

# Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.

Von

**Victor Faussek**

in Petersburg.

---

Mit Tafel 6—10 und 11 Figuren im Text.

---

Die Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden begann ich während meines ersten Aufenthaltes in Neapel, 1892, und veröffentlichte bereits damals einen Theil der Resultate. Später widmete ich demselben Thema den größten Theil der Zeit, die ich 1895—96 in der Zoologischen Station zu Neapel zubrachte. Die Resultate dieser meiner Arbeit erschienen 1897 russisch, im 28. Bande der Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft zu Petersburg. Dank der Liebenswürdigkeit der Redaction dieser Zeitschrift kann ich sie jetzt auch einem weiteren Leserkreise zugänglich machen. Im Voraus sei aber bemerkt, dass diese Arbeit nur die etwas freie Übersetzung des russischen Textes bietet und deshalb die ganze Litteratur nach der 2. Hälfte des Jahres 1897 nicht berücksichtigt.

Es ist nicht meine Absicht, auf den folgenden Seiten eine embryologische Monographie zu geben; durchaus nicht alle Organsysteme habe ich gleichmäßig bearbeitet, einige sogar gar nicht berücksichtigt. Die Beobachtungen der früheren Autoren, vor Allem BOBRETZKY's, sind in mehreren Beziehungen so erschöpfend, dass ich sehr oft ihre Angaben nur zu wiederholen haben würde. Dies halte ich für unnöthig und beschränke mich deshalb hier auf die Darstellung meiner eigenen Funde, während ich die bekannten That-sachen nur so weit anführe, wie es mir für die Klarheit der Darstellung unbedingt nöthig zu sein scheint. Der Leser findet daher keine Angaben über die Entwicklung der äußeren Form des Embryos, über die Bildung des Mantels, der Kiemen, der Arme, des

Triichters, der Schalendrüse, der Otocysten, über die späteren Stadien des Darmes etc. Eben so wenig lasse ich mich auf die Besprechung der frühesten Stadien und der Furchung näher ein und verweise hierüber auf WATASE und VIALLETON.

Endlich habe ich es auch nicht für unbedingt nöthig erachtet, die Geschichte jeder Frage zu erörtern und die Litteratur völlig zu geben; vielmehr citire ich nur die Autoren, deren Arbeiten in directer Beziehung zur meinigen stehen, und übergehe die, z. B. von USSOW, METSCHNIKOFF, BROOKS, die entweder schon veraltet sind und nur noch historisches Interesse haben, oder die von mir untersuchten Fragen nicht berühren.

Meine Arbeit ist daher nur eine Ergänzung zur bekannten Monographie von BOBRETZKY und bringt zu dieser nur die Berichtigungen und neuen Thatsachen, die in den letzten 20 Jahren durch die Erweiterung der Technik und des zoologischen Wissens überhaupt als möglich und nothwendig erschienen. Die Arbeit von BOBRETZKY — ein Muster wissenschaftlicher Forschung — hat mir beständig vorgesehwebt, und ich konnte nichts Besseres thun, als, meinen Kräften gemäß, ihren Verfasser in der Gewissenhaftigkeit und Pünktlichkeit der Beobachtung und in der Vorsicht seiner Folgerungen nachzualmen. Die reichen Resultate BOBRETZKYS, die besonders hervortreten, wenn man sie mit denen seiner Vorgänger vergleicht, verdienen um so mehr Bewunderung, wenn man bedenkt, dass das Schneiden sich zu jener Zeit (in der Mitte der 70er Jahre) noch in der Kindheit befand und die Vollkommenheit, wie im Laufe des nächsten Decenniums, noch lange nicht erreicht hatte.

Von der Anstalt, wo diese Arbeit ausgeführt wurde, kann ich nur mit tiefstem Dank reden. Die Zoologische Station zu Neapel ist schon so weltbekannt geworden, und ihre Verdienste werden überall so gewürdigt, dass es hier überflüssig sein würde, über die reichen Hilfsmittel und bequemen Einrichtungen, die dort die auswärtigen Zoologen finden, zu sprechen. Für eine angenehme Pflicht halte ich es aber, an dieser Stelle meine Anerkennung für die mir stets auf das Liebenswürdigste gewährte Hilfe allen dortigen Herren auszusprechen.

---

**Über die Reihenfolge meiner Darstellung.** In der Entwicklung von *Loligo* kann man zur einfacheren Darstellung vier Perioden unterscheiden:

1. Periode von der Bildung des Blastoderms bis zu dem Stadium, das in Fig. 657 von KORSCHÉLT's Lehrbuche abgebildet ist (Textfigur 1). Die Anlagen der Augen, Otcysten, Kiemen und des Mantels sind erst an der Oberfläche angeordnet (Fig. 1). Die Embryonen sind noch oval und vom äußeren Dotter nicht getrennt. Die Augenstiele treten eben erst hervor, der Rumpfsack ist kaum vom übrigen Embryo gesondert. In diese Periode fällt die Bildung der Schalendrüse und der Anlage des Mitteldarms, des Nervensystems, der Augen und der Otcysten.

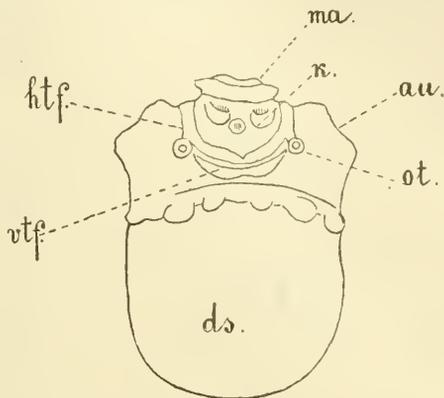


Fig. 1. Stadium von *Loligo vulgaris*, aus KORSCHÉLT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *ma* Mantel, *ds* Dottersack, *au* Augen, *k* Kiemen, *ot* Otcyste, *vtf*, *htf* vordere u. hintere Trichterfalten.

2. Periode bis zur Ausbildung des Embryos, wie er in Fig. 2 aussieht. Der Embryo sondert sich vom äußeren Theile des Dotterorgans; die Augenstiele ragen seitlich stark hervor; der Rumpf sondert sich vom Kopf und wächst nach hinten aus; der Trichter ist noch nicht zu einem Rohre geworden. In diese Periode fällt die Anlage der Blutgefäße und des Cöloms, d. h. der Niere und des Pericards.

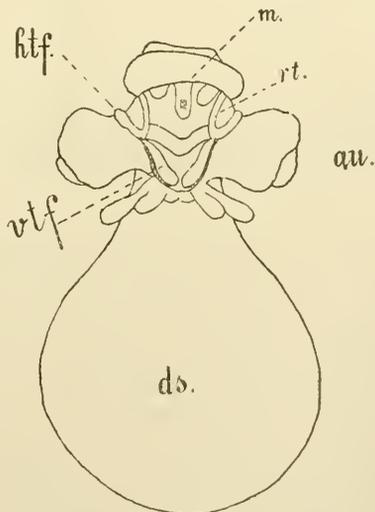


Fig. 2. Stadium von *Loligo vulgaris* aus KORSCHÉLT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *m* Mantel, *ds* Dottersack, *au* Augen, *vtf*, *htf* vordere u. hintere Trichterfalten, *rt* Retractor des Trichters.

3. Periode bis zu dem Stadium, das in Fig. 3 abgebildet ist. Der Embryo wächst und wird zuletzt ungefähr so lang wie der äußere Dottersack; in der Form ist er schon ganz dem erwachsenen Thiere ähnlich. Die Augenstiele ragen nicht so stark

hervor und werden von den Hautfalten umwachsen. Der Trichter ist ausgebildet. In den Augen und den Chromatophoren tritt Pigment auf. Die Pericardialhöhle erreicht den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Im hinteren Abschnitt des inneren Dotters degenerieren die Zellkerne in charakteristischer Weise.

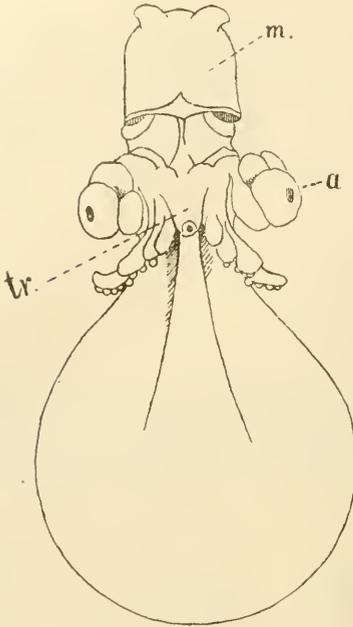


Fig. 3. Stadium von *Loligo vulgaris*. aus KORSCHOLT & HEIDER's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. *m* Mantel, *a* Augen, *tr* Trichter.

4. Periode bis zum Auschlüpfen des Embryos. Diese Einteilung in vier Perioden ist selbstverständlich ganz künstlich, da in Wirklichkeit die Entwicklung allmählich und ohne jegliche Metamorphose verläuft. Deshalb muss man auch bei der Darstellung oft die Grenzen der Perioden überschreiten und entweder vorausgreifen oder zu schon Gesagtem zurückkehren. Es schien mir aber doch vorteilhafter zu sein, meine Darstellung nach den Stadien zu gestalten, als die andere, bei den Embryologen ebenfalls verbreitete Methode zu wählen, nämlich die Entwicklung der Organe einzeln zu beschreiben. Im letzteren Falle muss man ja für jedes Organ

immer wieder zum Anfang zurückkehren und seine Umwandlungen im Laufe der ganzen Entwicklung ohne jeglichen Zusammenhang mit den anderen Organen verfolgen. Es unterliegt nun gar keinem Zweifel, dass die Anlagen verschiedener Organsysteme während jeder Periode in Beziehung zu einander stehen: kein Organ entwickelt sich unabhängig von den anderen, sondern alle hängen streng von einander ab, obwohl die Gesetze dieses Zusammenhanges uns vollkommen unbekannt sind. Die Entwicklungsgeschichte nach Stadien giebt uns eigentlich die Anatomie des Embryos während dieser Perioden. Die rationellste Methode würde vielleicht die sein, die beiden Darstellungsweisen zu vereinigen, d. h. zuerst die Stadien, dann die Entwicklung der Organe zu beschreiben, wie das auch oft genug geschieht, z. B. in der Arbeit REICHENBACH'S über die

Entwicklung des Flusskrebses. In einer Arbeit wie der meinen aber, die keine monographischen Zwecke verfolgt, würden wir uns auf solche Art zu lange bei schon bekannten Thatsachen aufhalten.

Nur in einem Falle habe ich die von mir gewählte Methode verlassen: ein eigenes Capitel ist dem Auge zu Theil geworden. Wenn ich nämlich die Angaben über seine Entwicklung bei der Beschreibung der Stadien gemacht hätte, so würden wohl die wenigen neuen Thatsachen, die ich über seine Entwicklung gefunden, zu stark zerbröckelt und an den verschiedensten Stellen meiner Arbeit zerstreut worden sein.

**Über die Orientirung des Embryos.** Bei der Beschreibung der Körpertheile werde ich im Anschluss an GROBBEN die Bezeichnungen gebrauchen, die der normalen Lage des erwachsenen, sich bewegenden Thieres entsprechen. Die Oberseite ist also die, wo die Schale liegt, die Unterseite, wo sich Mantel- und Kiemenhöhle befinden, das vordere Körperende das Kopfende, das ihm gegenüberliegende das Hinterende. Diese Bezeichnung entspricht zwar nicht der morphologischen Bedeutung der Körperseiten, zeichnet sich aber durch große Einfachheit und Bequemlichkeit aus. Die Ausdrücke ventral und dorsal werden dabei vollständig vermieden, um keine Verwirrung in die Darstellung zu bringen. Im Vergleiche zu anderen Mollusken wird ja bei den Cephalopoden die Dorsalseite durch ihre Oberseite, Hinterseite und einen Theil der Unterseite vorgestellt — die Anwendung dieser Ausdrücke würde folglich zu Verwirrungen führen. Nach der von mir angenommenen Bezeichnung sind die Embryonen mit ihrem Vorderende dem Dotter zugewandt und wachsen hauptsächlich nach hinten aus; das Hinterende grenzt sich dabei scharf vom Kopfe ab.

**Technische Bemerkungen.** Als Material dienten mir die Eier von *Loligo vulgaris* und *L. marmorae*, theilweise auch von *Sepia officinalis*. Ich verfügte ferner über die Eier von *Sepiola*, *Argonauta* und *Octopus vulgaris*, aber von der ersteren Species waren ihrer nur wenige, und die von *A.* und *O.* bieten, obwohl sie ohne Schwierigkeit zahlreich zu bekommen waren, solche technische Schwierigkeiten dar, besonders bei der Ablösung der Eimembran, dass ihre Untersuchung keine so günstigen Resultate verspricht wie die von *Loligo*. Nach einigen misslungenen Versuchen gab ich es denn auch vollständig auf, ihre Entwicklung zu untersuchen, und begnügte mich fast ausschließlich mit dem reichen Materiale, das mir *Loligo* bot.

Zum Fixiren diente mir Chromsäure (1% mit 5 Tropfen Acidum aceticum glaciale auf je 100 cem), KLEINENBERG's Flüssigkeit (Pikrinschwefelsäure), Sublimatlösung (rein oder mit Essigsäure), MAYER's Pikrinsalpetersäure, PERÉNYI's Gemisch von Chromsäure, Salpetersäure und Alcohol. Alle gaben sie im Großen und Ganzen genügende Resultate, am häufigsten verwendete ich die drei letzten Flüssigkeiten. Sublimatlösung wirkte ausgezeichnet, besonders was die Conservirung der Kerntheilungsfiguren betrifft, gab aber nicht immer dieselben Resultate: in einigen Fällen schrumpften die Eier, ohne dass ich die Ursache davon hätte finden können. PERÉNYI's Gemisch conservirte die Theilungsfiguren schlechter, gab dagegen gute Bilder von den ruhenden Kernen und Zellgrenzen.

Die Mischung von Pikrin- und Salpetersäure nach P. MAYER, die sowohl die Mitosen, als auch die Zellen gut conservirte, hatte für die frühen Stadien noch einen großen Vortheil — dass sich nämlich die Eier leichter vom Schleime befreien lassen. Bei *Loligo* stecken sie bekanntlich zu mehreren Dutzenden in einer gemeinsamen Gallerthülle und bilden so wurstförmige Körper von einigen Centimetern Länge. Vor der Fixirung nun zerzupfte ich die Gallerte mit Nadeln, um sie so viel wie möglich fortzuschaffen; Eier mit jungen Embryonen aber aus den Kapseln ganz rein und ohne Verletzung herauszunehmen, ist beinahe unmöglich (später gelingt es ohne große Schwierigkeiten, da die Gallerte ihre Beschaffenheit ändert). Die Eier kamen also in das Fixirgemisch, wenn auch bedeutend gereinigt, so doch immer noch durch den Schleim zu mehreren verklebt. Im Alcohol aber erhärtet letzterer dermaßen, dass sich die Eier aus ihm nicht leicht, und nur indem ein bedeutender Procentsatz zu Grunde geht, herauslösen lassen. Hatte ich sie hingegen mit Pikrinsalpetersäure fixirt, so färbte ich sie sofort mit der Hülle, indem ich sie aus dem Alcohol direct in Hämalaun überführte. Hierin blieben sie 24 Stunden, kamen dann auf 24 Stunden in 1%ige Alaunlösung: dabei wurde die Gallerte wieder weich, verlor aber ihre Zähigkeit und Klebrigkeit so sehr, dass sich die Eier nun aus ihr ohne große Mühe schälen ließen. Die anderen Gemische zeigten diese vortheilhafte Änderung der Gallerthülle nicht, und daher habe ich die frühen Stadien stets mit Pikrinsalpetersäure fixirt. Zudem behält dabei der Dotter, der sich in der Alaunlösung ganz entfärbt, von der Pikrinsäure einen gelblichen Ton bei, der zur Unterscheidung der Grenzen zwischen Dotter und Zellplasma sehr geeignet ist. Die erwähnte Eigenschaft der Pikrinsalpetersäure hätte mir

vielleicht auch die Untersuchung der Eier von *Octopus* erleichtert, leider aber lernte ich sie erst kennen, als sich kein frisches Material von solchen Eiern mehr beschaffen ließ.

Zur Färbung benutzte ich Borax-Carmin nach GRENACHER, Carmalaun und Hämalaaun nach P. MAYER. Für die älteren Embryonen combinirte ich öfter Hämalaaun mit Anilinfarbstoffen (Eosin in gesättigter wässriger Lösung, Orange-G in Wasser und Alcohol verschieden stark gelöst). Obgleich die Anilinfarbstoffe keine specifischen Färbungen gaben (nur der körnige Inhalt der drüsigen Zellen von HOYLE'S Organ wurde von ihnen intensiv gefärbt), so riefen sie doch einen recht vortheilhaften optischen Contrast hervor, was die Untersuchung der Präparate öfters erleichterte.

Bei der Anfertigung von Schnitten zerbröckelt der Dotter; dies ist besonders hinderlich bei den jüngeren Stadien, wo der Plasmatheil des Eies im Vergleiche zum Nährdotter noch klein ist. Aber selbst später ändert der Dotter im Gegensatz zu dem einiger anderen Thiere hier seine Beschaffenheit nicht im geringsten, sondern bleibt bröckelig. So wird das langweilige und zeitraubende Bestreichen des Objectes mit Collodium vor jedem Schnitte unumgänglich. Die Einbettung in Photoxylin und Paraffin nach der Methode von MITROFANOFF (Arch. Z. Expér. Tome 3 1896) gewährte mir keine Vortheile — der Dotter blieb bröckelig; vielleicht war aber das Photoxylin nicht besonders gut.

## I.

### Erste Periode.

**Die Hülle des Dotterorgans** (das Dotterepithel, membrane péritelline). Der Darm der Cephalopoden entwickelt sich aus zwei Anlagen: aus dem Stomodäum, das durch eine Einstülpung des Ectoderms entsteht und die Mundhöhle, die Speicheldrüsen und den Oesophagus liefert, und aus dem Mesenteron, aus welchem Darm, Magen, Leber und Tintenbeutel entstehen. Ein Proctodäum, d. h. der hintere, aus einer Ectodermeinstülpung entspringende Darmabschnitt, existirt bei den Cephalopoden überhaupt nicht.

Die Entwicklung des Stomodäums spielt sich so klar und deutlich ab und ist schon von BOBRETZKY (2) so genau geschildert worden, dass ich den Angaben dieses Forschers nur Weniges hinzuzufügen

habe. Die Entwicklung des Mesenterons hingegen war bis jetzt in vielen Beziehungen strittig und unklar.

Wie bekannt, tritt die Anlage des Darmes an der Unterseite des Embryos unter der embryonalen Mantelfalte, zwischen den Kiemenanlagen auf, und zwar sehr spät, wenn schon eine ganze Reihe von Anlagen verschiedener Organe vorhanden ist: das Stomodäum bereits als ziemlich tiefe Einstülpung vorliegt, die Schalendrüse sich zum Schließen vorbereitet und die Augengruben bereits geschlossen sind. Was nun die Zellenelemente betrifft, so bemerken wir in dem unmittelbar vorhergehenden Stadium folgende (Taf. 6 Fig. 12 u. 13):

1) eine Ectodermsschicht, die hinten, wo aus ihr die Schalendrüse entsteht, ein einschichtiges Epithel ist, vorn dagegen, im Bereiche der Kopflappen, bedeutende mehrschichtige Verdickungen bildet:

2) eine Mesodermsschicht, die unter dem Ectoderm liegt und aus gleichgestalteten Zellen besteht. Die Vertheilung der Mesodermzellen im Embryo ist ungleichmäßig: sie fehlen beinahe gänzlich unter der Schalendrüse und den Ectodermverdickungen der Kopflappen; um die Schalendrüse herum aber bilden sie eine Anhäufung, besonders stark an der Unterseite des Embryos, wo der Darm und andere Eingeweide sich bilden werden. Diese Vertheilung hat übrigens besonders genau und eingehend bereits VIALLETON beschrieben,

3) unter dem Mesoderm und unmittelbar am Dotter liegt eine dünne Zellschicht; sie bildet eine Hülle um den Dotter (Dotterhülle von BOBRETZKY, membrane périvitelline von VIALLETON, Dotterepithel von KORSCHIELT) und ist bis jetzt ein wichtiger Streitpunkt in der Frage nach den Keimblättern der Cephalopoden.

Alle Autoren sind sich darüber einig, dass die untere Zellschicht erst an der Peripherie der nach der Furchung den plasmatischen Eipol bedeckenden Keimscheibe erscheint. Letztere besteht nach VIALLETON und WATASE aus vielen kleinen Blastomeren und aus einem Kranze größerer Zellen, deren Plasma nicht scharf begrenzt ist, sondern unmittelbar mit dem dünnen plasmatischen Überzuge des ungefurchten Eitheils zusammenfließt. Diese großen Segmente sind Reste der Plasmafurchung und werden von VIALLETON Blastoconen genannt und ganz richtig mit den Entodermmakromeren von *Nassa* verglichen. Aus ihnen geht nach V. die Dotterhülle hervor: durch die Theilung der Blastomeren entsteht ein von der Peripherie nach dem Centrum hin wachsender Mesodermring, wogegen

die Theilung der Blastocoenen Zellen liefert, die mit der plasmatischen Eihülle zusammenfließen, so dass eine in einer dünnen plasmatischen Schicht liegende Kerngruppe resultirt. Später bedeckt die Keimscheibe, an der Eioberfläche wachsend, von oben her die Dotterhülle die ihrerseits sich unter den Zellen der Keimscheibe und auch außerhalb derselben weiter erstreckt, allmählich den ganzen Dotter umhüllt und ihn vom Embryo trennt. Somit sind nach V. Mesoderm und »membrane périvitelline« verschiedenen Ursprungs, und die letztere entsteht aus den Furchungszellen, die den Dottermakromeren der Gastropoden entsprechen, ist folglich ganz und gar entodermal.

