blastoporus, während die Basis sich zwischen den Enden der halbkreisförmigen Muskelstreifen ausbreitet (Fig. 27). Eine lebhaftere Theilung bemerkt man in diesen Zellen, besonders an der Basis des Dreiecks: man sieht Kernspindeln und stark angeschwollene Kerne. So vermehren sich diese Zellen; die Basis des Dreiecks krümmt sich bogenartig, gleichzeitig verschiebt sich die Spitze des Dreiecks gegen die Basis hin, so dass nunmehr diese Zellen nahezu kreisförmig zwischen den Enden der Muskelstreifen angeordnet sind. Es ist dies die Anlage des Schlundes (Fig. 28, 29).

Während sich die Zellen auf der Oberfläche zu dem Dreieck gruppieren, senkt sich zugleich ein Theil des Ectoderms ein: gleich oberhalb des Blastoporus an der Spitze des Dreiecks drängt sich erst eine Zelle in die Ventralfurche, ihr folgen dann noch einige nach, die sich durch Theilung vermehren. So entsteht eine zapfenförmige Ectodermwucherung; sie rückt vom Blastoporus weg und verschiebt sich längs der Ventralfurche, sowie in derselben gegen die Basis des Dreiecks nach oben; wenn sie dann etwa bis zur Mitte des erwähnten Zellkreises zwischen den Enden der Muskelstreifen vorge-rückt ist, so zieht sich das Ectoderm um die Öffnung zusammen, senkt sich in dieselbe ein, und es entsteht die nahezu runde, grubenförmig erweiterte Anlage des Schlundes (Fig. 30).

Die Veränderungen der äußeren Form der ventralen Rumpfanlage sind während der Bildung der Schlundanlage und in den folgenden Stadien hauptsächlich durch ein allgemeines Wachstum charakterisirt, welches überwiegend in die Länge geschieht: die Schlundanlage, der höchste Theil der ventralen Rumpfanlage, verschiebt sich in der Ventralfurche gegen die Äquatorialebene; die Muskelplatten wachsen und verbreitern sich dabei stark (Fig. 29, 30, 31). Demnächst lässt die ventrale Rumpfanlage noch zwei wichtige Veränderungen erkennen: die beginnende Segmentirung und die beginnende Differenzirung des Bauchstranges.

Innerhalb der Muskelplatten treten zuerst schwache Contouren der 3 vordersten Segmente auf (Fig. 30); während ihre Grenzen durch reihenweise Anordnung der Zellen sowohl in den Muskelplatten als auch im anliegenden Ectoderm schärfer werden, schnürt sich das

4. Segment ebenfalls vom Endsegment ab (Fig. 31). Mit dem Wachstum der Muskelplatten schreitet die Differenzirung der Ursegmente fort, und es lassen sich auf der Stufe, welche in Fig. 32 abgebildet ist, das Mundsegment, das 1. Segment (bei *Nereis Dumerilii* ist es rudellos), ferner das 2., 3., 4. und schließlich das Endsegment erkennen. Die Segmentirung erstreckt sich jedoch vorläufig nur auf die Muskelplatten und auf das denselben anliegende Ectoderm, also nur auf die seitlichen Abschnitte der ventralen Rumpfanlage, während die zu beiden Seiten der Medianlinie liegende Anlage des Bauchstranges einstweilen keinen Zerfall in Segmente zeigt.

Während der Entstehung der Segmentanlagen lässt sich im Ectoderm eine neue Differenzirung erkennen, es ist dies die Anlage des Bauchstranges. Zuerst ordnen sich die ectodermalen Zellen reihenweise zu 2 Streifen an, welche rechts und links von der Ventralfurche sich vom Blastoporus zur Anlage des 1. Segmentes hinziehen, gegen die Schlundanlage aber stark divergiren (Fig. 30). Dicht unter letzterer liegt in dem die beiden divergirenden Streifen trennenden Zwischenraum ein helles, etwas verdicktes Dreieck, das sich keilförmig zwischen die Streifen schiebt: es ist ein Überrest eines larvalen Organs, des Bauchschildes, welches mit fortschreitender Entwicklung bald vollständig schwindet (Fig. 30—32, 35). In den folgenden Perioden verdicken sich die beiden Streifen und breiten sich auch seitlich gegen die Muskelplatten hin aus: gleichzeitig nähern sie sich mehr und mehr der Ventralfurche; in der Medianlinie sind sie durch einen tiefen Einschnitt von einander getrennt, der auf Flächenbildern nicht so deutlich ist wie auf Schnitten und genau mit der Ventralfurche zusammenfällt.