KORSCHOLT hält, obwohl er selbst das erste Auftreten der Dotterhülle nicht beobachtet hat, die Dotterhülle ebenfalls für unzweifelhaft entodermal, glaubt aber, dass sie aus der gemeinsamen Zellenanlage entsteht, die sich von der Peripherie der Keimscheibe zum Centrum ausbreitet und eine »Mesoentodermanlage« vorstellt. Die untere, dem Dotter anliegende Zellschicht dieser Anlage liefert später das »provisorische und das definitive Entoderm« (d. h. Dotterepithel und Darmanlage).

Die Furchung der Cephalopoden habe ich nicht studirt, vielmehr fangen meine Beobachtungen da an, wo die zweischichtige Keimscheibe im Centrum aus einer einzigen Ectodermzellenschicht besteht, an der Peripherie hingegen verdickt ist, wobei unter dem Ectoderm schon 1—2 Schichten Mesodermzellen bemerkt werden können. Alle Autoren stimmen darin, dass das Mesoderm von der Peripherie nach dem Centrum hin wächst, mehr oder minder überein, und Taf. 6 Fig. 6 zeigt eine Keimscheibe, wo an der Peripherie die Mesodermbildung und das Auftreten der ersten Elemente der Dotterhülle sichtbar werden.

Die den oberen Eipol wie ein Uhrglas umhüllende Keimscheibe umwächst allmählich den Dotter, in dessen plasmatischem Überzuge die von den Elementen der Keimscheibe vollständig unabhängigen Kerne liegen. An der Peripherie der Keimscheibe, wo das Mesoderm aufhört, zieht aber das Ectoderm noch weiter und besteht hier aus ganz flachen und nach dem Dotterpole hin ausgezogenen Zellen; unter diesen zeigt sich stellenweise der plasmatische Überzug des Eidotters, d. h. manchmal irgend eine Zelle der membrane périvitelline. Es ergiebt sich somit ein Bild, das der von VIALLETON geschilderten Umwachsung des Blastocoenenrings durch die aus ihm entstandenen Ectodermzellen der Keimscheibe vollständig entspricht (Taf. 6 Fig. 6—10).

Fig. 9 stellt den Rand der Keimscheibe dar, wo das Ectoderm bei seinem Vordringen den Dotter umwächst; man sieht unter den flachen peripherischen Ectodermzellen eine Zelle mit einem großen und schwach tingirten Kerne; diese gehört zur membrane péritelline und ist ohne Zweifel nur ein Abkömmling der letzten großen Makromeren, der Blastococonen VIALLETON'S. Meine Figur 9 nun ähnelt in so hohem Grade der Abbildung von VIALLETON, die die Umwachsung der von Blastococonen entstandenen Zellen durch das Ectoderm zeigt, dass ich auch hier einen ganz übereinstimmenden Process zu finden überzeugt bin. Es handelt sich dabei um eine typische Epibolie. Von den Mesodermzellen ist die von mir abgebildete Zelle zu weit entfernt, um aus ihnen entstanden sein zu können; übrigens ist auch in der Keimscheibe, von der die Zeichnung herrührt, die Mesodermbildung erst in ihren Anfangsstadien.

Auf Fig. 9 sehen wir die Dottermembranzelle so zu sagen in statu nascendi, d. h. wie sich eine der peripheren Furchungszellen, ein Derivat der Blastococonen, in eine Dottermembranzelle verwandelt. Ihr ziemlich großer, runder Kern liegt in einer beträchtlichen Plasmamasse. Sobald aber die soeben entstandenen Dottermembranzellen sich von der Peripherie nach dem Centrum hin verschieben, indem sie sich unter der Keimscheibe vermehren, tritt auch sogleich ihre Deformation auf (s. Fig. 7, die nach demselben Präparate wie Fig. 9 gezeichnet ist).

Etwas später giebt es schon mehr Dottermembranzellen, und dabei ist auch ihre Deformation beträchtlicher. Ihre Kerne sind meistens in die Länge gezogen, unregelmäßig eckig, manehmal sogar dünnen, unregelmäßig cylindrischen Stäbchen ähnlich; sie tingiren sich nur sehr schwach und unterscheiden sich bedeutend von den Mesodermzellenkernen. Die Plasmasehicht um diese Kerne ist sehr dünn, und die Grenzen der Dottermembranzellen, die bei BOBRETZKY, KORSCHIELT und WATASE als scharfe biconvexe Linsen abgebildet sind, war ich gar nicht im Stande zu erkennen. Nach meiner Auffassung liegt an der Dotteroberfläche unter den Zellen der Keimscheibe eine ununterbrochene dünne Plasmasehicht — eine dünne Plasmamembran; sie ist leicht zu beobachten, wenn sich die Zellen der Keimscheibe durch die Reagentien contrahiren und etwas vom Dotter abheben (Fig. 10, 11). Dann trennt sich auch die Plasmamembran leicht vom Dotter und wird deutlich; sie verdickt sich zwar etwas um ihre Kerne, dass sie aber entsprechend diesen Kernen in Fragmente zerfallt, lässt sich wenigstens den Schnitten nach nicht

mit Sicherheit behaupten. Die stäbchenähnliche Form der Kerne und die Feinheit ihrer Plasmasehicht machen den Eindruck, als ob die Zellen sich nur mit Mühe durch den höchst engen Raum zwischen Keimscheibe und Eidotter durchdrängen, so dass die Zellen ganz dünn werden und auf den Schnitten nicht mehr von der Plasmasehicht, auf oder in der sie kriechen, unterschieden werden können; zugleich werden ihre Kerne platt und röhrenförmig.

Die Mesodermzellen hingegen (Taf. 6 Fig. 11) sind groß, scharf begrenzt, plasmareich, mit großen typischen, chromatinreichen Kernen; sowohl im Ectoderm, als auch im Mesoderm giebt es beständig Mitosen. In den Dottermembranzellen hingegen habe ich trotz VIALLETON nie Kerntheilungsfiguren beobachtet.

Mithin sind die Mesodermzellen und die Zellen der Dottermembran im Allgemeinen grundverschieden, und nichts kann als Beweis dafür dienen, dass die letzteren aus den ersteren entstehen. Zwischen den großen saftigen Mesodermzellen mit ihren normalen Kernen und den flachen, mit einander zusammenfließenden Dottermembranzellen mit ihren deformirten Kernen giebt es gar keine Übergänge. Wenn sich bei der Behandlung mit Reagentien die Keimscheibe vom Dotter abhebt, so hat man deutlich vor sich einerseits die großen Mesodermzellen, andererseits den plasmatischen Dotterüberzug mit seinen schwach tingirten Kernen. Niemals aber zeigt sich ein Übergang von den einen zu den anderen.

So haben mich denn meine Beobachtungen zu der Überzeugung geführt, dass KORSCHOLT'S Ansicht vom Entstehen der Dottermembranzellen (Dottereithelzellen) durch Differenzirung der unteren Zellschicht des unteren Keimblattes (des Mesoderms) fehlerhaft sei: die Dottermembranzellen erscheinen zuerst an der Peripherie der Keimscheibe ganz unabhängig von den Mesodermzellen, wie VIALLETON richtig beschrieben hat. Wahrscheinlich ist seine andere Beobachtung, dass nämlich die Dottermembranzellen aus den großen peripherischen Furchungselementen (Blastocoenen) entstehen, ebenfalls richtig.

Besonders deutlich ist der plasmatische Dotterüberzug an den mit Pikrinsalpersäure fixirten und mit Hämalan tingirten Präparaten, denn der Dotter behält von der Pikrinsäure her einen hellgelben Farbenton und unterscheidet sich daher schärfer von der Plasmasehicht, als an den mit Sublimat fixirten Präparaten, wo er ganz farblos bleibt.

Unmittelbar vor dem Erscheinen der Mitteldarmanlage erreicht

die Dottermembran ihre volle Entwicklung: sie umhüllt nicht nur den von der Keimscheibe bedeckten Theil, sondern auch den übrigen Dotter. Nun tritt noch deutlicher die dünne Plasmasehicht auf dem Dotter hervor, in dem die Kerne ziemlich weit zerstreut sind. Diese Kerne sind ziemlich groß, länglich, mit 1 oder 2 stark tingirten Kernkörperchen, sonst aber arm an Chromatin. Ihre Größe unterliegt bedeutenden Schwankungen: manche dürfen im Vergleiche zu den Zellkernen der Keimsehe Ribeesenkerne genannt werden, daneben kommen aber auch bedeutend kleinere vor. Wie auch die weitere Entwicklung beweist, theilen sich ohne Zweifel die Kerne der Dottermembran energisch, jedoch habe ich Mitosen, die doch sonst bei den Cephalopodenembryonen gewöhnlich sehr gut hervortreten, nie bemerkt und muss folglich hier die Kerntheilung amitotisch geschehen lassen.

Nach VIALLETON (l. c. p. 247) theilen sich die Kerne der Dottermembran mitotisch, wenn die Keimscheibe die Dottermembran zu umwachsen und die Kerne dieser Membran sich unter den Zellen des Embryo zu vertheilen beginnen.

Vom Stadium der Fig. 9 habe ich nur wenige Präparate und darf daher, obgleich sie mir gar keine Mitosen in der Dottermembran zeigen, dennoch die Angabe von VIALLETON nicht unbedingt für verfehlt halten. Später aber kommen in diesen Kernen Mitosen bestimmt nie vor.

Folglich bestätigen meine Beobachtungen vollkommen die Schilderung VIALLETON's, nach der die membrane périvitelline, oder die Dottermembran, eine Art Plasmodium aus vielen Zellen ist, die zur leichteren Resorption des Dotters beitragen. Wie wir später sehen werden, betheiligen sie sich am Aufbaue des Embryos nicht; sie haben schon ihre histogenetischen Eigenschaften verloren und behalten nur eine trophische Bedeutung — einmal an der Dotteroberfläche als dünner Überzug ausgestreckt, vermögen sie diese nicht mehr zu verlassen und sich wieder an die Elemente der Keimscheibe anzuschließen.

**Die Anlage des Mitteldarmes.** Die Frage nach der Entwicklung des Mitteldarmes bei den Cephalopoden ist eine von denen, wo die Ansichten der Autoren diametral aus einander gehen. In der That sind alle überhaupt möglichen Antworten darauf gegeben worden: der Darm sollte ectodermalen (WATASE u. A.) oder entodermalen (VIALLETON, KORSCHOLT) oder endlich mesodermalen (BOBRETZKY) Ursprungs sein. Dem neuen Forscher bleibt folglich nur zu entscheiden übrig, welche von diesen Meinungen die richtige sei; die Uneinigkeit der früheren Autoren weist aber schon genügend darauf

hin, dass die Sache schwer zu entscheiden und zu deuten ist, während z. B. über die Entwicklung des Vorderdarmes Alle derselben Meinung sind. Es liegt nun nicht in meiner Absicht, weder hier, noch weiter unten einen detaillirten historischen Überblick zu geben, und auch in den Citaten werde ich mich mit dem Allernothwendigsten begnügen. Desshalb werde ich auch die Arbeiten von GIROD und WATASE, deren Ansicht vom ectodermalen Ursprung des Mitteldarmes auf groben Beobachtungsfehlern beruht und schon von KORSCHULT genügend widerlegt ist, bei Seite lassen und nur BOBRETZKY, VIALLETON und KORSCHULT berücksichtigen.

BOBRETZKY (2) schildert das Erscheinen der Mitteldarmanlage in folgender Weise. Wenn das Stomodäum schon eine ziemlich tiefe Einstülpung, und die Schalendrüse noch nicht geschlossen ist, liegt an der unteren Seite des Embryos etwas vor der Mantelanlage als kleiner Vorsprung des Keimstreifens der Analhügel. »Vorher erscheint der Analhügel als eine unbedeutende continuirliche Verdickung des mittleren Keimblattes; nun bemerken wir aber in ihm eine kleine Höhlung, die dicht an der Oberfläche des Dotters liegt und einerseits von der Dottermembran begrenzt ist, andererseits vom oberen Keimblatte durch die ziemlich dicke Zellenmasse des mittleren Keimblattes getrennt wird. Die weitere Entwicklung zeigt, dass diese Höhlung die Mitteldarmanlage oder die primäre Darmhöhle vorstellt. Ihre Lage an der Grenze des Dotters giebt uns einen Hinweis darauf, wie sie entstanden ist: augenscheinlich dadurch, dass die Zellenmasse des mittleren Keimblattes sich hier von der Dottermembran ablöst und über ihr ausbiegt. Die die primäre Darmhöhle unmittelbar begrenzenden ovalen Mesodermzellen beginnen sich zu einer einzigen Schicht zu gruppieren, indem sie sich mit ihrem längeren Durchmesser mehr oder minder senkrecht zur Oberfläche stellen und allmählich den Charakter von Cylinderepithelzellen annehmen« (l. c. p. 20). Für besonders seltsam hält hierbei BOBRETZKY »die äußerst späte Abtrennung des Darmdrüsenblattes, wesswegen die primäre Darmhöhle bei ihrem ersten Erscheinen den Eindruck macht, als ob sie unmittelbar vom mittleren Blatte begrenzt sei; später nimmt die innere Schicht dieses Blattes allmählich den Charakter eines Cylinderepithels an und gestaltet sich nach und nach zum Darmdrüsenblatte« (l. c. p. 21). Die Möglichkeit der Entstehung der Mitteldarmanlage aus der Dottermembran weist er kategorisch zurück: »nie und nirgends geht die epitheliale Zellschicht des primären Darmes in die Dottermembran über, sondern legt sich nur überall

darán an« (l. c. p. 22). Da er weiter von der Entstehung des Epithels des Darmes aus dem »Entoderm« spricht, so bildet sich folglich nach BOBRETZKY das Entoderm durch Differenzirung der innersten, dem Dotter aufliegenden Zellenlage des »zweiten Keimblattes«, das also vor der Trennung der Darmanlage das mit dem Mesoderm verbundene Entoderm vorstellt.

VIALLETON (op. cit. p. 272) hält die membrane périvitelline für das primäre Entoderm und die Anlage, aus der Mitteldarmepithel, Leber und Tintensack entstehen, für das definitive Entoderm; er beschreibt das Auftreten dieser Anlage genau wie BOBRETZKY, ist aber über seinen Ursprung zu keinem Resultate gekommen; gegen BOBRETZKY hält er es für wahrscheinlich, dass sie aus den Dottermembranzellen und nicht aus dem Mesoderm entsteht.

KORSCHOLT beschreibt die Anlage des Mitteldarmes als einen Epithelstreifen, der unmittelbar dem Dotter aufliegt und aus wenigen Zellen besteht. Durch die Einstülpung nach außen entsteht die sackförmige Darmanlage, wie sie B. und V. beschrieben hatten. Sonach hat KORSCHOLT ein früheres Stadium gesehen. Der Streifen breitet sich nach ihm in einer Ebene mit den Dottermembranzellen aus und ist vom Dotter nicht durch die Dotterzellen getrennt. Den Angaben der früheren Autoren entgegen fand er nämlich, dass die Dotterzellen in diesem Stadium auf dem Dotter keine kontinuierliche Schicht bilden, sondern auf ihm zerstreut liegen. »Sowohl Dotterepithel wie Mitteldarmplatte stellen sonach in diesem Stadium eine dem Dotter direct aufliegende unterste Zellenlage der Keimscheibe dar. Ideell kann man sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen.« Obwohl K. keinen genetischen Zusammenhang der Dotterzellen mit den Zellen der Darmanlage gefunden hat, so hält er sie dennoch, da sie ja in einer Lage dem Dotter direct aufliegen, für ein Ganzes — für Entoderm. Er schreibt ihnen auch einen einheitlichen Ursprung zu, indem er sie beide durch Differenzirung der unteren Keimlage der Keimscheibe entstehen lässt.

Es sind sonach alle Forscher darüber einig, dass die Mitteldarmanlage sich sehr spät differenzirt, wenn die Entwicklung einiger anderer Organe schon weit fortgeschritten und die Mesodermschicht mächtig geworden ist. BOBRETZKY spricht sich nicht über die morphologische Bedeutung der Dottermembran aus, lässt aber die Darmanlage aus der unteren Zellenlage »des zweiten Keimblattes«, mit anderen Worten aus dem Mesoderm entstehen. Er wagt zwar nicht, sich direct für die Entstehung des Darmes aus dem Mesoderm aus-

zusprechen, betrachtet aber die ganze Zellschicht zwischen Ectoderm und Dottermembran als einen Complex von Meso- und Entoderm; das letztere differenzirt sich sehr spät. VIALLETON und KORSCHULT stimmen darin überein, dass sie die Dottermembran (membrane péritelline) als Entoderm ansehen und mehr oder minder bestimmt die Darmanlage mit ihr in Zusammenhang bringen. Einen strittigen Punkt stellen sonach die Beziehungen der den Dotter umhüllenden Zellenlage zur Darmanlage dar.

Ich gehe nun zu meinen eigenen Beobachtungen über.

Auf Taf. 6 Fig. 12 ist ein sagittaler Schnitt durch den Embryo von *Loligo* in dem Stadium, das der Entstehung des Mitteldarmes vorausgeht, abgebildet: die Ränder der Schalendrüse erheben sich eben erst; das Stomodäum ist noch nicht eingestülpt, sondern nur ein Ectodermstreif, dessen Zellen cylindrisch geworden sind. Die Mitteldarmanlage nun erscheint an der Unterseite des Embryos vor dem Vorsprunge der Mantelanlage (*Ml*), zwischen den beiden kleinen Vorsprüngen, die die Kiemenanlagen darstellen. Die Abbildung zeigt einen Schnitt, der diesen Theil getroffen hat; ich kann selbstverständlich nicht mit Gewissheit behaupten, dass dieser Schnitt direct die Ebene trifft, in der die Darmanlage erscheinen wird, es haben aber zu dieser Zeit alle Schnitte durch dieses Gebiet einen ganz gleichen Bau. Die Dottermembran hat zu dieser Zeit schon den oben beschriebenen Charakter; in den betreffenden Abbildungen ist ihr Bau zwar nicht deutlich sichtbar, an den anderen Schnitten desselben Embryos aber ist stellenweise der abgelöste plasmatische Dotterüberzug mit seinen Kernen ausgezeichnet zu sehen. — Ferner tritt unten am Embryo ein kleiner Vorsprung — die spätere Mantelanlage (*Mn*) hervor. Sowohl in ihrem Vorsprunge als auch dicht daneben liegt eine lockere Schicht gleichartiger Mesodermzellen; die direct der Dottermembran anliegenden Zellen unterscheiden sich gar nicht von den anderen Mesodermzellen, und es sind auch noch keine Spuren der Mitteldarmanlage sichtbar.

In Taf. 7 Fig. 14—17 ist diese Anlage ein kleines, dem Dotter anliegendes Zellstreifenchen, das sich von den anderen Mesodermzellen abgelöst hat und epithelial geworden ist. Seine Zellen entsprechen vollkommen dem von KORSCHULT auf Fig. 2, 6 u. 7 abgebildeten Verhalten, weichen aber von seiner Beschreibung in einem wesentlichen Punkte ab. Er erwähnt nämlich des Fehlens der Dotterepithelzellen da, wo der Epithelstreif erscheint. »Dotterepithelzellen fehlten in

dieser Gegend nicht nur auf dem betreffenden Schnitt, sondern ließen sich auch auf den folgenden und vorhergehenden Schnitten nicht auffinden — pag. 351; weiter pag. 362 sagt er: da die Mitteldarmplatte in ihren frühesten Stadien nach meiner Erfahrung dem Dotter direct anliegt, so wird man ihr denselben Charakter zuschreiben dürfen wie dem Dotterepithel. Der Nachweis einer Verbindung zwischen der Epithelplatte und dem Dotterepithel war bei den von mir untersuchten Objecten ausgeschlossen, weil die völlig continuirliche Lage von Dotterepithelzellen, welche die verschiedenen Autoren in diesen und sogar jüngeren Stadien beschreiben und zeichnen, als solche nicht vorhanden war. Sowohl Dotterepithel wie Mitteldarmplatte stellen sonach in diesem Stadium eine dem Dotter direct aufliegende unterste Zellenlage der Keimscheibe dar. Ideell kann man sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen. <

Nach meinen Beobachtungen sind KORSCHOLT'S Beschreibung und Betrachtungen ganz unzulänglich. Er hat Unrecht, wenn er gegen BOBRETZKY und VIALLETON streitet, nach denen die Dotterepithelzellen jetzt schon einen continuirlichen Überzug bilden. Von diesen Zellen sind eigentlich nur ihre Kerne deutlich — so zeichnet sie ja auch KORSCHOLT selbst —, die gemeinsame dünne Plasmaschicht aber, in der die Kerne liegen, und die den ganzen Dotter als feiner Überzug umbüllt, ist auch gut sichtbar. Man bemerkt sie zwar nicht auf Fig. 17, wo die Zellen der Keimscheibe und die epitheliale Darmanlage dem Dotter dicht anliegen: sobald aber die Keimscheibe durch die Reagentien sich von dem Dotter etwas ablöst (Fig. 15 u. 16), tritt die plasmatische Dotterhülle — das Plasmodium von VIALLETON — auf das deutlichste hervor. Sodann beweist der Umstand, dass K. an einigen Präparaten um die Mitteldarmanlage keine Kerne der Dotterzellen finden konnte, gar nichts — er selbst zeichnet auf Fig. 2 von einem nur etwas älteren Stadium einen solchen Kern. In der Vertheilung der Dottermembranzellen herrscht nämlich gar keine Regelmäßigkeit: wenn die Dotterhülle wirklich ein Plasmodium ist, so findet in ihrem Plasma wohl auch Bewegung statt, und die Kerne können auf dem Dotter ihre Lage verändern. In den Präparaten sehen wir sie dort, wo sie von der Wirkung der Fixirgemische getroffen waren. An allen Präparaten, die mit Bestimmtheit das epitheliale Streifchen der Mitteldarmanlage zeigen, ist die Dotterhülle vollständig entwickelt, und ihre Kerne sind auch unter dem Streifchen sichtbar: wenn sie daher auch in einigen Schnitten z. B. Fig. 17, fehlen, so sind sie doch schon auf dem

nächsten Schnitte, in dem sich auch das epitheliale Streifchen fortsetzt, sichtbar.