Während sich diese Vorgänge auf der Ventralseite der unteren Polfläche abspielen und die ventrale Rumpfanlage in der eben beschriebenen Weise aus den Descendenten der Somatoblasten entsteht, finden auch auf der oberen Polfläche wesentliche Veränderungen statt. Wie pag. 55 erwähnt, geht aus den 4 Encephaloblasten eine Zellmasse hervor, die sich von den Epidermiszellen scharf absondert und als ein halbmondförmiges Schild auf der oberen Polfläche zu beiden Seiten der Ventralfurche angeordnet ist (Fig. 24). Nun vermehren sich die Zellen und ordnen sich anders an: im oberen Abschnitt des Schildes weichen sie jederseits von der Medianlinie aus einander, gleichzeitig wachsen die seitlichen Theile des Schildes gegen die Äquatorialebene, so dass schließlich die charakteristische zweilappige Form der Kopfplatten entsteht (Fig. 33). Der untere Rand krümmt

sich concav bogenartig über der Schlundanlage. Die Kopflappen bilden die Anlage des Kopfganglions und sämtlicher Sinnesorgane des Kopfes.

An lebenden Embryonen nimmt man auf dieser Stufe eine langsame Rotation um die Längsachse wahr, welche durch die Flimmerung eines zarten Wimperringes bewirkt wird. Die Gallerthülle, welche außer der Dotterhaut noch das ganze Ei umgab, ist jetzt vollständig geschwunden. Der Wimperring liegt im oberen Drittel des Embryos, oberhalb des Äquators, und theilt den Embryo in zwei ungleiche Hälften: unterhalb liegt die Schlundanlage und die ganze ventrale Rumpfanlage, oberhalb befinden sich die Kopflappen. Der Wimperapparat bildet einen vollkommen geschlossenen Ring, der sich aus einem Zellreifen zusammensetzt. Die Zellen desselben stammen von den Micromeren, haben große Kerne, treten wulstig hervor (besonders an lebenden Embryonen wahrnehmbar) und tragen an ihrer nach außen convex gekrümmten Fläche feine Cilien, welche die Dotterhaut durchbohren.

Im Vergleich zum präoralen Wimperorgan freischwimmender Trochopholarven ist der Prototroch dieser fötalen Trochophora nur schwach entwickelt; auch schwankt er in seiner Stärke bei verschiedenen Embryonen recht bedeutend. Sonst ist am Embryo keine Wimperung wahrzunehmen.

Der Blastoporus ist inzwischen durch die in ihn eindringenden ectodermalen Zellen, welche die Anlage des Enddarmes bilden, vollständig verschlossen (Fig. 32). Ob jedoch die Stelle, wo später der After auftritt, genau dem Blastoporus entspricht, ist nicht leicht zu entscheiden, da zur Zeit der Afterbildung, die in eine viel spätere Periode fällt, sich die topographischen Verhältnisse so verändert haben, dass die Verschlussstelle des Blastoporus nicht mehr mit Sicherheit festzustellen ist.

Die nun in den folgenden Stadien in die Augen fallende Veränderung ist die Vereinigung der ventralen Rumpfanlage mit den Kopflappen. Wie aus der vorstehenden Schilderung hervorgeht, setzt sich der Embryonalkörper aus zwei völlig getrennten Anlagen zusammen: auf der Ventralseite der oberen Polfläche liegen die Kopflappen, aus den Descendenten der 4 Encephaloblasten entstanden (Fig. 33), auf der Ventralseite der unteren Polfläche ist die ventrale Rumpfanlage, hervorgegangen aus den Descendenten der beiden Somatoblasten (Fig. 29—31). Mit fortschreitender Entwicklung wächst, dehnt und verschiebt sich die ventrale Rumpfanlage auf der

Ventralseite (Macromere *C* und *D*), so dass schließlich ihr höchster Theil, die Schlundanlage, oberhalb der Äquatorialebene zu liegen kommt (Fig. 32 und 33), während die Kopflappen sich durch Wachsthum von der oberen Polfläche auf der Ventralseite gegen die Schlundanlage hin verschieben. Ist diese Stufe (Fig. 33) erreicht, so beginnen sowohl von der ventralen Rumpfanlage die Zellen oberhalb der Schlundanlage, als auch die ihnen gegenüber liegenden Zellen der Kopflappen sich entgegenzuwachsen; es entsteht dadurch eine Verbindung zwischen Kopflappen und Schlundanlage (Fig. 34) und damit erst das Kopfsegment.

Die geschilderte Verbindung ist die Anlage der Schlundcommissur; sie entsteht sowohl aus Zellen des Kopflappens als auch aus denen der ventralen Rumpfanlage. An dem Orte der Vereinigung liegen auch einige Zellen des Prototrochs; ob sich dieselben am Aufbau der Schlundcommissur betheiligen oder zu Grunde gehen, ist festzustellen mir nicht gelungen.

Nach Vereinigung beider Anlagen schreitet die Ausbildung des Annelidenkörpers schnell fort.

Innerhalb der Muskelplatten haben sich inzwischen wesentliche Veränderungen vollzogen, welche man nur in so fern an Flächenbildern wahrnehmen kann, als sie umgestaltend auf die äußere Form einwirken. Nach Anlage der Borstensäcke und nach erfolgter Segmentirung der Muskelplatten breiten sich die Zellen der Muskelplatten jederseits sowohl ventral als auch dorsal aus und bilden so die Anlage der ventralen und dorsalen Längsmuskeln, während aus den Zellen, welche die Borstensäcke umgeben, die Muskulatur der Parapodien entsteht. Je mehr sich die Anlage der ventralen Längsmuskeln der Medianlinie nähert, um so mehr rückt die Segmentirung von den Anlagen der Parapodien gegen die Mittellinie vor, so dass die ganze Ventralseite der Rumpfanlage in 5 breite Streifen zerfällt (Fig. 35). Die medianen Ränder der ventralen Längsmuskeln schieben sich; von der Ventralseite betrachtet, über die Anlage des Bauchstranges; in Folge dessen wird letztere mehr in die Tiefe gedrängt und von den Längsmuskeln zum Theil bedeckt (Fig. 35).

Das 1. Segment lässt jetzt deutlicher ein Paar schmale, zapfenförmige Fortsätze erkennen; es sind dies die Anlagen des 1. Paares der Kopfeirren. Am 2., 3. und 4. Segment haben sich die Parapodien bedeutend weiter entwickelt und sind schon in den dorsalen und ventralen Abschnitt getheilt. Das Endsegment zeigt keine Parapodialanlage und hat nur im unteren Abschnitt median einen

tiefen Einschnitt. In der Mitte desselben zu beiden Seiten der Medianlinie finden sich 2 knopfförmige Erhebungen, die Anlage der Analeirren.

Der Embryonalkörper wächst auf den nächsten Stufen beträchtlich; die ventrale Rumpfanlage dehnt sich dabei über die ganze Ventralseite aus und die Kopflappen rücken vollständig auf die obere Polfläche, so dass sie mit ihren vordersten Rändern bis auf die Dorsalseite zu liegen kommen (Fig. 35). Nahe der Mittellinie zeigen sie in ihrem vorderen Abschnitt ein Paar kleine Erhebungen, die Anlagen der Fühler.