Meine Präparate beweisen ganz überzeugend, dass zwischen der epithelialen Darmanlage und den Zellen der Dottermembran gar kein Zusammenhang besteht. VIALLETON's allerdings sehr vorsichtig ausgesprochene Voraussetzung, dass sich die Zellen der Dottermembran selbst an der Bildung der Mitteldarmanlage beteiligen, ist ganz unzulässig, wie das bereits KORSCHOLT richtig hervorhebt. Andererseits ist K.'s Angabe, dass bei der Bildung der Darmanlage die Dotterepithelzellen den Dotter noch nicht bedecken und da, wo diese Anlage erscheint, fehlen, wobei die Zellen der Anlage mit ihnen in einer Reihe liegen, so dass man »ideell sich also eine Continuität zwischen beiden Gebilden vorstellen kann« — ebenfalls ganz unrichtig. Die epitheliale Darmanlage liegt nicht in der Ebene der Dottermembran, sondern nach außen von ihr. Ob an der betreffenden Stelle die Kerne der Membran vorhanden sind oder nicht, die plasmatische Hülle hängt gar nicht von den Zellen der Darmanlage ab und löst sich von ihnen los, wenn die Keimscheibe sich bei der Schrumpfung vom Dotter trennt. Überhaupt sind nicht nur hier, sondern überall im Embryo, und nicht nur jetzt, sondern auch später die Mesodermzellen stets von der Dottermembran getrennt und können keinesfalls in sie übergehen, wie KORSCHOLT das voraussetzt. Einzelne Mesodermzellen werden zwar manchmal stark an die Dottermembran angedrückt und behalten diese Lage auch dann bei, wenn der Keimstreif sich von ihr abgetrennt hat, als ob sie sich an diese angeklebt hätten (siehe meine Abbildungen); da sich aber dabei die kleineren Kerne der Dottermembran von den Kernen der Mesodermzellen in der Form beinahe gar nicht unterscheiden, so ist es manchmal schwer zu entscheiden, mit was für Zellen man zu thun hat. Bei aufmerksamer Betrachtung aber kann man sich doch immer davon überzeugen, dass die Dottermembrankerne stets in den gemeinsamen plasmatischen Dotterüberzug versenkt sind; in den Mesodermzellen aber, wie eng sie auch dem Dotter anliegen mögen, befinden sich die Kerne stets außerhalb dieses Überzugs.

Wenn ich sonach keinen Zusammenhang zwischen der Dottermembran und der Darmanlage finde, so unterliegt dagegen der Zusammenhang zwischen letzterer und den Mesodermzellen gar keinem Zweifel. Wenn wir Fig. 12 u. 13, die das Stadium unmittelbar vor dem Erscheinen der Darmanlage abbilden, mit Fig. 14—16, die diese Anlage zeigen, vergleichen, so tritt uns die Quelle, aus der diese

Anlage hervorgeht, deutlich vor die Augen. Einige der Dottermembran anliegende Mesodermzellen werden etwas größer, trennen sich von den übrigen Mesodermzellen, legen sich dichter an einander und gestalten sich zu einem Epithel um — so bildet sich die Darmanlage. Es ist keine Quelle für diese Anlage außer den Mesodermzellen vorhanden, und ihre Verwandtschaft mit letzteren wird auch dadurch bewiesen, dass an den Rändern die Anlage unmerklich ins Mesoderm übergeht, was dann besonders leicht sichtbar wird, wenn sich die Keimscheibe von dem Dotter nicht ablöst, folglich der natürliche Zusammenhang ihrer Zellen ungestört bleibt (Fig. 17).

Dieser allmähliche Übergang der Mesodermzellen in die Darmanlage ist so klar und deutlich, dass er nicht unbemerkt bleiben konnte. In der That mussten die Forscher, die BOBRETZKY's Ansicht vom mesodermalen Ursprung des Darmes zurückwiesen, dennoch diesen Zusammenhang der Darmanlage mit dem Mesoderm anerkennen (VIALLETON, KORSCHULT), und nur ihre vorgefasste, auf theoretischen Betrachtungen gegründete Ansicht zwang sie zum Aufsuchen anderer Quellen der Darmbildung.

Die weitere Entwicklung des Darmes ist schon bekannt und hat keine Meinungsverschiedenheit hervorgerufen; zu ihrer Kenntnis kann ich nichts Neues beitragen. Auf Fig. 18 trennt sich die Darmanlage von der Dottermembran ab, krümmt sich nach außen und bildet so den Anfang der späteren Darmhöhle; diese ist jetzt und später immer vom Dotter durch die Dottermembran getrennt. Fig. 19 zeigt die sich von der Darmanlage ablösende sackförmige Anlage des Tintenbeutels; die Darmhöhle liegt dem Ectoderm direct an, an dem sich eine seichte Einstülpung bildet. Da, wo Darm und Ectoderm zusammentreffen, bildet sich bald eine directe Verbindung mit der Außenwelt — der Anus. Fig. 19 zeigt deutlich, dass die Cephalopoden gar kein Proctodäum haben; sie haben nur ein Stomodäum und ein Mesenteron, und aus letzterem bildet sich die ganze hintere Hälfte des Darmeanals bis zum Anus.

Ich komme sonach zu folgenden Schlüssen:

1) Mit VIALLETON sehe ich als Entoderm die Zellen an, die an der Peripherie der Keimscheibe während der Keimblätterbildung zerstreut liegen und (nach V.) aus den nach der Furchung übrig bleibenden, den Makromeren der anderen Mollusken entsprechenden Furchungssegmenten (Blastoconen) entstehen. Das Überwachsenwerden der aus Blastoconen entstandenen Zellen durch den Keimscheibenrand ist eine Epibolie; diese Zellen bleiben auf dem Dotter und

bilden die ihn überziehende Membran. Das Mesoderm entsteht aus dem Ectoderm. Mit KORSCHULT, der seinerseits diesen Terminus von SARASIN und H. VIRCHOW entlehnt hat, nenne ich die ganze innere und äußere Dottermasse das Dotterorgan, die plasmatische Dotterhülle mit ihren Kernen (Dottermembran von BOBRETZKY, membrane péritelline von VIALLETON, Dotterepithel von KORSCHULT) die Dotterorganhülle. Somit wird das Entoderm ganz zum Baue der Dotterorganhülle — eines besonderen embryonalen Organs, das ausschließlich zur Ernährung des Embryos dient — verbraucht. Kein einziges anderes Organ entsteht aus dem Entoderm; die Dotterorganhülle selbst aber dient, wie wir später sehen, ausschließlich zur Umarbeitung des Dotters und nimmt gar keinen Antheil an der Bildung irgend eines Organs oder Gewebe des Embryos — sie verschwindet zugleich mit dem Dotter.

2) Der Mitteldarm (Mesenteron) mit allen seinen Derivaten entwickelt sich aus dem Mesoderm.

Die nähere Begründung meiner Ansichten folgt in einem späteren Capitel.

Auch WATASE (2 p. 167 ff.) hält die Dotterhülle (yolk-membrane) für das einzige Organ entodermalen Ursprungs und zugleich für ein provisorisches Organ, so dass sich das Entoderm an der Bildung des definitiven Körpers nicht beteiligt. Hierin stimme ich ihm vollkommen bei. Er schreibt aber dem ganzen Darmcanale einen ectodermalen Ursprung zu, indem er ihn durch Invagination des Ectoderms entstehen lässt, was ganz falsch ist.

**Die Kopfganglien.** Die Entwicklung der Kopfganglien habe ich schon in meiner ersten Arbeit (FAUSSEK 1) beschrieben; da ich nun viele neue Präparate besitze, so habe ich sie noch einmal verfolgt, kann aber nur in wenigen Punkten meine älteren Beobachtungen ergänzen.

Wenn die Anlage des Nervensystems schon ziemlich deutlich ist, erscheinen auf den Querschnitten im Bereiche der Kopflappen (wenn der Schnitt so orientirt ist, dass Mund und Stomodäum oben, die Anlagen der Otocysten und des Trichters unten liegen) die Anlagen der Kopfganglien als ein Paar Zellenstreifen an den Seiten des Embryos (Fig. 23 dieser Arbeit, Fig. 6, 7, 8, 9, 12 u. 13 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers). Jederseits läuft ein solcher Streifen vom Mund den Seitenwänden des Embryos parallel nach unten bis zur großen ectodermalen Verdickung unter dem Auge, an welche er sich dicht anschließt. Auf den Querschnitten hat der Streifen die Form eines schmalen Stranges; Frontalschnitte zeigen aber (l. c. Fig. 10, 11), dass er sagittal stark ver-

längert ist, folglich keinen Strang, sondern ein flaches Band bildet. Die Frontalschnitte zeigen auch, dass das Band größtentheils im Bereiche der Augenovale, vor ihnen, d. h. näher zum äußeren Dotter liegt und den Raum zwischen den Grenzen des Embryos und der Augenanlage einnimmt. Dem entsprechend kommt auch auf den Querschnitten der größte Theil der Nervenanlage den Querschnitten, die vor den Augenovalen geführt werden, zu. Wenn übrigens ein Querschnitt etwas schräg verläuft, so bekommt man leicht zugleich die Anlagen der Kopfganglien, der Augen und sogar der Ootysten.

Diese beiden Zellstreifen sind die Anlagen der Kopfganglien; später geht aus jedem von ihnen das eigentliche Kopfganglion (Gangl. cerebrale) und das optische Ganglion (G. opticum) hervor (l. c. Fig. 12, 13 u. ff.; siehe ferner diese Arbeit Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Es gelang mir auch zu ermitteln, dass jeder Streif sich unten mit der Ectodermverdickung unter dem Auge, an welche er sich anschließt, verbindet. Wahrscheinlich werden hier continuirlich neue ectodermale Elemente den Kopfganglienanlagen hinzugefügt. Taf. 6 Fig. 21, die der untere Theil der Fig. 23 bei stärkerer Vergrößerung ist, zeigt deutlich den unmittelbaren Übergang der Anlage des Gangl. cerebrale in die Ectodermverdickung unter dem Auge. Diese Verbindung der Kopfganglienanlage mit der genannten Verdickung bleibt fast bis zum Schluss der Embryogenese bestehen und endet, wie ich gezeigt habe, mit der Verwandlung der ganzen Verdickung und des anliegenden Theiles der Anlage des Kopfganglions in die Anlage des »weißen Körpers«.

Es ist äußerst schwer, das Auftreten dieser zelligen Anlagen der Kopfganglien zu verfolgen. Ihr Erscheinen fällt mit dem Auftreten der Augen- und Mundanlagen zusammen. Wie bekannt, sind die Augenanlagen zuerst an der Oberfläche der Kopflappen als breite Ovale angedeutet, in deren Bereiche die Ectodermzellen höher werden und einen besonderen Charakter und Anordnung annehmen (Fig. 20). Sodann tritt um diese Ovale eine ringförmige Ectodermfalte hervor, die sie nach und nach umwächst und in geschlossene Augenblasen verwandelt. Die künftige Einstülpung des Stomodäums zeigt sich auch zuerst an der Oberfläche als ein kleines Feld, in dem die Ectodermzellen zu Cylinderepithel werden.

KORSCHOLT bildet in seiner Fig. 19 einen Querschnitt durch die Kopflappen aus diesem Stadium im Allgemeinen richtig ab. Man sieht dort die Augenanlage, an deren Rändern sich die Ectodermfalte, die sie bald umwachsen wird, etwas erhebt. Über und unter

dem Auge wird das Ectoderm besonders stark. Wenn später die Seitentheile des Kopfes sich als Augenstiele seitlich ausdehnen, so bilden die genannten ectodermalen Verdickungen die Wandungen dieser Stiele. Wenn aber KORSCHOLT die Ectodermverdickung über dem Auge für die Anlage der Kopfganglien hält, so macht er ein Versehen, wie ich das übrigens schon in meiner früheren Arbeit aus einander gesetzt habe.

Die Anlagen der Kopfganglien trifft man vor Allem nicht auf den Schnitten, die durch das Auge gehen, sondern auf denen, die mehr vorn geführt werden. Ferner haben wir, da ja später die Kopfganglienanlagen mit den Ectodermverdickungen unter den Augen verbunden bleiben, auch den Ort ihrer Entstehung im Bereiche derselben Verdickungen zu suchen. In der That findet man in den entsprechenden Stadien Elemente, die nur die Anlagen der Kopfganglien sein können; es ist aber schwer, ihren Bildungsmodus zu ermitteln. In meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers habe ich auf Fig. 5 einen dünnen Zellenstrang zwar nur mit einigem Zweifel als die Anlage des Kopfganglions bezeichnet, jetzt aber ist es mir sicher, dass er diese Anlage ist. In dem soeben beschriebenen Stadium (KORSCHOLT l. c. Fig. 19) ist auf den Schnitten, die vor den Augenovalen verlaufen und den an der Oberfläche angedeuteten künftigen Mund treffen, um das Auge herum eine starke Ectodermverdickung zu sehen, die von der Mundanlage bis zum unteren Rande des Embryos reicht, wo sie in das einschichtige Ectoderm übergeht. Dieser Verdickung liegt in ihrer Mitte mehr oder minder dicht ein dünner Zellstreifen an (Fig. 21, 22), der seiner Lage nach unzweifelhaft die Anlage der Kopfganglien ist; wie sie aber entstanden ist, das ist schwer zu entscheiden. Ursprünglich (vergl. meine erste Arbeit) wagte ich die Vermuthung, dass der Streifen aus dem Theile der Ectodermverdickung unter dem Auge entspringt, der später mit ihm lange verbunden bleibt. Ich war aber nicht im Stande, mir darüber Gewissheit zu verschaffen. Entspränge in der That die Anlage der Kopfganglien aus einem Punkte der Verdickungen und wüchse sie nach der Mundeinstülpung hin, wie es die entsprechenden Anlagen der Pulmonaten und von *Dentalium* thun, so hätte ich in meinen vielen Präparaten alle Stadien dieser Anlagen antreffen müssen. Aber sie waren nicht zu finden: überall war die Anlage des Kopfganglions ein Zellstreifen, der unmittelbar an der Ectodermverdickung und beträchtlich ausgedehnt lag und später nach dem Stomodäum hin wuchs. Manchmal liegt

er der Verdickung so dicht an, dass beide beinahe mit einander verschmelzen; manchmal aber befinden sich Mesodermzellen dazwischen.

Ich stelle mir nun die Entwicklung der Kopfganglien so vor. Zwischen Auge und Vorderende des Embryos liegt jederseits eine starke Ectodermverdickung. Von dieser spaltet sich an einer Stelle eine innere Zellschicht, richtiger ein Streifen von 2—3 Zellschichten ab und bildet die Anlage des Kopfganglions der entsprechenden Seite, da ja beide Kopfganglien sich vollkommen unabhängig von einander entwickeln. Sodann theilen sich am Unterende der unter dem Auge liegenden Verdickung die Zellen energisch, werden der Anlage des Kopfganglions einverleibt und rufen sein Wachstum hervor. Dann löst sich die Anlage von der Verdickung bis auf eine Stelle unten ab, verdickt sich und wächst nach oben zum Mund hin. Hier wachsen beide Kopfganglien einander zu und vereinigen sich über dem schon ausgebildeten Stomodäum. Sonach lassen sich in der Entwicklung der Kopfganglien zwei Perioden unterscheiden: zunächst trennt sich der Zellstreifen von der Ectodermverdickung ab und dann wächst er durch Einverleibung neuer Zellen aus dem unteren Theile derselben Verdickung. Die Wahrscheinlichkeit dieser Deutung wird noch dadurch gesteigert, dass sich, wie wir sehen werden, die Visceralganglien ganz analog entwickeln.

Fest überzeugt bin ich aber davon, dass der obere, der Mundanlage anliegende Theil der Ectodermverdickung um das Auge sich trotz KORSCHULTZ an der Bildung der Kopfganglien nicht betheiligt (seiner irrigen Behauptung ganz zu geschweigen, dass sich beide Kopfganglien aus einer unpaaren Verdickung über dem Stomodäum entwickeln). Auf den Präparaten sieht man die Kopfganglien von unten nach oben und nach dem Mund hin wachsen. Wenn sie unten schon ganz fertig angelegt sind, reichen sie oben ans Stomodäum entweder noch nicht oder höchstens als ein schmaler einschichtiger Zellstreifen. Lange ist auch ihr unterer Theil besser entwickelt und stärker als der obere (Taf. 7 Fig. 23, sowie Fig. 6 meiner früheren Arbeit). Erst später verdickt sich auch das obere Ende der Anlage und wird zum eigentlichen Ganglion cerebrale, während das mittlere Stück sich in das mächtige Ganglion opticum verwandelt. Dass also Entwicklung und Wachstum der Kopfganglienanlage von unten nach oben und zum Mund hin geschieht — das unterliegt nicht dem geringsten Zweifel.

Alles Gesagte bezieht sich nur auf das erste Erscheinen der

Kopfganglienanlage: ihre späteren Stadien und die Beteiligung anderer Ectodermeinstülpungen hinter den Augenstielen an ihrer Bildung habe ich bereits in der citirten Arbeit beschrieben. Auch habe ich dort auf die merkwürdige Analogie in der Entwicklung der Cephalopoden und vieler anderer Thiere — *Helix*, *Limax*, Nermertinen, *Lopadorhynchus* und *Peripatus* — verwiesen. Jetzt stelle ich mir aber die Art und Weise der primären Ablösung der Kopfganglienanlagen von den lateralen Ectodermverdickungen etwas anders vor: anstatt des Auswachsens aus einem einzigen Punkte nehme ich zuerst eine Abspaltung in einer bestimmten Ausdehnung an und erst später ein weiteres Wachstum in Folge von der Einverleibung neuer Zellen da, wo die Anlage des Ganglion cerebrale mit dem Ectoderm verbunden bleibt. Diese Veränderung in der Entwicklung stört aber die oben erwähnte Analogie nicht im mindesten. Wenn wir Fig. 6 in SCHMIDT's Arbeit, wo die nach dem Mund hin wachsende Kopfganglionanlage von *Limax* abgebildet ist, mit meinen Figuren von *Loligo* vergleichen, so wird es klar, dass auf die Abweichung in der Entwicklung die geringe Mächtigkeit der Keimscheibe bei *Loligo* und der Mangel an Raum zwischen Ectoderm und Dotter Einfluss üben musste. Was bei *Limax* sich in einem kugeligen Embryo entwickelt, muss sich bei *Loligo*, wo der Embryo Anfangs eine dünne Platte bildet, beinahe in einer Ebene, in einem engen Spalt zwischen Ectoderm und Dotter gestalten. Durch diese mechanischen Bedingungen lässt sich sowohl die Delamination der ersten Zellen der Anlage des Ganglion cerebrale, als auch die abgeplattete, einem Bande ähnliche Form dieser Anlage erklären.

**Die Pedalganglien.** Die Pedal- und Visceralganglien treten ungefähr gleichzeitig mit der ersten Differenzirung der Kopfganglien auf, d. h. mit dem Stadium, wo die Augenovale sich mit einer Ectodermfalte bedecken und die Otocystenanlagen als seichte Grübchen erscheinen. Auf den Querschnitten liegen die Anlagen der Pedalganglien unten vor denen der Otocysten, d. h. dem äußeren Dotterorgane näher. Die Ectodermverdickungen um die Augen (Kopflappen) reichen in diesem Theile des Embryos unmittelbar bis zu den Otocystenanlagen, wo sie plötzlich aufhören und in das hohe Cylinderepithel dieser Anlagen übergehen. Vor den Otocysten sind die Ectodermverdickungen der Kopflappen von den Ectodermfalten, die die Anlagen des Trichters bilden, durch einen ziemlich engen Raum, wo das Ectoderm eine Schicht flacher Zellen bildet, getrennt. Wenn man die Querschnitte dieses Stadiums von hinten nach vorn.

d. h. von der Schalendrüse zum äußeren Dotter hin, verfolgt, so zeigt sich sogleich nach dem Verschwinden der Otoeystenquerschnitte die Anlage des Pedalganglions (Taf. 7 Fig. 27, 28). Die Otoeysten liegen noch sehr weit von einander, mithin auch die beiden Pedalganglien. Ihre Anlagen sind schmale Zellstreifen, die der Ectodermverdickung des Kopfklappens dicht anliegen und da anfangen, wo die Vorderseite der Otoeysteneinstülpungen endet. Sodann ziehen sie nach vorn hin und sind auf vielen Querschnitten wie eingepresst zwischen jener Verdickung und dem Dotter sichtbar (Fig. 25, 26). Wo die Verdickung unten unterbrochen wird und in das zur Trichteranlage führende einschichtige Ectoderm übergeht, überschreitet die Anlage des Pedalganglions die Grenzen der Verdickung nicht. Sonach liegt die Anlage des Pedalganglions ganz früh dicht an der Otoeystenanlage und der Ectodermverdickung des Kopfklappens, ist aber von der Trichteranlage durch einen bedeutenden Zwischenraum getrennt. Dieses Verhalten ist von einigem Interesse: das Pedalganglion entspringt weit von den Organen, die es später innervirt, noch weiter liegt es von den Fußanlagen. Nach vorn zieht die Anlage, wie gesagt, durch mehrere Querschnitte hindurch, ohne aber die Stelle, wo von der Ectodermverdickung die Anlage des Kopfganglions entspringt, zu erreichen. Nur an etwas schrägen Schnitten sieht man manchmal beiderlei Anlagen zugleich.