Durch das allgemeine Wachstum beginnt sich auch die äußere Form des Embryos zu ändern: er verliert mehr und mehr seine sphärische Gestalt und geht durch eine bedeutende Streckung in der Längsachse mehr in eine ovoide über. Der ausgeschlüpfte Embryo (Fig. 36) lässt in seiner äußeren Form die Gestalt des Wurmkörpers erkennen. Mit diesem Stadium ist zwar die fötale Entwicklung beendet, hingegen die Ausbildung der Organe noch keineswegs zum Abschluss gebracht.

#### Zusammenfassung der Resultate.

Die Furchung ist total und inäqual. Das Ei zerfällt in 4 Furchungskugeln. Am animalen Pol schnüren sich 4 gleich große Micromeren ab, die Encephaloblasten. Aus diesen entwickeln sich das Kopfganglion und sämtliche Sinnesorgane des Kopfes. Ferner schnüren sich von den 3 gleich großen Furchungskugeln noch 6 Micromeren und aus der größten Furchungskugel 2 große Zellen ab, die Somatoblasten; aus den letzteren entwickelt sich der Rumpf, mit Ausnahme des Mitteldarmes und der Epidermis. Die 6 Micromeren betheiligen sich nicht am Aufbau der Organe, es entsteht aus ihnen nur die Epidermis und der larvale Prototroch.

Der Embryonalkörper setzt sich aus zwei völlig getrennten Anlagen zusammen: aus der ventralen Rumpfanlage, welche aus den Descendenten der beiden Somatoblasten entsteht, und aus den Kopflappen, welche die Anlage des Kopfganglions und der Sinnesorgane des Kopfes sind und aus den 4 Encephaloblasten entstehen. Beide Anlagen vereinigen sich erst secundär.

Die Entwicklung ist direct.

Neapel, den 20. März 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

### Durchgehende Figurenbezeichnungen.

<i>I, II, III, IV</i> . . . . 1., 2., 3., 4. Segment.	<i>Epz</i> Epidermiszellen (Descendenten der Micromeren).
<i>A</i> die größte Macromere.	<i>K</i> Kopflappen.
<i>B, C, D</i> die 3 gleich großen Macromeren.	<i>Kc</i> Kopfeirren.
<i>Ac</i> Analcirren.	<i>Lfr</i> Lateralfurche.
<i>D. Echl</i> Descendenten der 4 Encephaloblasten.	<i>M</i> Myoblasten.
<i>Dfr</i> Dorsalfurche.	<i>Micr</i> Micromere.
<i>Dkg</i> Dotterkugel.	<i>Mp</i> Muskelplatte.
<i>D. O. U</i> Descendenten der oberen Urzellen.	<i>O. U</i> obere Urzellen des Rumpfes.
<i>D. S. I</i> Descendenten von Somatoblast I.	<i>Pr</i> Prototroch.
<i>D. S. II</i> Descendenten von Somatoblast II.	<i>Prz</i> Prototrochzelle.
<i>Dst</i> Dorsalseite.	<i>S. I</i> Somatoblast I.
<i>Dth</i> Dotterhaut.	<i>S. II</i> Somatoblast II.
<i>D. Un. U</i> Descendenten der unteren Urzellen.	<i>Sl</i> Schlundanlage.
<i>Echl</i> Encephaloblast.	<i>Un. U</i> untere Urzellen des Rumpfes.
<i>Ends</i> Endsegment.	<i>Uren</i> Urentodermzelle.
<i>Enk</i> Entodermkern.	<i>Urenk</i> Urentodermkern.
	<i>Vfr</i> Ventralfurche.
	<i>V. R</i> ventrale Rumpfanlage.
	<i>Vst</i> Ventralseite.

### Tafel 6.

Fig. 1—7 nach dem lebenden Ei gezeichnet. Die Gallerthülle ist nicht gezeichnet.

Fig. 1. Ei in Zweitheilung, von der Seite gesehen.

Fig. 2. Ei in Zweitheilung mit beginnender Viertheilung, vom oberen, animalen Pol gesehen.