Fig. 25 u. 26 zeigen die Anlage des Pedalganglions etwas vor den Otoeysten; sie liegt der Ectodermverdickung zwar dicht an, steht aber schon in keinem Zusammenhange mehr damit. Auf den Schnitten, die gerade durch die Stelle, wo die Ectodermverdickung und die Otoeyste zusammentreten, geführt sind und die Vorderwand der letzteren tangential treffen (Fig. 27 u. 28), ist auch die Anlage des Pedalganglions, nämlich das Hinterende jenes Zellstreifens, der von hier nach vorn zieht (Fig. 25 u. 26), sichtbar. Hier fließt letzteres so vollständig mit der Ectodermverdickung zusammen, dass es geradezu einen unvollkommen differenzierten Theil derselben zu bilden scheint.

Es ist sonach klar, dass sich hier der Ausgangspunkt für die Bildung des Pedalganglions finden muss. Dem Kopfganglion gleich bildet es sich durch Delamination eines Zellstreifens von der Ectodermverdickung der Kopfklappen da, wo die Verdickung sich an die Otoeystenanlage anschließt, und zieht von hier nach vorn (Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Merkwürdig ist es, dass die Pedalganglien derselben Ectodermverdickung der Kopfklappen um das Auge entstammen wie die Kopfganglien. Das Kopfganglion jeder Seite bildet sich aus dem vorderen Theile dieser Verdickung, das Pedalganglion aus dem Hinterende des Unterrandes: letzteres Stück ist aber im Vergleiche zur ganzen Verdickung nur sehr klein.

Die weitere Entwicklung der Pedalganglien besteht vor Allem in ihrem Wachsthum: indem sie sich nach allen Richtungen vergrößern, gelangen sie nach vorn bis zu den Fußanlagen und nach oben, wo sie mit den Kopfganglien in Verbindung treten. An der Unterseite des Embryos aber wachsen sie nach innen auf einander zu (Fig. 29).

**Die Visceralganglien.** Die Entwicklung der Visceralganglien lässt sich am besten auf Sagittalsechnitten studiren. Auf solchen Schnitten durch frühere Stadien bemerkt man gleich hinter der Ootocyte eine ihr direct anliegende Zellengruppe, die hier durch Proliferation der Ectodermzellen entstanden ist. Taf. 7 Fig. 30 zeigt die Proliferation der Ectodermzellen, Fig. 31 (nur 2 Schnitte weiter) eine Gruppe schon vom Ectoderm etwas abgelöster Zellen, nämlich die Anlage des Visceralganglions. Etwas weiter nach hinten zum Mantel hin zieht eine mehrschichtige Ectodermverdickung. Das Ganglion entwickelt sich nun dadurch weiter, dass der erwähnten Zellengruppe neue Zellen, die sich schichtenweise von der Ectodermverdickung hinter der Ootocyte ablösen, einverleibt werden. Eine solche vom Ectoderm abgelöste Zellschicht zeigt Taf. 8 Fig. 32.

Ogleich ich an den Visceralganglien noch deutlicher als an den Kopfganglien den ectodermalen Ursprung beobachtet habe, so ist dennoch auch hier, wie bei den Kopf- und Pedalganglien die Anlage schwer von den umgebenden Mesodermzellen zu unterscheiden. Die Abstammung der sich an die Hinterwand der Ootocysten anschließenden Zellengruppe vom Ectoderm unterliegt gar keinem Zweifel; was aber den Zellstreifen betrifft, der sich nach mir vom Ectoderm abspaltet, so kann er auf den ersten Blick eher als ein Haufen Mesodermzellen angesprochen werden. Eine aufmerksame Untersuchung überzeugt uns aber vom Gegentheil. Die Mesodermzellen liegen vereinzelt oder zu wenigen beisammen, der oben erwähnte Streifen dagegen ist eine continuirliche Zellschicht. In den früheren Stadien (Fig. 32) ist er noch ein Theil der Ectodermverdickung, scheint aber schon zur Lostrennung bereit zu sein. Später trennt er sich näher zur Ootocyte vom Ectoderm ab, liegt

ihm aber weiter hinten so dicht an, dass er ganz unmerklich darin übergeht.

Sonach sind bei der Entwicklung des Visceralganglions wie bei der des Kopfganglions zwei Perioden zu unterscheiden: 1) zeigt sich eine kleine Zellengruppe am Hinterrande der Otocyste, 2) treten zu ihr die sich von der Ectodermverdickung hinter der Otocyste schichtenweise abspaltenden Zellen hinzu. Anfänglich sind beide Theile noch von einander getrennt, bald aber wird die ganze Anlage des Ganglions zu einem langen Zellstreifen, der von der Otocyste nach hinten bis zum Mantel reicht (Taf. 6 Fig. 1 u. 2).

Später wird das Studium der Sagittalschnitte in diesem Theile des Embryos durch die Entwicklung der hinteren Trichterfalten erschwert. Sie bilden sich als (schräg-sagittale) Längsfalten des Ectoderms, in deren Tiefe sich große Haufen von zweifellos mesodermalen Zellen finden. Sagittalschnitte durch das Visceralganglion treffen auch in größerer oder kleinerer Ausdehnung die hintere Trichterfalte, wobei sie sehr oft auch tangential zur Trichterfalte verlaufen. Dann aber (Taf. 8 Fig. 33 u. 34) sind die Grenzen der Ganglienanlage, der Mesodermzellen des Trichters (der Anlage des Retractors infundibuli) und der Ectodermwandung des letzteren schwer zu unterscheiden.

Fig. 35 zeigt ein weiteres Stadium des Visceralganglions: die Otocyste ist schon ein Bläschen (auf einem anderen Schnitte öffnet es sich nach außen durch einen engen Canal), und dahinter liegt als ein im Querschnitte dreieckiger Zellenhaufen das sich nach hinten stark verjüngende Visceralganglion. Es liegt der Trichterfalte an und ist von ihrer verdickten Ectodermwand durch eine Schicht Mesodermzellen getrennt. In der Abbildung aber, wie auf dem Präparate selbst, sind die Grenzen dieser drei Gebilde nicht deutlich genug ausgeprägt.

Ungefähr zur selben Zeit oder etwas später tritt das Visceralganglion mit dem Pedalganglion in Verbindung. Die Anfangs von einander sehr weit abstehenden Otocysten nähern sich einander an der Unterseite des Embryos allmählich, die Visceralganglien umwachsen sie von außen (von der Seite) her und treten mit den Pedalganglien vor den Otocysten in Verbindung. Fig. 34, ein Sagittalschnitt, der die Otocystenwand nur eben berührt, zeigt als längsverlaufende Zellenmasse die vom Schnitt getroffenen Theile des Pedal- und des Visceralganglions in ihrer Vereinigung nahe an der Otocyste.

Über die weitere Entwicklung der Visceralganglien s. unten pag. 123 ff.

Die Schwierigkeiten beim Studium der Entwicklung der Cephalopodenganglien bestehen vor Allem darin, dass die Anlagen derselben den umgebenden, wenn auch spärlichen Mesodermzellen ungemein ähnlich zu sein pflegen. Oft kann man gar nicht entscheiden, ob eine Zelle zur Nervenanlage gehört oder nicht. Später, wenn die Ganglienanlagen voluminöser werden, bieten sich keine solchen Schwierigkeiten mehr dar. Ferner ist der Zusammenhang der Nervenanlagen mit dem Ectoderm nur schwer festzustellen, da die Grenzen zwischen den Anlagen verschiedener Organe und zwischen Ectoderm und Mesoderm auf den Präparaten leicht deformirt werden. Es können Rupturen, die die Gewebe verändern (z. B. bei ungleichmäßiger Schrumpfung der Theile des Embryos in Folge der Einwirkung der Reagentien), vorkommen, aber auch umgekehrt verschiedene Anlagen zusammenfließen, wobei die Grenzen zwischen ihnen schwinden. Und wenn zwar die künstliche Trennung einer continuirlichen Zellenmasse leicht bemerkt werden kann, so kann dagegen das Zusammenfließen zweier Gebilde ihre Grenzen vollständig verschwinden lassen und so zu ganz irrigen Schlüssen führen.

Es kann z. B. manchemal die schon gänzlich getrennte Anlage des Kopfganglions in größerer oder geringerer Ausdehnung durch die Wirkung der Reagentien mit dem Ectoderm zusammenfließen. Wenn ein Theil des am Mund liegenden Kopfganglions sich dicht an das Ectoderm anschmiegt, und die Grenze zwischen ihnen schwindet, so beobachtet man Bilder, die vollkommen dem entsprechen, was KORSCHOLT von der Entwicklung der Kopfganglien sagt, nämlich einer Verdickung des Ectoderms über dem Stomodäum. Eine solche Verschmelzung, der von K. in seiner Fig. 12 abgebildeten ähnlich, ist aber zweifellos ein Artefact, denn 1) fehlt sie auf besseren Präparaten, vielmehr liegen die Ganglien scharf vom Ectoderm abgegrenzt, und 2) ist das Kopfganglion schon ganz früh, d. h. sobald seine Anlage das Stomodäum erreicht, vom Ectoderm scharf getrennt.

Die einzige Stelle, wo die Anlage des Kopfganglions unzweifelhaft lange Zeit hindurch mit dem Ectoderm in Verbindung bleibt, ist, wie schon oben erwähnt, der Unterrand der ectodermalen Verdickung um das Auge.

**Die ectodermalen Verdickungen der Kopflappen.** Die etwas hervorragenden und die Augen umsäumenden ovalen Vorsprünge am zukünftigen Kopf zu beiden Seiten des Mundes hat KÖLLIKER (1) als Kopflappen bezeichnet. VIALLETON beschrieb sie sodann von *Sepia* in allen Einzelheiten als »épaissements céphaliques« (s. seine Fig. 45—47). Sie bestehen aus starken Ectodermverdickungen, die nach dem Munde zu dünner werden und die Augenanlagen umsäumen. Ich habe oben und in meiner früheren Arbeit ihre Theilnahme an der Bildung des Nervensystems besprochen. Sie sind den sogenannten Sinnesplatten der Pulmonaten in hohem Grade ähnlich. Bei den Cephalopoden gehen von ihnen die Kopfganglien aus; später wachsen die Kopflappen seitlich als Vorsprünge, an deren Enden

die Augen sitzen, aus, und aus einer besonderen Einstülpung um das Auge herum entsteht eine Masse von Zellen, die sich secundär an die Anlage des Kopfganglions anschließt. Bei den Pulmonaten (*Helix*, *Limax* u. a.) liegen lateral am Kopfe wohl abgegrenzte Theile des verdickten Ectoderms, die als etwas convexe Scheiben (SCHMIDT) oder »Sinnesplatten« vorspringen. Aus ihnen entwickeln sich: 1) die Anlagen der Kopfganglien, 2) besondere Einstülpungen — »Cerebraltuben« — die auch an der Bildung der Kopfganglien Theil nehmen; 3) die Tentakel. Da die Kopflappen der Cephalopoden lateral als augentragende Vorsprünge auswachsen, und da an der Augenbasis eine einen Theil des Kopfganglions — den späteren »weißen Körper« — liefernde Einstülpung liegt, so ist bei diesem vorübergehenden Gebilde die Ähnlichkeit mit den augentragenden Pulmonatententakeln nicht zu verkennen, Tentakeln, die an der Augenbasis eingestülpte Cerebraltuben haben und genau so aus den Sinnesplatten entstehen, wie die Augenvorsprünge der Cephalopoden aus Verdickungen der Kopflappen.

Die Ectodermverdickungen der Kopflappen der Cephalopoden sind in gewissem Grade den Sinnesplatten der Pulmonaten homolog. Ich sage nur »in gewissem Grade«, da ich festzustellen gezwungen war, dass die Pedalganglien ebenfalls aus dem Unterande der Kopfverdickungen entstehen, wogegen bei den Pulmonaten die Sinnesplatten sich an der Bildung der Pedalganglien gar nicht betheiligen. Diese Bildungsweise der Pedalganglien der Cephalopoden muss jedenfalls bei der Bestimmung ihrer Homologie mit den Pedalganglien der Gastropoden in Betracht gezogen werden.

VIALLETON lässt die Verdickungen der Kopflappen gleich den anderen Ectodermverdickungen auch Mesoderm produciren. Nach ihm bildet sich das Mesoderm bei *Sepia* nicht nur früh an den Rändern der Keimscheibe, sondern auch später durch continuirliche Abspaltung neuer Elemente vom Ectoderm. Diese secundäre Delamination geht auch an den Kopflappen vor sich, wo das neue Mesoderm »pour la plupart« an der Bildung des Gg. opticum und des Kopfganglions Theil nimmt. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Behauptung nicht zu überzeugen vermocht: auf allen wirklich guten Präparaten sind die Grenzen zwischen den Ectodermverdickungen und dem Mesoderm stets sehr scharf, und nie zeigt sich ein Übergang von Ectodermzellen in das Mesoderm. Auch überzeugen die Abbildungen und Beschreibungen von VIALLETON in diesem Punkte nicht recht. Vielleicht hat er eine Proliferation des Ectoderms an den Bildungsstellen der Ganglien, deren Entwicklung ihm unbekannt blieb, gesehen. Was er in Fig. 48 als Übergang der Ectodermzellen in das Mesoderm zeichnet, kann auch anders gedeutet werden: höchst wahrscheinlich ist die Zelle *e.p* eine Mitose in einer Mesodermzelle, in denen Mitosen überhaupt nicht selten sind.

Nach meiner Meinung liefern die Ectodermverdickungen der Kopflappen die Kopf- und allem Anscheine nach auch die Pedalganglien, geben aber gar keine Elemente an das Mesoderm ab. Dies gilt auch von den anderen Ectodermverdickungen, denen VIALLETON eine Theilnahme an der späteren Mesodermbildung zuschreibt; wahrscheinlich wurzelt diese seine Behauptung, dass aus denselben secundär von Ectodermverdickungen abgespaltenen »Mesodermzellen« die Nervenknotten und Muskeln entstehen, eher in der vorgefassten Meinung, dass bei den Cephalopoden kein Mesoderm existirt, und einzelne Organanlagen an verschiedenen Stellen aus dem Ectoderm entstehen (wie bei *Lopadorhynchus* nach KLEINENBERG, in dessen Laboratorium V. seine Arbeit ausgeführt hatte). Die Zellen der Ganglienanlagen sind allerdings beim Aufreten der letzteren den ihnen anliegenden Mesodermzellen so ähnlich, dass sich die Frage, ob sich nicht auch die Mesodermzellen an die Anlage anschließen, nicht leicht verneinen lässt. Noch schwieriger ist es aber, sie zu bejahen. Der Zusammenhang der Ganglien mit den Ectodermverdickungen aber ist ganz deutlich und unterliegt keinem Zweifel.

Über die Sinnesplatten der Pulmonaten vgl. außer P. & F. SARASIN, Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon 1. Bd. 2. Heft. Aus der Entwicklungsgeschichte der *Helix Waltoni*, besonders: F. SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. S. Bd. 1895. — Über die Homologie der Augenvorsprünge (péduncules oculaires) der Cephalopoden und der Pulmonatententakel vgl. PELSENEER, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.

**Die Genitalanlage.** Im Laufe der ersten Entwicklungsperiode zeigen sich gleichzeitig mit der Bildung des Mitteldarmes und der Anlage des Nervensystems, wenn die Augeneinstülpungen noch offen sind, besondere Zellen, die allem Anscheine nach als die Genitalanlage anzusehen sind. Ganz hinten im Embryo, in der Mittelebene, zwischen den beiden kaum als kleine Hügel angedeuteten Kiemenanlagen liegen einige sehr große Zellen (Taf. 8 Fig. 45 u. 46). Von den gewöhnlichen Mesodermzellen, zwischen denen sie liegen, unterscheiden sie sich vor Allem durch viel größere, manchmal unregelmäßige (bohnenförmige) Zellkerne, was ich aber eher einer Schrumpfung bei der Conservirung zuschreiben möchte. Während ferner bei jenen der Zelleib zu einer Spindel ausgezogen und im Verhältnis zum Kern ziemlich klein ist, so dass nur letzterer deutlich hervortritt, haben die genannten Zellen einen ziemlich großen rundlichen Leib, und ihre Kerne liegen daher weiter von einander, als sie es in der dicken Schicht der anderen Mesodermzellen thun. Deshalb fällt diese Zellengruppe als ein heller Fleck in dem Mesoderm sehr auf. Die Zellen liegen zwischen Mesoderm und Dotter der Dotterorganhülle unmittelbar an und stülpen letztere sogar etwas vor, so dass es so aussieht, als wenn sie in einer kleinen

Vertiefung des Dotters lägen. Ich konnte diese Gruppe auf mehreren Schnitten hinter einander verfolgen, aber sie bildet nicht immer eine compacte Masse: oft lag die eine oder die andere von den Zellen etwas nach rechts oder nach links verschoben, oder die Zellen waren nicht in einem Häufchen, sondern in einer Reihe oder zu einem Bande angeordnet. Diese Gruppe großer heller, sich schon sehr früh vom Mesoderm abspaltender Zellen ist die Genitalanlage.

In der letzten Zeit sind mehrere Fälle beschrieben worden, wo sich die Genitalzellen schon sehr früh differenziren: so außer den älteren Beobachtungen an *Chironomus* und *Sagitta* von mir (FAUSSEK 2) bei den Phalangiden, von BRAUER bei den Scorpionen, von HEYMONS bei verschiedenen Insecten; ferner hat BOVERI die interessante Differenzirung der Genitalzellen bei *Ascaris* beschrieben, PEDASCHENKO hat sie bei *Lernaea branchialis* gesehen, und bei einigen Spongien hat MAAS den continuirlichen Zusammenhang der Genitalzellen mit den ersten Furchungszellen, als deren undifferenzirte Überbleibsel sie erscheinen, constatirt. Endlich giebt es auch Angaben über die frühe Absonderung der Genitalzellen bei den Vertebraten: so die von EIGENMANN bei *Micrometrus aggregatus*<sup>1</sup>.

Die obengenannte Zellgruppe von *Loligo* ist äußerlich der Genitalanlage von *Phalangium* höchst ähnlich: in beiden Fällen handelt es sich um einen Haufen von relativ großen und großkernigen Zellen, die auf den Präparaten durch ihre helle Färbung auffallen. Bei *Phalangium* sondern sich, wie bei den Scorpionen und Insecten, die Genitalzellen schon im Blastoderm ab und gelangen von dort in das Mesoderm; bei *Loligo* liegen sie von Anfang an im Mesoderm, oder zwischen ihm und dem Dotter, aber noch dicht an der Oberfläche des Embryos. Sehr wahrscheinlich differenziren sie sich aber auch hier zuerst im Blastoderm und wandern erst später in das Mesoderm. Vielleicht wird man sie beim Studium von Flächenpräparaten noch früher auffinden.

Die so auffällige Ähnlichkeit in der Entwicklung der Genitalanlage bei den ja so weit von einander stehenden Thieren gestattet die Folgerung, dass dieser Entwicklungsmodus eine allgemeine Bedeutung hat und wohl allen Thieren zukommt. Mit bedeutender Zuversicht darf angenommen werden, dass bei allen Metazoen sich

<sup>1</sup> Hier seien noch die Beobachtungen HÄCKER's über die Differenzirung der Genitalzellen von *Cyclops* erwähnt, die mir erst während des Druckes meiner russischen Arbeit (1897) bekannt wurden. S. HÄCKER, Die Keimbahn von *Cyclops*. in: Arch. Mikr. Anat. 49. Bd.

die Genitalzellen schon in den frühesten Stadien differenziren und eigentlich keinem von den Keimblättern angehören, obwohl sie in dem einen oder dem anderen von ihnen liegen können.

Wenn sie manchmal sehr spät erscheinen oder aber, wie bei *Loligo*, *Phalangiüm* etc., von Anfang an sich so scharf von den benachbarten Zellen unterscheiden, dass sie sogleich in die Augen fallen, so kann dies nur auf einem histologischen Zufall beruhen. Man darf voraussetzen, dass sie in anderen Fällen sich eben so früh von den Somazellen sondern, sich aber weder durch ihre Größe, noch durch die ihrer Kerne scharf unterscheiden und so der Beobachtung entziehen. Ein gutes Beispiel dafür geben die Insecten (HEYMONS), wo sie in einigen Fällen sehr charakteristische Merkmale besitzen, in anderen aber vom Mesoderm kaum unterscheidbar sind. Vielleicht wird in Zukunft bei glücklicher Wahl der mikrotechnischen Methoden das frühe Auftreten der Genitalzellen noch öfter constatirt. Und wir dürfen dies um so mehr voraussetzen, als in allen obenerwähnten Fällen die Merkmale zur Unterscheidung der Genitalzellen von den übrigen Zellen (Größe und Form der Zelle und des Kernes, hellere Färbung) ganz zufällig und ohne besondere Bedeutung sind, auch gar keine Beziehung zu den Functionen der Zellen haben. Dieselben Merkmale können auch anderen Zellen eigen sein, und darum dürfen wir das in einigen Fällen eigenthümliche Äußere der Genitalanlage als einen »histologischen Zufall« ansehen. Den Schlüssel zum Verständniß der Differenzirung der Genitalzellen von den somatischen Zellen geben uns Beobachtungen, wie die von BOYERİ an *Ascaris*, wo wir zugleich den extremen Fall ihrer frühen Differenzirung vor uns haben. Hier lässt sich nämlich schon bei der Zweitheilung des Eies das eine Blastomer als das, welches die Genitalzellen liefert, unterscheiden: nur aus ihm gehen bei der weiteren Theilung die beiden neuen Zellen mit unverändertem Chromatin hervor, während bei der Theilung des anderen Blastomers die verdickten Enden der Chromosomen abgeworfen werden, also eine Reduction stattfindet. Aus den Zellen mit reducirtem Chromatin entstehen die somatischen Zellen, von den beiden nicht reducirten verliert die eine wieder bei der nächsten Theilung einen Theil ihres Chromatins, d. h. sie liefert ebenfalls Somazellen. So schreitet die Theilung bis zur 6. Zellengeneration fort, wobei immer nur eine einzige Zelle mit nicht reducirtem Chromatin übrig bleibt, und das ist die Urgeschlechtszelle; alle übrigen Furchungszellen sind somatische Zellen. Bei der weiteren Theilung der Urgeschlechtszelle kommt es nicht mehr

zur Reduction, sondern die Zelle erzeugt die Genitalzellen, bildet somit die Genitalanlage.

Wenn die Beobachtungen und Deutungen BOVERI's durch weitere Forschung bestätigt werden, so wird es klar, dass ein ähnlicher Process auch bei der Sonderung der Genitalzellen der anderen Metazoen statthaben muss, und das liefert ein Criterium zur Unterscheidung der Genitalzellen von den Somazellen auch da, wo sie durch äußere Merkmale sich vor ihnen nicht auszeichnen.

Dem Aussehen nach ist die Genitalanlage bei *Loligo* der bei *Scorpio*, *Phalangiium* etc. ganz ähnlich; ihre Entwicklung aber bei *Loligo* weiter zu verfolgen, ist viel schwieriger als bei den anderen genannten Thieren. Die Zellen werden nämlich durch weitere Theilungen viel winziger und behalten ihr charakteristisches Aussehen nicht so lange bei, wie die von *Phalangiium*.

## II.

### Zweite Periode.

Die zweite Periode in der Entwicklung von *Loligo* ist dadurch charakterisirt, dass das Hinterende des Embryos schnell wächst, und dass sich die Seitentheile des Kopfendes (Kopflappen) beiderseits als Augenstiele ausstülpfen. Das führt zur scharfen Differenzirung des Kopfes und Rumpfes. Zugleich verengt sich der Außentheil des Dotters vor den Armen, wesshalb sich der Dotter (Dotterorgan) vom Körper abhebt, indem er zu einem birnförmigen Auswuchs an seinem Vorderende wird. Je mehr der Embryo nach hinten emporwächst, desto mehr wandert der Dotter aus der äußeren Blase in den Embryo hinein und liegt dort von allen Geweben und der Darmhöhle durch seine Membran (Membran des Dotterorgans) getrennt, wie schon mehrere Forscher beschrieben haben.

**Die Anlagen des Blutgefäßsystems.** Mit dem Anfange der 2. Periode, wenn der Embryo sich nach hinten ausstreckt, fällt auch der Anfang der Entwicklung des Gefäß- und des Cölomsystems zusammen.

Die Entwicklung des Blutgefäßsystems ist so ausführlich und bis auf wenige Punkte so richtig von BOBRETZKY beschrieben und abgebildet worden, dass ich beinahe gar nichts hinzuzufügen habe. Weniger vollständig aber hat er die Entwicklung des Cölomsystems, d. h. der Niere und der Pericardialhöhle, untersucht, was auch

nicht Wunder nehmen darf, da ja damals diese Organe sogar anatomisch noch mangelhaft bekannt und in ihrem morphologischen Zusammenhang unaufgeklärt waren.

Die Anlagen des Blutgefäßsystems erscheinen als Höhlen oder Spalten im Mesoderm der Hinterhälfte des Embryos. Ein geräumiger Sinus von dieser Art liegt ganz hinten, zwischen Dotter und Schalendrüse (Taf. 6 Fig. 3, Taf. 8 Fig. 39, 41 *sin. post.*). Sein oberer, engerer Theil ist vom unteren durch eine dünne Membran (eine Schicht flacher Mesodermzellen) getrennt; der untere Theil enthält gar keine Zellen, sondern auf den Schnitten nur ein feinkörniges Sediment; im oberen Theile dagegen sind ziemlich viele Mesenchymzellen mit langen plasmatischen Auswüchsen zerstreut. Ein dicker Streif Mesodermzellen zieht von der unteren Wand des Embryos zum Dotter und halbirt den unteren Theil des Sinus (Fig. 3A). Verfolgt man den Sinus auf den Querschnitten von hinten nach vorn, so sieht man jede Hälfte sich unten in ein langes, parallel der Mittelebene des Embryos nach vorn ziehendes Rohr fortsetzen: diese beiden weiten Rohre hat BOBRETZKY bereits richtig als die Anlagen der Schenkel der Hohlvene beschrieben (Fig. 3, 39, 40 *v. c.*). Der Obertheil des hinteren Sinus enthält Mesenchymzellen, erweitert sich nach vorn und ist hier weniger scharf von den Seitentheilen getrennt. Je mehr nach vorn, desto mehr verschiebt sich der hintere Sinus nach oben; unten liegt zwischen Dotter und Körperwand eine Masse von Mesodermzellen, und durch sie hindurch ziehen die Anlagen der Gefäße und der Cölomhöhlen. BOBRETZKY (l. c. pag. 33) nahm nun unrichtig an, dass »die Blutgefäßhölräume der Oberseite des Embryos (d. h. der hintere Sinus) selten, nur bei ihrer besonders bedeutenden Entwicklung sich mit einander über der Bauchhöhle in der Mittellinie vereinigen«. Im Gegentheil, der hintere Sinus verschiebt sich nicht weit vom Hinterende des Körpers ganz nach oben, und sein Haupttheil liegt zwischen Dotter und Schalendrüse (Fig. 41). (Wenn an einigen Präparaten der späteren Stadien nur die Seitentheile des Sinus sichtbar werden, so liegt das an einer unregelmäßigen Contraction in Folge der Conservirung.) Später zieht sich der ganze Sinus, indem er sich verkleinert, gerade in der Mittelebene des Embryos zusammen. Vorn gehen von ihm an beiden Seiten je ein Ast zum Mantel ab — das sind die von BOBRETZKY beschriebenen Anlagen der Mantelvene (Fig. 4B, *m. v.*).

Dieser hintere Sinus erseheint sehr früh und enthält zugleich mit den von ihm entsprossenen Ästen der Hohlvene das meiste Blut

des Embryos; auf einer Strecke umspült er unmittelbar den hinteren Theil des in den Embryo hineinragenden Dotters (siehe den Sagittalschnitt Fig. 5). Der Dotter ist hier von den Bluträumen des Embryos nur durch seine Membran getrennt; eben so umspült das Blut den Dotter unmittelbar auch im vorderen Stück der Hohlvene, in den Bluträumen der Augensiele, und im geräumigen Blutsinus der äußeren Dotterblase. Die bedeutende Berührungsfläche des Dotters und des Blutes erleichtert die Resorption des ersteren.

Später, wenn ganz hinten die geräumige Pericardialhöhle entsteht, verdrängt sie den Hintersinus immer mehr nach oben und presst ihn an den Dotter an; so wird er immer enger und verwandelt sich, wie wir das später sehen werden, in ein gewöhnliches Blutgefäß.

Den Angaben BOBRETZKY's von der Entwicklung der Centralorgane des Blutgefäßsystems (Herz, Kiemenherzen, Kiemenarterie und Venen) habe ich nur Weniges hinzuzufügen. Taf. 6 Fig. 3 stellt eine Reihe von schematischen Querschnitten durch den Embryo mit schon angedeuteten Centralorganen des Blutgefäßsystems dar. Auf dem hintersten Schnitt *A* zeigt sich der hintere Sinus (*sin.p.*); in dem durch eine Membran getrennten Obertheile des Sinus liegen Mesenchymzellen. Unten bildet jede Sinushälfte einen Vorsprung, von dem jederseits als Rohr ein Schenkel der Hohlvene nach vorn zieht, und diese Hohlvenenäste (*v.e.*) sind auch auf allen weiteren Figuren sichtbar. Vor der Darmanlage vereinigen sich die beiden Röhren und ziehen als unpaare Hohlvene (*V. cava* s. *V. cephalica*) ventral weiter (vgl. mehrere Abbildungen von BOBRETZKY). Anfänglich hat die Hohlvene keine eigenen Wandungen und umgiebt, ventral und lateral von Mesodermzellen begrenzt, oben unmittelbar den Dotter. Vorn wird sie immer weiter, umgiebt den Dotter in immer größerer Ausdehnung und öffnet sich in die geräumigen Blutsinuse der Augensiele, die das Gg. opticum umgeben und in ihrem hinteren Theile besonders weit sind. Die eigenen Wandungen der Hohlvene entstehen erst allmählich von hinten nach vorn.

Nach außen von den Ästen der Hohlvene liegt jederseits ein Blutraum, die Anlage der Kiemenarterie und des Kiemenherzens der betreffenden Seite (Fig. 3 *B*, *a.c.br.*). Er stellt mit dem Hohlvenenast in Zusammenhang (s. links in Fig. 3 *B*). Über den Hohlvenenästen verlaufen ziemlich weit von einander als 2 viel engere Robre die Anlagen des arteriellen Herzens, das sich folglich

aus zwei getrennten Anlagen, die später in der Medianlinie verschmelzen, entwickelt. Indessen nur die hinteren Stücke der Rohre liefern das Herz — die vorderen werden zu den Kiemenvenen (Fig. 3 c, Figg. 40, 41 c). Die Rohre scheinen übrigens unabhängig von den anderen Höhlen des Blutgefäßsystems zu entstehen; es gelang mir wenigstens nicht, ihren früheren Zusammenhang mit dem hinteren Blutsinus oder den Anlagen der Kiemenarterien zu beweisen. Später jedoch gehen die Kiemenarterien und Kiemenvenen an der Basis der Kiemenanlagen unmittelbar in einander über (Fig. 4 F, *a.br.*, *v.br.*).

**Die Anlagen des Cölomsystems.** Nach BOBRETZKY (p. 29) treten die Anlagen der Nierensäcke als ein Paar Höhlen im Mesoderm beiderseits vom Darne zwischen den Hohlvenenanlagen, den Kiemenvenen und den Kiemenarterien auf. »Gerade in der Mitte zwischen diesen drei mit einem feinkörnigen Niederschlage erfüllten Blutlaeunen befindet sich eine ziemlich geräumige Höhle von mehr oder minder dreieckiger Form; sie ist mit ihrer Spitze gegen die Oberfläche des Analthügels gerichtet und umgreift mit ihrer Basis die Kiemenvene. Sie unterscheidet sich schon auf den ersten Blick von den Venenlaeunen, zwischen denen sie liegt, dadurch, dass sie gleich der Darmhöhle keinen Niederschlag enthält und leer erscheint. Ihre innere Bekleidung hat einen epithelialen Charakter, wobei besonders die Wandung, mit der sie sich an die Hohlvene anlehnt, aus einer Schicht ziemlich hoher beinahe cylindrischer Zellen besteht.« Diese paare Höhle ist die Nierenanlage.

BOBRETZKY theilt auch Einiges über die Entwicklung der sekundären Leibeshöhle oder der Pericardialhöhle von *Loligo* mit. Diese »Bauchhöhle« entsteht nach ihm als Spalten im Mesoderm lateral rings um die Anlagen des arteriellen und des Kiemenherzens jeder Seite. »Gleich dem arteriellen Herzen besteht auch die Bauchhöhle aus zwei lateralen Theilen, die noch gar nicht mit einander communiciren. In jedem Theil liegt einerseits vollkommen frei das Kiemenherz, andererseits stülpt sich in sie die entsprechende Hälfte des arteriellen Herzens hinein« (l. c. p. 30).

BOBRETZKY blieb die wichtige Thatsache unbekannt, dass die Anlagen der Niere und des Pericardialsackes (»Bauchhöhle«) lateral mit einander in unmittelbarer Verbindung stehen und nur die Theile einer sehr unregelmäßigen Höhle sind, die auf jeder Seite zwischen den Leibeswandungen und dem Dotter in den Räumen zwischen den Blutgefäßanlagen entsteht.

In dem Stadium, wo die Anlagen der Theile des centralen Blutgefäßsystems zuerst deutlich werden, zeigen sich auch die von BOBRETZKY richtig beschriebenen Nierenanlagen. Im schematischen Querschnitte (Fig. 3 D) sind es zwei birnförmige Höhlen, die beiderseits vom Darne zwischen Hohlvene, Herzanlage und Kiemenarterie liegen, und deren Wand, wie BOBRETZKY richtig angiebt, aus epithelartig angeordneten Zellen besteht (Fig. 40, 41 *Coel.N.*). Besonders dort, wo sie an die Hohlvenen angrenzen, bilden die Nierenzellen ein echtes Cyliuderepithel.

Das weite Unterende dieser Höhle mit seinen echt epithelialen Wänden liegt zwischen den drei oben genannten Gefäßen; oben, nach außen von der Herzanlage, verengt sich die Nierenhöhle in ein Röhrechen, das sich fast im Mesoderm verliert; auf 2 oder 3 Schnitten hinter einander aber überzeugt man sich davon, dass es sich etwas höher, an der Grenze des hinteren Sinus, wieder zu einem runden Rohr erweitert. Hier macht die Nierenblase (oder richtiger gesagt Cölombase, da der obere Abschnitt schon zur Pericardialhöhle gehört) ein Knie nach hinten. Auf einer Schnittserie sieht man diese kleine Höhle, in die sich, wie wir sahen, das enge Nierenrohr öffnet, weiter nach hinten ziehen parallel zur Herzanlage und über den Anlagen der Kiemenarterie und des Kiemenherzens (Fig. 3). In ihrem ganzen Umfange liegt sie der Wand des hinteren Sinus dicht an; sie zieht sich dabei in die Quere aus, wird sogar flachgedrückt und reicht weit nach hinten, über die Anlagen des Herzens, der Kiemenarterie und des Kiemenherzens hinaus, bis da, wo sich die Hohlvenenäste in den hinteren Sinus öffnen. Hier liegt sie nach außen von letzteren als enger Spalt zwischen den Wandungen des Hintersinus und der dicken Schicht Mesodermzellen (Fig. 39, 41 *coel. peric.*).

Die schon BOBRETZKY bekannte Nierenhöhle ist folglich nur ein Theil einer gemeinsamen Höhle; diese besteht nämlich aus einem horizontalen Abschnitt, der von ganz hinten bis zur Ebene des Darneanals reicht, und einem verticalen Sack mit epithelialer Wand. Letzterer ist die Nierenanlage, der horizontale Abschnitt, mit dem er durch ein enges Rohr in Verbindung steht, die Anlage der Pericardialhöhle. Eine Höhle aber, die die Nieren- und Pericardialanlage bildet, ist als Cölomhöhle aufzufassen.

Ein späteres Stadium zeigt die in Fig. 4 abgebildete Reihe schematischer Querschnitte. Hier ist das Blutgefäßsystem schon bedeutend weiter gediehen: das Herz (*c*) ist — wie sämmtliche Theile

des Blutgefäßsystems zu Beginn ihrer Entwicklung — unverhältnismäßig weit und liegt als gebogener Schlauch unter dem Dotter. Die Kiemenherzen (*c.v.*) sind auch gewachsen und von den Kiemenarterien scharf gesondert. Die Niere (*N*) ist etwas größer geworden und liegt schon nicht nur seitlich vom Darm, sondern zieht viel weiter nach hinten (Fig. 4*B*); ihre Wände sind wie früher epithelial, besonders da, wo sie sich an die Hohlvene anlegen. Stellenweise sind sie gefaltet, was auf ihr bedeutendes Wachstum hinweist.

Die Pericardialhöhle (*P*) unterscheidet sich von der Nierenhöhle bedeutend durch den Bau ihrer Wände; diese bestehen aus kleinen Zellen, die ein flaches Epithel bilden. Auf dem hinteren der angegebenen Schnitte (Fig. 42 *Per*; Fig. 4 *A, p*), der das Herz getroffen hat, zeigt sie sich oben, zwischen Herz und Kiemenherz und unten zwischen letzterem und der Hohlvene. Beide Abschnitte umgürten das Herz fast ganz; nur ein kleines Häufchen Mesodermzellen vereinigt das Kiemenherz mit der Leibeswand und trennt so die beiden Abschnitte der Pericardialhöhle. Wahrscheinlich communiciren sie mit einander in dem engen Raume zwischen dem Herzen, der Hohlvene und der Kiemenvene (s. Fig. 4 *A*, die der Fig. 42 entspricht), aber ganz sicher kann ich das nicht behaupten, da die geringe Breite dieses Zwischenraumes das Lumen der Höhle zu verfolgen nicht zulässt. Die Wand des oberen Abschnittes der Pericardialhöhle bildet schon die Anlage der Pericardialdrüse, die sich in die Wand des Kiemenherzens einstülpt (*P.dr.*, *Per.dr.*)

Fig. 4 *B* zeigt nur den oberen Abschnitt der Pericardialhöhle; unten, zwischen Vene und Kiemenherzen, liegt ein kleines Stück Niere, das man dank seinem Cylinderepithel mit der Anlage der Pericardialhöhle gar nicht verwechseln kann.

In Schnitt *C* und *D* liegt der Obertheil der Pericardialhöhle nach wie vor zwischen Körperwand, Dotter und Kiemenvene. Der Dorsalsinus wird gerade durch das Wachstum der Pericardialhöhle nach oben verdrängt und immer kleiner (Fig. 4 *D*, *sin.p.*) Die Niere liegt zwischen Kiemenarterie, Kiemenvene und Hohlvene und ist von der Pericardialhöhle durch die Kiemenvene getrennt (Fig. 43).

In Fig. *D* liegt das untere Ende der Pericardialhöhle außerhalb der Hohlvene ganz dicht am äußeren Theile der Niere; auf Fig. *E* geht es in einen weiten Canal über, der zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene hinzieht und in die Niere führt, so dass durch ihn diese mit der Pericardialhöhle communicirt. Das Cylinder-

epithel der Niere setzt sich auch in den Canal fort und wird erst im Pericard durch ein flaches Epithel ersetzt.

Der letzte Schnitt (*F*) endlich zeigt Niere und Pericard wieder getrennt nahe an ihrem Vorderende; etwas weiter nach vorn verschwinden beide Höhlen. Im Raume zwischen beiden fließen die Kiemenarterie und die Kiemenvene zusammen (*a.br.*, *v.br.*).

Diese Querschnitte lehren folglich die weitere Entwicklung der Anlagen von Niere und Pericard kennen. Besonders schnell bildet sich letzteres aus: seine Höhle ist bedeutend gewachsen und umfaßt mehr oder minder einige Theile des Blutgefäßsystems. Die frühere Communication zwischen horizontalem und verticalem Abschnitte der Cölohmöhle ist nicht nur unversehrt geblieben, sondern sogar bedeutend weiter geworden. So bilden denn Niere und Pericard noch immer die Theile einer in ihren Contouren sehr unregelmäßigen Höhle.

Die Nierenanlage behält, wie oben gesagt, ihre anfängliche Lage zu beiden Seiten des Darmes bei, wächst dabei aber bedeutend nach hinten und wird so jederseits zu einem langen Sacke. Die Pericardialhöhle zieht, wie vorher, viel weiter nach hinten als die Niere und ist daher in Fig. 4 *A*, dem hintersten Schnitte der Serie, noch sichtbar. Wahrscheinlich verlaufen ihre ersten Stadien sehr schnell; wenigstens zeigten von Embryonen, die sich äußerlich gar wenig von einander unterscheiden, der eine noch keine Spur von ihr, der andere hingegen sie schon sehr vorgeschritten. Auch der Unterschied in der Entwicklung des Blutgefäßsystems und der Pericardialhöhle in den beiden Stadien ist nicht unbedeutend. Dabei konnte ich aber, obgleich ich über ein außerordentlich großes Material verfügt und sehr viele Präparate gemacht habe, keinen Übergang zwischen beiden Stadien finden. Ferner tritt in Fig. 3 und 4 ein bedeutender Unterschied in der Entwicklung des Mantels hervor: während in Fig. 3 (Fig. 39—41) seine Anlagen erst 2 laterale Vorsprünge (*Mn*) sind, haben sie sich in Fig. 4 (Fig. 42 u. 43) schon unten der ganzen Mediane entlang vereinigt. Auf vielen Präparaten von Zwischenstadien, wo diese Vorsprünge immer länger werden und sich immer mehr einander nähern, bewahrt die Anlage des Pericards stets denselben Charakter, wie zur Zeit der Anlage des Mantels (Fig. 3), um später auf einmal in solchen Dimensionen aufzutreten, wie wir es in Fig. 4 sehen.