Fig. 3. Ei in Viertheilung, vom animalen Pol gesehen. *A + B* bilden die künftige Dorsalseite, *C + D* die künftige Ventralseite.

Fig. 4. Ei in Viertheilung, von der Seite gesehen, mit fast vollendeter Abschnürung der 4 Encephaloblasten.

Fig. 5. Ei vom animalen Pol gesehen, mit den 4 abgeschnürten Encephaloblasten.

Fig. 6 u. 7. Entstehung der Micromeren und Somatoblasten.

Fig. 8—13. Entstehung der Kopflappen aus den 4 Encephaloblasten.

Fig. 14. Ei von der dorsalen Seite gesehen. Theilung der beiden Somatoblasten.

Fig. 15. Fortgesetzte Theilung der Somatoblasten. Entstehung der oberen Urzellen aus Somatoblast I und der Myoblasten und unteren Urzellen aus Somatoblast II.

Fig. 16. Embryo vom unteren Pol aus gesehen, kurz vor Beendigung der Epibolie. Die hintere Hälfte der unteren Polfläche ist von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt, die 6 Myoblasten

- sind schon zum Theil in die Tiefe gedrängt und werden von den Descendenten der oberen Urzellen überwachsen.
- Fig. 17. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo auf der Stufe, die etwa zwischen Fig. 15 und 16 liegt.
- Fig. 18. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo kurz nach Beendigung der Epibolie.
- Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch 2 Urentodermzellen nach Beendigung der Epibolie. Die Urentodermkerne rechts noch in Theilung begriffen, links nach erfolgter Theilung.
- Fig. 20. Ein in Theilung begriffener Urentodermkern.
- Fig. 21. Schnitt durch eine wandernde Entodermzelle.
- Fig. 22. Wandernde Entodermzellen in den Theilungsfurchen. Querschnitt.
- Fig. 23. Anlage des Mitteldarmes zwischen den 4 Macromeren. Querschnitt durch einen Embryo mit 10 Paar Parapodien.

#### Tafel 7.

- Fig. 24. Anlage der Kopflappen auf der Ventralseite der oberen Polfläche. Nur die Kerne der Zellen gezeichnet.
- Fig. 25. Embryo von der unteren Polfläche gesehen. Epibolie beendet. Die hintere Hälfte der unteren Polfläche von den Descendenten der beiden Somatoblasten bedeckt. Der Blastoporus an der Kreuzungsstelle der 4 Theilungsfurchen.
- Fig. 26. Beginnende Bildung der ventralen Rumpfanlage aus den Descendenten der Somatoblasten.
- Fig. 27—29. Entstehung der Schlundanlage und Ausbreitung der Muskelplatten. Die längs den Theilungsfurchen wandernden Entodermzellen sind nicht gezeichnet.
- Fig. 30. Die Schlundanlage liegt zwischen den Enden der beiden Muskelplatten. Die drei ersten Segmente beginnen sich abzugrenzen. Die zu beiden Seiten der Ventralfurchen divergirenden Streifen deuten die Anlage des Bauchstranges an.
- Fig. 31 u. 32. Die 4 ersten Segmente vorhanden. Die Anlage des Bauchstranges ist weiter vorgeschritten. Die Schlundanlage ist über die Äquatorialebene gerückt und liegt dicht unterhalb des Prototrochs.
- Fig. 33. Embryo auf derselben Stufe wie auf Fig. 32, von der oberen Ventralseite betrachtet.
- Fig. 34. Vereinigung der Kopflappen mit der ventralen Rumpfanlage.
- Fig. 35. Streckung des Embryos in der Längsachse. Die Kopflappen sind mit ihren äußeren Rändern auf die Dorsalseite hin verschoben. Die Anlagen der ventralen Längsmuskeln sind nach der Medianlinie verschoben. Die Anlagen der Parapodien ragen hervor. Am 1. Segment erkennt man die Anlage des 1. Paares Kopfcirren.
- Fig. 36. Der ausgeschlüpfte Embryo, von der Ventralseite betrachtet.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1891-1893

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Wistinghausen C. v.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten. 41-74](#)