Auf allen Präparaten, die das Pericard zeigen, erscheint es auf einmal schon ziemlich lang, und ich möchte daher annehmen, dass es sich in der That sehr rasch entwickelt, um so mehr, da es nicht

durch Wachstum und Theilung irgend welcher zelligen Anlagen, sondern durch einfaches Auseinanderschieben von schon existirenden Zellen entsteht. Vielleicht collabirt auch bei der Schrumpfung des Embryos durch die Reagentien das erst schwache Lumen des Pericards völlig, und so entzieht sich die Höhle, deren noch unvollständige Wände aus embryonalen Zellen bestehen, der Beobachtung gänzlich. Als mechanische Ursache der Bildung der Pericardialhöhle bei den Cephalopoden ist vielleicht der von der Flüssigkeit in den Nierensäcken ausgeübte Druck anzusehen. Wahrscheinlich beginnen die Nierenanlagen, die ja der Vena cava direct anliegen, sogleich ihre excretorische Thätigkeit, die um so nothwendiger ist, als hier ja gar keine provisorischen Excretionsorgane auftreten. Die Flüssigkeit in der Niere sucht dann einen Austritt und ergießt sich nach der Seite des geringsten Widerstandes, d. h. ins Mesoderm zwischen Körperwand, Dotter und Blutgefäße. Nun werden die Mesodermzellen, die dieser Flüssigkeit anliegen, zu einem platten Epithel und bilden so die selbständigen Wandungen der neuen Höhle. Diese umhüllt die Blutgefäße, enthält die aus den Nieren stammende Flüssigkeit und bildet so das Pericard.

Schon BOBRETZKY hat richtig den Unterschied im Inhalte der Blutgefäße einerseits und der Nieren und des Pericards andererseits angegeben: jener bildet in den Präparaten einen dichten feinkörnigen Niederschlag, der sich mit Carmin und besonders mit Theerfarbstoffen (z. B. Orange G) gut färbt; Nieren und Pericard dagegen sind ganz leer, ungefärbt und durchsichtig. Das kommt wohl daher, dass die Flüssigkeit in letzteren keine Eiweißstoffe in genügender Menge enthält, da ja der Niederschlag gerade dieser Körper den feinkörnigen Inhalt der Blutgefäße bildet. Und dies ist ganz natürlich, da Nieren und Pericard nur die Exerete des Embryos enthalten.

Dieser Unterschied tritt aber besonders scharf nur später hervor; zu Anfang ihrer Bildung sind die Blutgefäße sehr arm an körnigem Inhalte, und ihre Höhle unterscheidet sich im Äußeren nur wenig von der der Nieren und des Pericards.

Die beiden Pericardialsäcke, die beiderseits im Embryo entstehen, bleiben in dem eben beschriebenen Stadium von einander gesondert; ihre Vereinigung zum einheitlichen Pericard geschieht erst später.

**Entwicklung der secundären Leibeshöhle, der Niere und des Herzens der Cephalopoden im Vergleiche zu der bei anderen**

**Mollusken.** Die obigen Untersuchungen zeigen, dass die Entwicklung der Niere und des Pericards bei den Cephalopoden ganz wie bei den anderen Mollusken, besonders bei den Gastropoden, verläuft. Im Embryo bildet sich beiderseits vom Darne ganz hinten ein Paar Cölomhöhlen, und ein Theil jeder Höhle wird zur Niere, der andere zur Pericardialhöhle. Der Unterschied in der Entwicklung dieser Organe bei *Loligo* und den Gastropoden (z. B. *Paludina* nach ERLANGER, *Limax* nach SCHALFEJEV) besteht darin, dass bei den Gastropoden die Cölomhöhle zur Pericardialhöhle wird, von der später ein Theil als Rohr zur Körperwand hin zieht und so die Niere liefert. Bei den Cephalopoden hingegen entsteht die Nierenanlage selbständig gleich an der definitiven Stelle, und von Anfang an zerfällt der zu einem Knie gebogene Cölomsack in einen Nieren- und einen Pericardabschnitt. Ich vermute sogar, dass die Niere mit ihrem Epithel zuerst erscheint; sie liegt an beiden Seiten des Darmes zwischen der Körperwand und der Herzanlage, und erst später geht von ihr nach hinten der dünnwandige Horizontalabschnitt des Cöloms, die Anlage des Pericards, aus. Wenigstens ist auf allen Präparaten, wo das Pericard kaum erst bemerkbar wird, der Nierensack schon scharf ausgeprägt. So verwandelt sich bei den Gastropoden die zuerst entstandene Cölomhöhle in das Pericard, von dem erst später die Niere ausgeht; bei den Cephalopoden dagegen differenzirt sich vielleicht zuerst die Niere, und aus ihr wächst das Pericard aus. Dieser Unterschied in der Reihenfolge stört aber die morphologische Ähnlichkeit in den Anlagen beider Organe in ihren gegenseitigen Beziehungen bei den Cephalopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden gar nicht: es sind echte Cölomgebilde, die der secundären Leibeshöhle und den Nephridien der Anneliden entsprechen. Die vergleichend anatomischen Untersuchungen GROBBEN's (2), die den cölomatichen Charakter des Pericards der Cephalopoden aufgeklärt und seine Beziehungen zur Niere aufgeheilt haben, werden so durch die Ontogenese bestätigt.

Weniger vollständig ist die Ähnlichkeit in der Entwicklung des Herzens, und zwar in den Beziehungen der Herzanlage zum Pericard. Bei den Mollusken, wo die Entwicklung des Herzens gut bekannt ist (*Cyclus*, *Paludina*), bildet sich das Herz durch eine rinnenförmige Einstülpung der Wandung des Pericards; die Rinne schließt sich und wird zum Herzen. Bei den Cephalopoden hingegen sind die Anlagen des Herzens vom Pericard ganz unabhängig: es sind ein Paar feine Rohre, die einander parallel hinten im

Mesoderm verlaufen. Sie existiren schon, wenn das Pericard erst auftritt, und zwar weit davon entfernt. Mithin kann hier von der Bildung des Herzens durch Einstülpung des Pericards keine Rede sein. Das Herz tritt vielmehr ganz unabhängig vom Pericard auf; in den Ventrikel verwandeln sich, wie gesagt, die hinteren Abschnitte der beiden Röhre, während die vorderen zu den Vorhöfen und Kiemenvenen werden. Und nur die Vorderenden haben ähnliche topographische Beziehungen zum Pericard, wie bei anderen Mollusken. Sie liegen nämlich da, wo der Nierenabschnitt der Cölohmöhle durch ein enges Rohr mit dem Pericardabschnitt communicirt. Der Canal zwischen beiden umgibt das Vorderende des Herzrohres, und so liegt dieses wie in einer Einstülpung des Cölomsackes an der Grenze zwischen Niere und Pericard (Fig. 3 *D, c*; 4 *E, r.br*), also ganz ähnlich wie bei den Lamellibranchiern und Gastropoden. Diese Ähnlichkeit beschränkt sich aber nur auf die Lage: die Einbuchtung der Cölohwand, in der das Vorderende des Herzens liegt, theilweilig an der Entwicklung dieses Organs gar nicht, vielmehr entsteht letzteres unabhängig vom Pericard, und erst später umschließt das Pericard das Herz wie bei den anderen Mollusken.

Trotzdem erinnern die topographischen Beziehungen des Herzens, der Cölohmöhle und des Darmes auf einem gewissen Stadium bei den Cephalopoden nicht unbedeutend an die gegenseitigen Beziehungen dieser Organe bei den anderen Mollusken im Embryo oder sogar nach Beendigung der Entwicklung. Wenn man meine Abbildungen mit den schematischen Figuren der Herzentwicklung bei Lamellibranchiern im Lehrbuch von KORSCHULT & HEIDER (3. Bd. pag. 972 Fig. 573) vergleicht, so erinnert die Lage dieser Organe bei *Arca*, die erwachsen zwei gesonderte Herzen mit zwei Pericardialsäcken hat, außerordentlich an die Beziehungen der Vorhöfe und der Kiemenvenen von *Loligo* zum anliegenden Cölomsacke.

#### **Entwicklung des Nervensystems im Laufe der zweiten Periode.**

Im früheren Stadium haben wir die Anlage des Visceralganglions als einen länglichen Zellenstreifen, der sich weit hinter der Otoeyste hinzieht und hinten noch mit dem äußeren Ectoderm zusammenhängt, verlassen (Taf. 8 Fig. 33, 34). Die weiteren Umgestaltungen des Visceralganglions bestehen darin, dass seine Anlage bedeutend dicker und kürzer wird und sich zu einer compacten, im Querschnitt dreieckigen Masse zusammenzieht. Sie behält ihre Lage unmittelbar hinter der Otoeyste, die ebenfalls bedeutend gewachsen ist (Fig. 35),

noch bei. Dann aber gleitet sie anscheinend dem Hinterrande der Otocyste entlang etwas nach oben und ein wenig nach vorn, so dass sie allmählich ihre definitive Lage auf der Oberwand der Otocyste annimmt (Fig. 36, 37).

Zu gleicher Zeit wird das untere Ende des Visceralganglions dünner und zieht sich in 2 Zweige aus: der eine verläuft nach hinten zu den Kiemen und dem Darne, wo er allmählich im Mesoderm verschwindet; der andere biegt, indem er allmählich dünner wird und sich an das Ectoderm fest anschließt, nach vorn zur Otocyste hin um (Fig. 36). Durch den Vergleich vieler Präparate komme ich zu dem Schlusse, dass diese Zweige des Visceralganglions eigentlich gar nicht aus ihm hervorgewachsen, sondern ein Theil des primären Zellenstreifens sind, der anfänglich durch die Delamination des Ectoderms entstanden war. Ein Theil dieses Streifens verdickt sich nämlich zum Ganglion, der andere aber bleibt liegen und verwandelt sich, je weiter sich das Ganglion entfernt, immer mehr in ein langes Band zur Verbindung des Ganglions mit seiner Bildungsstelle. Noch etwas später verschiebt sich letzteres auf die Oberseite der Otocyste und ist hinten in einen ziemlich dicken, sogleich in zwei Zweige auslaufenden Stamm ausgezogen. Der eine Zweig verläuft zwischen Dotter und Hohlvene nach hinten zum Darmeanale, der andere nach vorn zur Otocyste und zur Oberwand des schon vollkommen ausgebildeten Trichters (Fig. 37).

Man überzeugt sich leicht davon, dass diese beiden langen Zellenfäden aus den Auswüchsen entstehen, die erschienen waren, als das Visceralganglion seine ursprüngliche Lage zu verändern begann. Ich glaube, diese Auswüchse sind die Anlagen des Visceralnerven und des hinteren Trichternerven (*nerf postérieur de l'entonnoir* von CHÉRON); bei dem erwachsenen *Loligo* liegen beide Visceralnerven nach dem Austritte aus dem Ganglion eine Strecke lang einander sehr dicht an; im Embryo entstehen sie, der selbständigen Entwicklung der beiden Visceralganglien gemäß, auch ganz unabhängig aus den beiden Ganglien und weit von einander; erst später rücken sie wohl zusammen.

Dasselbe Stadium zeigt auch den Austritt des 3. Nerven, des Mantelnerven (*N. pallialis*). Er entspringt aus dem Visceralganglion bedeutend höher und nach außen von den beiden genannten Auswüchsen und zieht schräg nach hinten und oben zum Sternganglion, was auf den Querschnitten leicht zu sehen ist. Histologisch ist er bereits viel

weiter als die Anlagen der beiden anderen Nerven: seine Fasern und ihr Übergang in die centrale Fasermasse des Visceral- und des Sternnganglions sind deutlich. Dagegen bestehen jene noch aus Zellen, die den ganglienbildenden Zellen ähnlich sind; in dem kurzen Stamme aber, zu dem sich diese beiden Auswüchse vereinigen, um in das Visceralganglion überzugehen, verlaufen schon die Fasern, und von der centralen Fasermasse des Ganglions ziehen 2 Bündel (augenscheinlich für die beiden Nerven) zum Stamme hin.

Die Entwicklung des nun schon ganz fertigen Mantelnerven habe ich in den früheren Stadien nicht verfolgen können. Beim Visceralnerven und dem hinteren Trichternerven aber ist der Umstand von einigem Interesse, dass sie nicht vom Visceralganglion zu den innervierten Organen hin auswachsen, sondern sich aus der primären Zellenmasse, die zur Bildung des Ganglions gedient hatte, differenzieren, indem sie als Reste dieser Anlage erscheinen. Je weiter sich das Visceralganglion entwickelt, desto mehr entfernt es sich von der Stelle seiner Entstehung und zugleich theilweise von den Organen, die es später innervirt. Die Auswüchse, die hierbei anscheinend immer an derselben Stelle zurückgelassen werden, liefern die Nerven, die also von Anfang an ihren Endorganen, zu denen sie später hin wachsen, näher liegen.

Außer den 3 aus dem Visceralganglion entspringenden Nervenstämmen zeigt sich bei der Verschiebung des Ganglions von der Hinterseite der Otocyste auf die Oberseite ein Auswuchs, der keinen Nerven liefert und nur provisorisch, embryonal ist. Auf Sagittalschnitten, die so weit nach außen geführt sind, dass sie hinten nicht den Körper selbst, sondern nur den Mantel und die Seitenflügel des Trichters treffen, sieht man (Fig. 3S) hinter der Otocyste und dem Visceralganglion einen dicken Zellstreifen ausgehen, der sich nach unten zur Haut wendet. Seine Kerne sind kleiner und färben sich mit Hämalaun stärker als die Kerne des Ganglions, und so erscheint der ganze Streifen tiefer gefärbt; er berührt die Haut gerade da, wo die Trichterfalte anfängt. Von hier aus erstreckt sich ventral eine starke Ectodermverdickung, die sich auch intensiv färbt (Fig. 3S *ect*); der beschriebene vom Visceralganglion ausgehende Zellstreifen kommt ihr so nahe, dass er bei schwacher Vergrößerung als ihre unmittelbare Fortsetzung erscheint. Bei stärkerer Vergrößerung aber sieht man beide Gebilde durch einige Mesodermzellen von einander getrennt. Ich glaube, diese Trennung erfolgt erst in einem so späten Stadium, wie das abgebildete; der Zellstreifen, der das

Ganglion mit dem Ectoderm verbindet, ist unzweifelhaft nur der Rest jenes langen Streifens, der die Anlage des Ganglions war und hinten seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm bewahrt. Bei der Verschiebung des Ganglions über die Ootocyste hin bleibt ein Rest von ihm liegen und wird in seinem Zusammenhang mit der ventralen Ectodermverdickung nur ganz wenig durch das Einschieben einiger Mesodermzellen gestört.

Der Streifen ist mithin ein Rest der Anlage des Visceralganglions, wie die oben beschriebenen Auswüchse; während aber letztere den Visceral- und den hinteren Trichternerven (Nervus posterior infundibuli) liefern, atrophirt der Streifen allmählich, und so verliert das Ganglion seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm ganz.

In meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers (FAUSSEK I) habe ich schon bei Erwähnung der secundären Ectodermeinstülpung, die sich an jede Kopfganglionanlage anschließt, darauf hingewiesen, dass eine gleiche Einstülpung unter Anderem auch bei *Peripatus* existirt. Nun kann ich bei Besprechung des Zusammenhanges der Visceralganglien mit der Haut durch einen sich tief färbenden Zellstreifen wiederum auf eine ähnliche Erscheinung verweisen. Die beiden Bauchstränge von *Peripatus* entwickeln sich nämlich aus Verdickungen des Ectoderms und bleiben, wenn sie sich vom Ectoderm abspalten, doch noch in jedem Segment durch je zwei Streifen verbunden, die vom Nervenstrange zu einer starken Verdickung der Haut ziehen. Letztere, KENNEL's Ventralorgan, bleibt beim Embryo in Zusammenhang mit den Nervenstämmen eben durch den Streifen, der aber immer dünner wird; die Ectodermverdickung selbst verkleinert sich, und ihre Zellen dienen nach KENNEL zum weiteren Aufbau der Epidermis. Der andauernde Zusammenhang der Visceralganglien von *Loligo* beiderseits mit einer Hautverdickung ist zweifellos analog; zwar besteht sie hier nur bei einem einzigen Ganglienpaare, wiederholt sich dagegen bei *P.* in jedem Segmente — das stört wohl aber die Analogie nicht (vgl. Fig. 30, 43 u. 44 von KENNEL).

Die oben beschriebenen Auswüchse des Ganglions — der äußere und der innere mit seinen beiden Zweigen — sind auch auf Querschnitten sichtbar. Den äußeren Auswuchs hat schon BOBRETZKY abgebildet (Fig. 51 u. 75), aber nicht vom Mesoderm, das dem Ganglion anliegt und die Trichterfalte ausfüllt, unterschieden, wie er denn überhaupt die ectodermale Anlage des Ganglions nicht vom Mesoderm unterschied, sondern direct davon ableitete. Nach B.

liefert der äußere Auswuchs des Ganglions den hinteren Trichternerven; das ist aber nicht richtig, da dieser Nerv sich zugleich mit dem Visceralnerven aus dem inneren Auswuchse differenziert, während der äußere Auswuchs allmählich atrophirt.

Ich habe schon früher (FAUSSEK 1) den zelligen Verbindungsstrang beschrieben, der lange den Zusammenhang zwischen den optischen Ganglien und den Ectodermverbindungen der Kopflappen unterhält, und habe auch auf diese bemerkenswerthe Analogie in der Entwicklung bei den Cephalopoden und *Peripatus* hingewiesen.

Die äußere Ectodermverdickung, an die sich der äußere Auswuchs des Ganglions anschließt, und die sich jenseits der Trichterfalte an der Innenseite des Mantelkragens fortsetzt, atrophirt später ebenfalls, ohne irgend welche Organe geliefert zu haben.

Die Entwicklung der Sternganglien (*G. stellata*), deren Anlagen erst in der 2. Periode gleichzeitig mit dem Auswachsen der Mantelfalte auf die Oberseite des Embryos erscheinen, habe ich nicht verfolgen können. Sie treten, wie BOBRETZKY richtig beschreibt, nahe beim Hinterende des Körpers, sobald dieses sich vom Kopfe abtrennt und nach hinten verschiebt, als »zwei kleine Hügelchen« auf, die »symmetrisch beiderseits von der Medianfläche des Embryos und unmittelbar unter dem dorsalen Mantelrande liegen«. Nach BOBRETZKY, der überhaupt die mesodermale Abstammung des Nervensystems der Cephalopoden zu beweisen strebt, tritt in der Entwicklung der Sternganglien »mit besonderer Klarheit die Theilnahme des Mesodermblattes hervor« (p. 49). Ich kann nur angeben, dass die ersten Stadien der Sternganglien ungemein schwer zu verfolgen sind, da ihre Zellen den umgebenden Mesodermzellen sehr ähnlich sind. An den Präparaten, die das Ganglion klar zeigen, ist es schon zu weit entwickelt: es besteht schon aus einem compacten Zellenhaufen mit den Anlagen der Fasersubstanz im Centrum. Dieser Haufen ist an das Ectoderm dicht angedrückt, aber doch scharf davon abgegrenzt. Auch vom Mesoderm ist es scharf genug abgegrenzt, aber seine Zellen sind denen des letzteren durchaus ähnlich. Obgleich es nicht zu bezweifeln ist, dass auch die Sternganglien aus dem Ectoderm entstehen, so kann man sich dennoch nur schwer davon überzeugen, dass BOBRETZKY im Unrecht ist, wenn er den mesodermalen Ursprung dieser Ganglien behauptet.

Die weitere Entwicklung der Kopfganglien habe ich schon in meiner oben erwähnten Arbeit beschrieben. Die Anlage zerfällt jederseits in das *G. cerebrale*, das dem Stomodäum anliegt, über

das hinüber beide Kopfganglien durch eine Commissur verbunden sind, und in das G. optieum, das unten dünner wird und in einen Stiel übergeht. Dieser bleibt im Zusammenhang mit der Ectodermverdiekung der Augenstielwandung, d. h. mit der primären Verdickung der Kopflappen, von der das Kopfganglion entsteht.

Zugleich bildet die hintere Augenstielwand hinter und unter dem Auge eine sackartige compacte Einstülpung, die BOBRETZKY für die Anlage des Augenknohels ansah, während ich gezeigt habe, dass sie sich mit dem später atrophirenden Unterende des optischen Ganglions vereinigt und den Cerebraltuben der Pulmonaten sowie den Riechgruben der Nemertinen und Anneliden entspricht.

Die Pedalganglien sind noch weit von einander entfernt; ihre Oberenden wachsen in die Connective zu den Kopfganglien aus.

### III.

#### Dritte Periode.

Die zweite Entwicklungsperiode von *Loligo* ist, wie schon gesagt, durch das Auswachsen des Hintertheiles des Körpers und die stärkere Entwicklung der Augenstiele charakterisirt; der Embryo ähnelt jetzt einem Hammer mit kurzem Griffe, und obgleich er sich schon merklich vom äußeren Dotter trennt, so ist er doch im Vergleich zu diesem noch sehr klein. Die 3. Periode nun (vgl. oben pag. 86, Fig. 3) umfasst ältere Embryonen, deren Körper aber den äußeren Dotter an Größe noch nicht übertrifft. Im Laufe dieser Periode wächst der Embryo hinten stark in die Länge und wird bedeutend dicker, die Augenstiele treten nicht mehr so stark wie früher hervor, und die Embryonen nehmen allmählich die definitive Form an. Der größte Theil des Dotters hat sich ins Innere des Embryos zurückgezogen, und so ist die äußere Dotterblase etwas kleiner geworden. Die Entwicklung der inneren Organe ist so weit fortgeschritten, dass wir im Grunde genommen schon den vollständigen Organencomplex des erwachsenen Thieres vor uns haben.

Charakteristisch für diese Periode ist auch das Erscheinen des Pigmentes in dem bisher ganz glasartigen, farblosen Embryo; die ersten Pigmentkörnchen treten in den Retinazellen, den Chromatophoren der Haut und den Zellen des Tintenbeutels auf. Ferner die starke Degeneration der Kerne im hinteren Abschnitte der Dotter-

organhülle und die Bildung der Falten, die die Augenstiele und die Basis der Arme umwachsen.

**Nieren- und Pericardialhöhle.** Die Umwandlungen der Nieren während dieser Periode hat BOBRETZKY richtig beschrieben und nur ihren ziemlich leicht ersichtlichen Zusammenhang mit dem Pericard nicht bemerkt. Im Anfang der 3. Periode (der Embryo hat stark vorspringende Augenstiele, Fig. 49, 50) begleiten die Nieren nach wie vor die Äste der Hohlvene aufs strengste und verlaufen bis ganz nach hinten. Dort bilden sie etwa dreieckige, durch eine dünne Wand getrennte Säckchen, die jedes zwischen dem entsprechenden Hohlvenenast und der unteren Körperwand liegen. Letztere besteht hier aus kleinen flachen Ectodermzellen, und die ihr anliegende Nierenwand hat ebenfalls ein flaches Epithel. Dagegen besteht die innere (oder obere) Nierenwand, die dem Hohlvenenaste und theilweise dem Kiemenherzen anliegt, aus ziemlich hohem Cylinderepithel, wie das BOBRETZKY auch richtig beschrieben und abgebildet (s. seine Fig. 64 u. 65) hat.

Etwas weiter nach vorn, vor dem Kiemenherzen legt sich jede Niere nicht nur von unten, sondern auch von der Seite an den Hohlvenenast an und umschließt ihn von außen. Dem im Querschnitte dreieckigen Hohlvenenast entsprechend ist die Niere einer Bohne ähnlich; ihre Wand besteht da, wo sie die Hohlvene umfasst, aus cylindrischem, sonst aus flachem Epithel.

Noch weiter nach vorn, im Gebiete des Darmeanals, trennt sich die Niere von der äußeren Körperwand und liegt nun der Vene nur von einer Seite an. Die Äste der Hohlvene sind seitlich vom Darm nach oben stark zusammengedrückt; die Nieren liegen ihnen als ziemlich große ungefähr ovale Säcke an, und ihre Wand ist noch wie früher beschaffen. Hier communicirt auch jede Niere durch einen engen Canal mit dem Pericard (Fig. 49 und erstreckt sich dann noch weiter nach vorn, etwas weiter als die Pericardhöhle Fig. 50).

Einstweilen existiren weder die äußeren Nierenöffnungen, noch die den Cephalopoden eigene Communication der beiden Nieren unter einander.

Das Pericard bestand bisher aus einem Paar Säcken, von denen jeder, wenn auch unvollständig, Herz und Kiemenherz umgab. Sein primärer paarer Ursprung bleibt vorn bestehen, wo es als 2 weite Säcke neben dem Darm liegt (Fig. 49); jeder Sack ist mit der entsprechenden Niere durch einen ziemlich engen Canal verbunden. Letzterer ist allerdings nur auf 1 oder 2 Querschnitten, und auch das nicht an

jedem Präparate, zu finden, da sein Lumen wahrscheinlich wegen der Schrumpfung leicht collabirt. An guten Präparaten überzeugt man sich aber vom gesagten Zusammenhang von Niere und Pericard leicht. Die beiden Pericardialsäcke sind jetzt bedeutend größer geworden, und von einander zuerst durch den Darm mit seinem Überzug von Mesoderm getrennt (Fig. 49), ferner aber auch durch einen Mesodermstrang, der hinter dem Darm vom Dotter und den Überresten des hinteren Blutsinus zur oberen Herzwand verläuft und den Rest des Stranges bildet, der im 2. Stadium den hinteren Blutsinus der Länge nach halbirt. Letzterer ist durch die starke Entwicklung des Pericards nach oben zurückgedrängt und wird immer kleiner. Noch etwas mehr nach hinten aber schwindet der Strang, und beide Pericardhöhlen fließen zu einer weiten Höhle zusammen, die das Herz und die Kiemenherzen umfasst (Fig. 51, 52, 94 und mehrere Abbildungen von BOBRETZKY) und hier bis zu den Seitenwänden jeder Niere reicht. Die Nierenhöhle bleibt aber vom Pericard vollständig getrennt, und das Epithel des Pericards bildet nur den äußeren Überzug der Niere, genau wie es das Herz und die Kiemenherzen von außen bekleidet. Sagittal- und Querschnitt zeigen deutlich, dass, wo die Nieren hinten mit dem Pericard in Berührung kommen, beiderlei Wandungen gar keine Risse oder Öffnungen haben. Eine Verbindung zwischen Niere und Pericard existirt also nur ganz vorn.

Fig. 42 zeigt, wie die Pericardhöhlen hinten als schmale Spalten zwischen dem Herzen, Hohlvenenknie und Kiemenherzen entstehen in Fig. 48 sind die Spalten weiter geworden, und zwischen Herz und Körperwand liegt in einem großen Raum ganz frei, d. h. nur mit seinen Gefäßen und nicht wie früher mit der Körperwand verbunden, das Kiemenherz. Im Stadium der Fig. 48 sind rechtes und linkes Pericard hinten noch getrennt; nun aber fließen sie, wie so eben beschrieben (s. auch BOBRETZKY's Fig. 82), zu einer weiten Höhle zusammen.

**Die Pericarddrüse.** Wenn sich das Pericard im Anfang seiner Entwicklung in den Raum zwischen Herz, Hohlvenenknie und Kiemenherz erstreckt, so liegt der Oberwand des letzteren ein Häufchen Mesodermzellen (Fig. 42, 44, 48) so dicht an, dass es die Wand etwas einstülpt und selber nur zur Hälfte in das Pericard vorragt. Später überzieht das Peritonealepithel auch dieses Häufchen das die Anlage der Pericardialdrüse (oder des Kiemenherzanhanges) ist. Die Drüse tritt also zugleich mit dem Pericard oder vielleicht sogar etwas früher auf, indem sie sich aus den Zellen bildet, die

das Pericard zu seiner eigenen Bildung aus einander drängt. Die Anlage dieser Drüse existirt schon sogar, wenn die Pericardwände sich noch nicht vollständig gebildet haben.

**Das Blut.** Die Wand des fertigen Kiemenherzens besteht aus einer äußeren Schicht flacher Epithelzellen des Pericards und aus einer inneren Schicht flacher Zellen von endothelialeem Charakter.

Im Laufe der 3. Periode verändert sich die Wand in eigenthümlicher Weise: die inneren flachen Zellen wachsen zu großen runden Zellen heran, die in die Höhle des Kiemenherzens vorspringen (Taf. 9 Fig. 75, 76) und die ursprünglichen Zellen an Zahl bedeutend übertreffen, so dass ihre Bildung bestimmt von einer Zellvermehrung begleitet sein muss. Mitosen habe ich allerdings weder in den flachen noch in den großen Zellen gefunden, möchte dies aber einer ungenügend raschen Fixirung zuschreiben. Oft liegen diese Zellen gruppenweise der Wand an, so dass es den Eindruck macht, dass jede Gruppe aus einer oder wenigen Zellen der Herzwand entstanden ist.

Das Plasma dieser Zellen ist stark vacuolisirt (Fig. 76); manchmal sind nur 1 oder 2 Vacuolen vorhanden, in anderen Fällen ist die Zelle so voll kleiner Vacuolen, dass das Plasma schaumig aussieht. Da der Inhalt des Kiemenherzens auf den Präparaten ein feinkörniger, von Carmin leicht rosa gefärbter Niederschlag ist, so heben sich die Vacuolen der großen Zellen dagegen scharf durch ihre Farblosigkeit und Durchsichtigkeit ab und erscheinen wie leer. An Präparaten von *Sepia* im entsprechenden Stadium, die mit Hämalaun und Orange G gefärbt waren, sind in den Vacuolen Einschlüsse von unregelmäßiger Form vorhanden, die das Orange ziemlich stark aufgenommen haben.

Im Beginne ihrer Entwicklung liegen diese Zellen der Kiemenherzwand noch dicht an, später dagegen in Gruppen und ziemlich frei, endlich lösen sich einzelne von der Wand ab und liegen dann frei im Lumen. Einige verlieren dabei ihre Vacuolen und verkleinern sich, wobei die Kerne etwas unregelmäßig werden.

BOBRETZKY bildet zwar diese großen Zellen ab, widmet ihnen aber im Texte nur wenige Worte; die innere Schicht des Kiemenherzens besteht aus »großen, glänzenden, rundlichen Zellen, die scharf von einander getrennt sind und deshalb besonders stark an der Innenfläche des Kiemenherzens hervortreten« (pag. 33); sehr wahrscheinlich »dient ein bedeutender Theil dieser Zellen zur Bildung der Blutkörperchen« (pag. 34).

Wie wir später sehen werden, dienen sie zur Bildung der verdickten Kiemenherzwand. Ihr voluminöses vacuolenreiches Plasma und die Einschlüsse in den Vacuolen zwingen uns zu dem Schlusse, dass sie, so lange sie der Wand anliegen, irgend eine Function haben; bekanntlich dient bei den erwachsenen Cephalopoden die Kiemenherzwand der Exeretion (hierüber s. unten). Haben sie sich aber von der Wand abgelöst und sind in das Lumen gefallen, so schrumpfen sie, wie gesagt, zusammen, wobei die Kerne ihre reguläre Form ziemlich verlieren. Das Alles aber sind eher Zeichen der Degeneration, und so liegt die Vermuthung nahe, dass die abgelösten Zellen ganz zu Grunde gehen.

Diese großen Zellen, die den Kiemenherzen ein so charakteristisches Aussehen verleihen, kommen übrigens ähnlich auch in den weiten Blutsinusen vor, die die optischen Ganglien umgeben. So lange die Augen an den Enden der Augenstiele sitzen, die auch die optischen Ganglien enthalten, sind diese Sinuse sehr geräumig, und zwar besonders weit im hinteren Theile der Augenstiele.

Den Bau dieser Sinuse und ihrer Zellen habe ich hauptsächlich an Embryonen von *Sepia* studirt. Bei *Loligo* verhalten sie sich zwar beinahe eben so, aber meine Präparate von *Sepia* sind viel instructiver, und daher gebe ich die Beschreibung ausschließlich nach diesen.

Der Augensinus, dessen Inhalt auf den Präparaten ein feinkörniger, sich mit Orange G ziemlich stark färbender Niederschlag ist, birgt zweierlei Zellen. Zunächst (Fig. 54) viele kleine Zellen, denen ähnlich, die in geringerer Anzahl auch im hinteren Blutsinus vorkommen (s. oben pag. 115). Sie haben einen kleinen, gewöhnlich länglichen Kern und eine unbedeutende, oft ganz unmerkliche Plasmahaut, die gewöhnlich in zwei lange und dünne Auswüchse ausgezogen ist; diese gehen manchmal von der Zelle unter einem gewissen Winkel ab, öfter aber sind sie einander entgegengesetzt, so dass die Zelle spindelförmig wird. Durch die Auswüchse sind die Zellen mit einander verbunden, und zwar gewöhnlich zu Reihen, die den Sinus quer durchziehen oder seiner Wand parallel liegen, und so bilden die Zellen eine Art feiner Membran. Die Randzellen sitzen mit ihrem freien Auswuchse an der Sinuswand fest, und so bleibt die ganze Zellbrücke trotz der Blutbewegung unbeweglich. Auch sind wohl einzelne Zellen mit ihren beiden Auswüchsen an der Sinuswand befestigt, wobei ihr feiner Auswuchs da, wo er die Wand berührt, sich etwas erweitert (Fig. 54, 55).

Auf Querschnitten ist ein feiner Faden aus solchen mit einander

verbundenen Zellen leicht zu sehen: er zieht dem Blutsinus entlang und bekleidet das optische Ganglion eine Strecke weit. Da er sich nun auf vielen Querschnitten hinter einander zeigt, so handelt es sich in der That um eine feine Membran, die vom unteren Sinusende nach oben ein Stück weit dem optischen Ganglion entlang zieht. In meiner Arbeit über den weißen Körper ist diese Membran bei *Loligo* in Fig. 21 u. 22 abgebildet. Eine gleichartige Membran kommt auch, wie wir gesehen haben, im hinteren Blutsinus vor.

An einigen Stellen bilden diese Zellen im Sinus eine Art Netz, aber auch dann sind die der Wand benachbarten Zellen an dieser durch ihre Auswüchse befestigt (Fig. 55).

Die so eigenthümliche Lage dieser typischen Mesenchymelemente, die wir jedenfalls für embryonale Blutzellen halten dürfen, kann uns ihre merkwürdige Localisation im Embryo erklären. Es existiren nämlich, wie schon bemerkt, gleiche Zellen nur im Hintersinus, und zwar recht auffälliger Weise auch nur in seinem oberen Abschnitte (Fig. 39 u. 41). Der Rest des Blutgefäßsystems — Kiemenherz, Herz, Hohlvene mit ihren Ästen — dagegen ist, wie BOBRETZKY schon mittheilt, bis zu Ende der Embryogenese ungemein arm an Zellen. Ihre Beschränkung auf die beiden scharf bestimmten Orte aber erklärt sich leicht dadurch, dass sie durch ihre Ausläufer mit einander zu Netzen oder Membranen verbunden sind, die ihrerseits sich an das umgebende Gewebe anheften.

Außer diesen kleinen Zellen giebt es in den Augensinusen sehr große Zellen (Fig. 55—57), die den großen Zellen in den Kiemenherzen ähnlich, aber noch etwas größer sind. Sie sind rundlich oder oval, mit großem rundlichem Kern und im Plasma mit 1 oder 2 großen Vacuolen oder sehr vielen kleinen Vacuolen, die ihm einen schaumigen Charakter verleihen. In den größeren Vacuolen finden sich manchmal feste Einschlüsse. Die Zellen liegen oft einzelt, oft aber auch in Gruppen zu 5, 10 und noch mehr beisammen, entweder frei in der Sinushöhle oder noch öfter an der Wand. In den Gruppen sind sie so dicht zusammengedrängt, dass sie vieleckig werden und so an die Zellen des Pflanzenparenchyms erinnern; manchmal sind zwei Zellen so stark an einander gepresst, dass sie sich in einer geraden Ebene berühren, so dass man an Theilung denken könnte.

Der Augensinus enthält also zweierlei Zellen: kleine mit feinen Auswüchsen und große, plasmareiche. Den genetischen Zusammenhang beider Formen habe ich absolut nicht ermitteln können. Oft

zwar liegen eine oder mehrere große Zellen in den Netzmaschen der kleineren, oder kleine liegen einer Gruppe großer von außen an, auch drängen sich kleine zwischen die großen. Aber der Mangel der Übergangsformen zwischen beiden verbietet die Annahme, dass die kleinen von den großen abstammen, ganz. Ihre Selbständigkeit wird noch dadurch bewiesen, dass in den Kiemenherzen nur die großen Zellen vorkommen, im hinteren Sinus eben so ausschließlich die typischen kleinen.

Die großen Zellen in den Kiemenherzen entstehen (s. oben pag. 131) durch die Metamorphose des Endothels, das die Wand auskleidet. Auch die Quelle für die großen Zellen des Augensinus war leicht zu finden. Nämlich sehr früh schon, noch vor der Bildung der großen Zellen in den Kiemenherzen (vgl. Fig. 48 u. 53, die von demselben Präparate stammen), liegt da, wo die Augenstiele in den Rumpf übergehen, zwischen dem Visceralganglion und der Körperwand, ein Haufen Mesodermzellen ganz besonderer Art (Fig. 53 *mes*). Die meisten gewöhnlichen Mesodermzellen, aus denen z. B. alle Muskeln hervorgehen, sind ziemlich klein, meist spindelförmig und plasmaarm, die obengenannten Zellen dagegen sind größer, mit ziemlich großem, rundem und hellem Kern, und reichlicherem, unregelmäßig rundlichem Plasma. Sie liegen dicht neben einander, und ihre ganze Masse scheint sich in den engen Raum zwischen dem Visceralganglion und der Körperwand einzuschieben, wobei sie zugleich von unten her vom Augensinus bespült wird. Auf Fig. 53 sind diese Zellen in Folge eines Risses aus einander geschoben, so dass ihre Form sich besser unterscheiden lässt: die großen Zellen fehlen dann in den Kiemenherzen und im Augensinus noch. Später, wenn an der Innenwand des Kiemenherzens die charakteristischen Zellen schon erschienen sind, beginnt in dem erwähnten Haufen Mesodermzellen eine Metamorphose, und zwar zunächst an der Oberfläche: die Randzellen wachsen, werden vacuolär, nehmen allmählich den Charakter der großen Zellen an, lösen sich ab und gehen in den Augensinus über. Diese Metamorphose pflanzt sich langsam ins Innere fort, bis schließlich alle Zellen wachsen und vacuolär werden. So verwandelt sich die ganze Gruppe von Mesodermzellen in einen lockeren Haufen großer stark vacuolisirter Zellen, und zuletzt zerstreuen sich alle Zellen einzeln oder in Gruppen über den Augensinus. Sowohl im Haufen selbst als auch in freien großen Zellen habe ich manchmal Mitosen gesehen, wenn auch schlecht conservirte.

Die kleinen Zellen mit den Auswüchsen bilden sich wahrscheinlich noch während der Bildung der Augensinuse. Die Blutgefäße entstehen, wie wir gesehen haben, durch Anhäufung von Flüssigkeit im Mesoderm: um sich Platz zu schaffen, schiebt jene die Mesodermzellen aus einander, und diese bilden dabei die Wand der Gefäße. Einige Zellen bleiben aber im Lumen, ändern, da sie überall von Flüssigkeit umgeben sind, ihr Aussehen und strecken die langen plasmatischen Auswüchse aus. So sind unzweifelhaft die kleinen Zellen im oberen Theile des Rückensinus entstanden, und so wird es sich wohl auch mit den ihnen gleichen Zellen des Augensinus verhalten. Nun wird uns auch ihre Neigung zur gegenseitigen Verbindung durch lange Ausläufer und besonders ihr Anheften an die Wände leicht verständlich. Die Zellmembran um das optische Ganglion ist vielleicht ebenfalls nur der stark modificirte Rest jener ursprünglichen Mesodermzellen, die an der Stelle des Augensinus lagerten.

Ich bemerke noch, dass diese Mesenchymzellen in den Gefäßen denen in der primären Leibeshöhle der Trochophoralarven mehrerer Würmer den Abbildungen der Autoren nach ähnlich sind, denn dort haben die Zellen in der Flüssigkeit zwischen Darm und Körperwand ebenfalls lange Auswüchse und sind durch einen derselben am Ectoderm und durch den anderen an die Darmwand angeheftet.

Später verkleinert sich der Augensinus, und die Zellen mit Auswüchsen, sowie die von ihnen gebildeten Membranen, drängen sich an die umgebenden Organe an und dienen zum Aufbau der Wand des Sinns.

Ein anderer Haufen Mesodermzellen, ganz ähnlich dem, aus dem die großen Zellen des Augensinus hervorgehen, liegt in demselben Sinus, aber da, wo der Augapfel sich dicht an das optische Ganglion anschließt. Der Sinus umgiebt auch hier das optische Ganglion, indem er sich zwischen dieses und das Auge hineinschiebt. Gerade in dem von diesen beiden Organen gebildeten Winkel nun liegen die Mesodermzellen in einem dichten Haufen, der als solcher und auch in der Beschaffenheit seiner Zellen dem Haufen im Bereiche des Visceralganglions entspricht (Taf. 10 Fig. 87, 93). Obgleich diese Zellen den Raum zwischen Auge und Ganglion ganz ausfüllen, sind sie doch von der Flüssigkeit des Blutsinus umgeben: der körnige Inhalt des Blutsinus ist manchmal zwischen den Zellen sichtbar, auch liegen mitunter die kleinen Zellen des Blutsinus dazwischen. Die

äußeren Zellen des Haufens sind etwas länglich und bilden eine Art Hülle, die ihm ein noch compacteres Aussehen verleiht.

Endlich giebt es eine etwas kleinere und nicht so compacte Zellengruppe im unteren Winkel (Fig. S7). Aber alle diese um das Auge herum liegenden Zellen liefern keine großen Zellen; wenigstens habe ich sie nie in derselben Metamorphose betroffen wie die Zellen um das Visceralganglion, nämlich im Wachsthum und in der Vacuolarisirung. Auch besteht gar kein Zusammenhang zwischen ihnen und den kleinen Sinuszellen. Vielmehr liegen sie auch in ganz reifen Embryonen noch an derselben Stelle und beinahe in derselben Lage wie früher (vgl. Fig. 93 und S7). Meine Ansicht über die Bedeutung dieser Zellengruppe werde ich später bei Besprechung der letzten Entwicklungsperiode mittheilen.

Was die großen Zellen des Blutsinus und der Kiemenherzen betrifft, so muss ich BOBRETZKY'S Meinung, dass sie Blutzellen liefern, vollkommen in Abrede stellen. Da sie in den Kiemenherzen, wie wir noch sehen werden, schließlich deren verdickte Wand bilden, die nach KOWALEVSKY bei den erwachsenen Cephalopoden excretorisch thätig ist, so nehmen wahrscheinlich auch die den Kiemenherzzellen vollkommen ähnlichen Augensinuszellen an der Excretion im Embryo Theil.

Den großen Zellen ähnliche Gebilde sind auch aus der Entwicklung anderer Mollusken bekannt. FOL beschreibt bei *Lymnaeus* im Nackentheile des Embryos als »cellules nœales« ein Paar Haufen sehr großer Zellen und lässt sie aus dem Ectoderm entstehen. »Les cellules qui les composent [ces amas] sont d'abord petites et arrondies, plus tard de plus en plus grosses et polygones par compression mutuelle.« Wenn sie nicht mehr wachsen, so enthält ihr Plasma »de granulations réfringentes«. Die beiden Haufen sind von einander unabhängig, liegen hinter dem Mund und werden durch den »sinus du voile« von einander getrennt. Über ihr weiteres Schicksal giebt FOL nichts Bestimmtes an; sie bilden nach ihm jedenfalls nicht die Anlage irgend eines Organs, sondern vermischen sich mit dem übrigen Mesoderm.

Ähnliche Zellen sind von verschiedenen Autoren bei Süßwasser- und Land-Gastropoden gefunden worden. Eine genauere Beschreibung hat von ihnen ERLANGER bei *Paludina vivipara* geliefert. Hier bilden die »Nuchalzellen« einen unpaaren Haufen über dem Ösophagus und sind ectodermalen Ursprungs, da sie aus den Velumzellen entstehen. »Sie sind bedeutend größer, als die übrigen Zellen des Embryo, besitzen eine rundliche bis unregelmäßig poly-

gonale Gestalt, einen oder mehrere Kerne mit sehr deutlichem Nucleolus und Chromatingerüst und zeigen in der Nähe des Kerns eine gewöhnlich halbmondförmige Anhäufung von stark färbbarem Protoplasma. Der Abbildung nach könnte man glauben, es seien vacuolisirte Zellen. Später zerstreuen sie sich im ganzen Körper, vermischen sich mit den Zellen des Bindegewebes und verwandeln sich endlich in die bekannten eigenthümlichen Plasmazellen.

Die Ähnlichkeit der von mir bei Cephalopoden beschriebenen Zellen mit den Nuchalzellen von *Lymnaeus* und *Paludina* kann keinem Zweifel unterliegen. Ihre Lage unweit von Ösophagus und Ganglien, ihre paare Lage bei *Lymnaeus*, ihre Größe und Vacuolarisirung bei *Paludina*, dies Alles macht die Haufen neben den Visceralganglien und die aus ihnen entstehenden großen Augensinnszellen vollkommen den Nuchalzellen der Lungenschnecken ähnlich. Allerdings lassen beide Autoren ihre Zellen vom Ectoderm abstammen, ich hingegen bin nicht dazu im Stande, die Abstammung der von mir beschriebenen Haufen neben den Visceralganglien aufzuklären: in den von mir gesehenen Stadien hängen sie mit dem Ectoderm gar nicht zusammen, und die Kiemenherzzellen sind bestimmt mesodermal, da sie sich aus den Zellen der Kiemenherzwand bilden.

Auch den kleinen Zellen mit Auswüchsen in den Augensinnsen entsprechen Elemente bei den Lungenschnecken. So beschreibt FOL in derselben Arbeit (Fig. 2 im Texte) die Mesodermzellen im Nuchal- oder Velarsinus (sinus nuchal, sinus du voile) von *Limax maximus*: es sind kleine Zellen mit je zwei Auswüchsen, durch die sie an den entgegengesetzten Wänden des Sinus so befestigt sind, dass sie diese mit einander verbinden.

Zum zweiten Mal kann ich also auf eine bis ins Kleinste reichende Ähnlichkeit in Bau und Entwicklung der Organe von Cephalopoden und Gastropoden hinweisen: oben pag. 105 (auch FAUSSEK 1) war von der Entwicklung der Cerebralganglien die Rede, die am meisten an die bei den Pulmonaten erinnerte; jetzt handelt es sich um Ähnlichkeiten im feineren Bau des embryonalen Blutgefäßsystems von *Sepia* und *Loligo* einerseits, und von *Limax*, *Lymnaeus*, *Paludina* etc. andererseits.

Den großen Zellen des Blutgefäßsystems der Cephalopodenembryonen ähneln die eigenthümlichen Zellen, die bei den Poly- und Oligochäten den sogenannten Herzkörper bilden. Alle Enchyträiden z. B. haben im Rückengefäße außer den Endothelzellen der Wandungen körnige, große Zellen mit bräunlichen Concrementen; sie liegen in Gruppen und sind an den Gefäßwänden befestigt. Vgl. NUSSBAUM & RAKOWSKI. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der

Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers bei den Enchyträiden. in: Biol. Centralbl. 17. Bd. 1897, wo man auch die Litteratur über diese Frage findet.

**Der hintere Blutsinus und sein Schicksal.** Wie schon oben pag. 115 erwähnt, nimmt dieser Sinus ursprünglich einen beträchtlichen Platz hinten im Embryo ein, wird aber mit der Entwicklung der Pericardialhöhle immer kleiner und wird zugleich durch jene nach oben verdrängt. Hier hat man also ein gutes Beispiel dafür, dass die physiologischen Prozesse im Embryo eine mechanische, morphogenetische Bedeutung bei der Entwicklung seiner Organe haben können. Denn das Wachstum der Pericardialhöhle hängt unzweifelhaft von der Ansammlung von Flüssigkeit in ihr ab — einer Flüssigkeit, die frei von Eiweißstoffen und wohl ein Exeret ist. Die Anhäufung von Flüssigkeit in der einen Höhle drängt Flüssigkeit aus der anderen heraus, und so wird der hintere Blutsinus kleiner und gelangt nach oben<sup>1</sup>.

Taf. 9 Fig. 51 zeigt nun den hinteren Sinus nur noch als kleinen Blutraum zwischen Pericardialhöhle, Schalendrüse und Hinterende des Dotterorgans. Er liegt aber wie früher der Wand des Dotterorgans unmittelbar an und mündet durch ein ziemlich weites Rohr, das hinter dem Magen und über dem Herzen hinzieht, in die Hohlvene gerade da, wo sie sich gabelt (Fig. 51, 52). Mithin verändert sich der Sinus allmählich gar merkwürdig. Anfangs ist er mit dem übrigen Venensystem durch die aus ihm entspringenden Hohlvenenäste weit verbunden. Während er dann in den Raum zwischen Schalendrüse und Dotter gelangt, schwinden seine Seitentheile, die Verbindung mit den Ästen der Hohlvene wird aufgehoben, eben so wie die mit den Mantelvenen, die aus den Seitentheilen hervorgingen. Durch das Pericard verdrängt (s. Fig. 5 A—C), verliert er den Zusammenhang mit der Hohlvene, verbindet sich aber später wieder secundär mit ihr (Fig. 51, 52, 94).

<sup>1</sup> BOBRETZKY (l. c. pag. 34) schreibt die Verkleinerung der Blutgefäße nicht allein dem Wachstum der Pericardialhöhle (»Bauchhöhle«), sondern auch der Ansammlung des Nahrungsdotters im Embryo zu. Letztere Ursache kann aber wenigstens in diesem Stadium keinen Einfluss auf die Verkleinerung des hinteren Blutsinus ausüben. Die Menge des Nahrungsdotters im Embryo vergrößert sich in Folge des allgemeinen Wachstums des Embryos, das ihm immer mehr Nährstoff aus dem äußeren Theile des Dotterorgans in den inneren zu überführen erlaubt. Gerade hinten im Embryo aber wird der Dotter von mehreren sich hier entwickelnden Organen verdrängt, und seine Masse verkleinert sich (s. meine schematischen Figuren im Verhältnis zu diesen Organen.

Ursprünglich sind Gefäß und Sinus leicht von einander zu unterscheiden: dieser ist eine Erweiterung des Gefäßes. Wie früher enthält er Mesodermzellen (embryonale Blutzellen) mit Auswüchsen, die im Gefäße fehlen. Später aber gleicht sich dieser Unterschied allmählich aus: der Sinus schwindet ganz oder beinahe, und es entsteht ein Gefäß (Taf. 9 Fig. 65), das das Dotterorgan hinten unten umgiebt, zwischen ihm und der Genitalanlage verläuft und in die Hohlvene am Orte ihrer Gabelung mündet. Dieses Gefäß ist die hintere unpaare Vene (V. abdominalis), die im erwachsenen Thiere das Blut aus der Geschlechtsdrüse erhält.

**Entwicklung der Genitalanlage.** Nach BOBRETZKY differenziert sich die Genitalanlage bei *Loligo* aus dem Mesoderm beinahe gleichzeitig mit dem arteriellen Herzen, dessen Wand sie unmittelbar anliegt; später trennt sie sich aber vom Herzen, legt sich dem inneren Dotter von unten an (über dem Magen und allen Organen in der Bauchhöhle) und ragt etwas in die Bauchhöhle hinein.

Diese Anlage (s. BOBRETZKY's Abbildungen 56—58, S3, und meine Fig. 51, 52, 94) ist ein ungefähr ovaler Zellhaufen, der dem hinteren Blutsinus (oder der aus ihm entstandenen V. abdominalis) anliegt und auf der anderen Seite vom flachen Epithel des Pericards, in das er etwas hineinragt, bedeckt wird. Die Anlage ist unpaar, liegt in der Medianebene und besteht aus dicht gedrängten Zellen, deren Grenzen desshalb undeutlich sind; die Zellen haben ziemlich große runde Kerne. Diesen ihren Charakter bewahrt die Anlage während der ganzen Entwicklung im Ei unverändert, was übrigens ebenfalls BOBRETZKY bereits angiebt.

Es erhebt sich aber nun die Frage, ob diese Anlage von den großen hellen Zellen ableitbar ist, die in den frühesten Stadien zwischen den beiden Kiemenanlagen im Mesoderm liegen und von mir als erste Genitalzellen beschrieben worden sind (Taf. 8 Fig. 45, 46). Ganz lückenlos kann ich freilich diesen Zusammenhang nicht darthun, indessen hat mich der Vergleich einer ganzen Reihe Präparate von *Loligo* und noch mehr von *Sepia* die Entwicklung der Genitalanlage sicher genug kennen gelehrt, so dass ich mit einer gewissen Überzeugung jene Zellen für die ersten Genitalzellen erklären darf.

Die großen hellen Zellen liegen bekanntlich Anfangs ganz hinten in der Mediane, zwischen den Kiemenanlagen. Später sammeln sich hier viele Mesodermzellen an, hier liegen auch der hintere Blutsinus und die Anlagen der Blutgefäße (s. Fig. 39 und 3 A). In der Mediane bildet das Mesoderm von der unteren Körperwand zum

Dotter einen Strang, und in diesem müssen sich die beschriebenen hellen Zellen aufhalten, haben sich aber in Folge ihrer Vermehrung so sehr verändert, dass sie dort schwer zu finden sind. Auf einigen Präparaten von *Loligo* sehe ich nun zwar in diesem Strange da, wo er den Dotter trifft, etwas größere Zellen, kann sie aber nicht mit Sicherheit als Genitalzellen ansprechen. Dafür geben mir jedoch einige Präparate von *Sepia* den Schlüssel zur Aufklärung des Schicksals der von mir gesuchten Zellen. Bei *S.* breitet sich nämlich der innere Dotter nicht so weit nach hinten aus wie bei *L.*; deshalb liegt bei *S.* der Strang nicht dem Dotter, sondern dem hinteren Sinus an. Später wächst in den Strang zwischen den beiden Hohlvenenästen die hintere Aorta hinein (bereits von BOBRETZKY richtig beschrieben); ferner reißen die Periearde der beiden Seiten, indem sie sich hinten mit einander verbinden, den Strang entzwei: sein unteres Stück bleibt als Mesodermüberzug an der Wand der hinteren Aorta, sein oberes an der Wand des hinteren Sinus fest, und man sieht sogleich, dass es die Genitalanlage ist (Fig. 47, 94). Diese ist also nun ein compacter Zellhaufen von ähnlichem Aussehen, wie die von BOBRETZKY und mir beschriebene Genitalanlage in den mittleren Stadien von *Loligo*; er liegt schon dem hinteren Sinus an, wie er später der daraus hervorgehenden V. abdominalis anliegen wird. Auf einigen Präparaten von *S.* ragt der Sinus sogar schon als enge Rinne in die Genitalanlage hinein, die daher halbmondförmig wird, und so bildet sich einigermaßen ein Gefäß, das vom Sinus durch die Genitalanlage hindurch zum Sinus um den Magen verläuft. Dieses Gefäß ist aber nicht immer gleich deutlich, und wenn es fehlt oder nur schwach ist, so hat die Genitalanlage nicht die Gestalt eines Halbmondes.

Welchem Umstande übrigens diese Unbeständigkeit zuzuschreiben ist, ist mir unbekannt geblieben. Der hintere Sinus ist überhaupt bei verschiedenen Embryonen von ungefähr gleichem Alter nicht immer gleich gut entwickelt.

Die Lage und der Bau dieser Zellgruppe sind so charakteristisch, dass sich diese jetzt und in den folgenden Stadien ohne Mühe finden lässt, wobei man sich auch davon überzeugt, dass sie gerade der Genitalanlage entspricht, wie wir diese in den mittleren Stadien kennen lernen.

So habe ich denn bei *Sepia* die Entwicklung der Genitalanlage genau verfolgt, von späteren Stadien ab bis zur Zeit, wo sie sich von dem die beiden Kniee der Hohlvene trennenden und von der

Ventralseite bis zum Dotter (bei *Sepia* bis zum hinteren Sinus) reichenden Mesodermstrang abgelöst hat. Die früher beschriebenen hellen Zellen dagegen, die während der 1. Periode zwischen Mesoderm und Dotter in der Medianebene liegen, mussten deswegen gerade oben in den Strang zu liegen kommen und dem Dotter (oder dem Blutsinus, von dem er verdrängt war) wie früher adhären. Das macht eben die Abstammung der Genitalanlage, wie sie in den mittleren Stadien erscheint, von jenen großen Zellen höchst wahrscheinlich; allerdings waren, um diesen Schluss ziehen zu dürfen, die Beobachtungen an zwei Cephalopoden zu combiniren: bei *Loligo* fand ich die erste Differenzirung der Genitalzellen, bei *Sepia* verfolgte ich die Entwicklung der Anlage von späteren Stadien zu den früheren zurück bis dahin, wo die Genitalzellen liegen müssen.

In einer kleinen Mittheilung beschreibt SCHIMKEWITSCH (Note sur le développement des Céphalopodes. in: Z. Anzeiger 9. Bd. 1856) eine paare Genitalanlage, die sich aus dem Cölomepithel bildet, mit folgenden Worten:

»Les bouts postérieurs des prolongements coelomiques s'enfoncent dans l'accumulation mésodermique, qui occupe la partie postérieure de l'embryon et autour d'eux se forment dans le mésoderme deux petites cavités. Les cellules de la paroi du sac coelomique<sup>1</sup>, entourées par ces cavités, prennent la forme arrondie et présentent deux rudiments des glandes génitales.« In Wirklichkeit aber ist die Genitalanlage bei den Cephalopoden unpaar, wie schon BOBRETZKY richtig angiebt, und entwickelt sich keinesfalls aus dem Peritonealepithel.

In der Abbildung bei SCHIMKEWITSCH, die einen Frontalschnitt durch einen Embryo von *Sepia* »dans les derniers stades du développement« vorstellt, sind die beiden Cölomhöhlen bis ganz hinten getrennt; sie vereinigen sich aber im Gegentheil bei *S.* und *Loligo* dort bereits in mittleren Stadien zu einer Höhle.

**Das Dotterorgan.** Der Nahrungsdotter von *Sepia* und *Loligo* hat eine zellige Hülle und bildet ein Organ zur Ernährung des Embryos. Bekanntlich zerfällt es in den inneren und den äußeren Dottersack. Im Laufe der Embryogenese wird der Dotter nicht nur assimiliert, sondern auch stetig aus dem äußeren Dottersack in den inneren geschafft, der im Embryo ohne irgend welchen Zusammenhang mit seinen Geweben und Organen liegt. Diese Umlagerung verläuft aber viel schneller als die Assimilation des Dotters, wesswegen in gleichem Schritt mit dem Wachsen des Embryos der äußere Dottersack sich verkleinert, der innere dagegen sich vergrößert und dabei die Organe allmählich an die Körperwände verdrängt. Beim Ausschlüpfen hat der Embryo seinen Darm schon ganz entwickelt,

<sup>1</sup> Im Texte steht wohl durch ein Versehen »vitellin« statt »coelomique«.

aber der Dotter liegt immer noch außerhalb des Darmes zwischen den Organen.

Der äußere Theil des Dotterorgans — der Dottersack — hat zwei Hüllen: außer der schon oben beschriebenen Dotterhülle, die aus dem Entoderm entsteht, wird er bald nach der Bildung der Keimscheibe von einer Ectodermseicht, die so das ganze Ei bedeckt, unwachsen. Diese 2. Hülle erinnert im Bau an die Embryonalhüllen, zum Beispiel an die seröse Hülle der Insecten und besonders des Scorpions, wo sie vor Kurzem JOHNSON beschrieben hat. Bald nach ihrer Bildung ist sie ein einschichtiges flaches Epithel mit großen Zellen und großen Kernen; letztere sind viel größer als die der eigentlichen Embryonalzellen, natürlich ganz flach und auf Querschnitten stark in die Länge gezogen (Taf. 9 Fig. 58, 59). Während die Kerne der Embryonalzellen im Mittel nur 0,007—0,014 mm lang sind, messen die der Ectodermhülle 0,017—0,028 mm. Im Kerne liegt ein großer Nucleolus, der oft stäbchenförmig oder unregelmäßig ausgebogen ist; einige Kerne haben 2 oder 3 Nucleoli, die sich mit Hämalan ganz intensiv, beinahe schwarz färben. Das übrige Chromatin ist ziemlich gering und im Kernsaft zerstreut als Körnchen. Desshalb sieht der Kern im Allgemeinen ziemlich hell aus, mit nur 1 oder 2 schwarzen Pünktchen — den Nucleolen. Sein Contour ist öfters unregelmäßig mit Ausbuchtungen und Vorsprüngen.

Ähnliche Kerne beschreiben einige Autoren für die seröse Hülle der Insecten, und ganz ähnlich sind die der serösen Hülle des Scorpions. Nach JOHNSON theilen sie sich direct (amitotisch); ich habe mich zwar nicht direct davon überzeugt, dass es sich mit denen der Ectodermhülle des Dottersackes eben so verhält, zweifle aber gar nicht daran. Um nämlich ihre Structur und Theilung gut beobachten zu können, müsste man Flächenpräparate machen, was ich nicht gethan habe: ich schenkte überhaupt dem Dottersacke nur wenig Aufmerksamkeit, und die flüchtigen Beobachtungen, die ich hier mittheile, sind, so zu sagen, unterwegs gemacht an den wenigen Präparaten, wo ich den Embryo zusammen mit dem äußeren Dotter geschnitten habe. Nach den Schnitten aber war es schwer zu beurteilen, ob directe Theilung existirt, da die Kerne zu groß sind, um oft beide in einen Schnitt zu kommen. Der gesammte Habitus und die Form der Kerne aber, besonders das Vorkommen von Kernen, die von einer Seite in einen scharfen Auswuchs verlängert sind (wie die Kerne des Scorpions nach der Theilung, vgl. die Abbildungen von JOHNSON), erlauben gar keinen Zweifel daran, dass auch in der

Ectodermhülle des Dottersackes von *Loligo* die Kerne sich amitotisch theilen.

Zugleich kann ich ganz bestimmt behaupten, dass sie sich nicht mitotisch theilen; denn auf den Präparaten, wo der Embryo selbst fast wie besät mit Mitosen war, habe ich in den Kernen des Dottersackes nie solche Theilungsfiguren gesehen.

Später finden in den Zellen dieser Hülle folgende Veränderungen statt. Der Dottersack verkleinert sich, wie oben gesagt, allmählich, und sein Inhalt wandert immer mehr in das innere Dotterorgan. Die Zellen der Ectodermhülle werden dabei aus flachen zu cubischen und cylindrischen (Fig. 60 a). Diese Veränderung beginnt an dem Ende des Dottersackes, das der Stelle, wo er sich mit dem Embryo vereinigt, gegenüber liegt, und geht von da auf die Oberseite des Sackes (die der Oberseite des Embryos entspricht) über, während die Zellen der Unterseite verhältnismäßig flach bleiben. Hierbei werden die Zellgrenzen besonders deutlich (auch in der serösen Hülle des Scorpions treten sie am Ende der Entwicklung stark hervor). Die Kerne bewahren ihren Charakter, werden aber kugelig: ihre frühere Form war augenscheinlich von der starken Abflachung der Zellen bedingt.

Nach JOHNSON sind die beiden Embryonalhüllen des Scorpions (Serosa und Amnion) mit einander durch feine Fäden verbunden. Bei *Loligo* liegt Anfangs die äußere Dotterhülle der inneren dicht an, wenn sich aber zwischen ihnen Flüssigkeit ansammelt, und die Hüllen sich immer mehr von einander trennen, so tritt bei einigen Zellen der Ectodermhülle an der zum Dotter gewandten Seite ein spitzer Auswuchs hervor, der in einen kurzen feinen Faden übergeht; durch diesen ist die Zelle mit der Dotterhülle verbunden (Fig. 58).

Von der Bildung der inneren Hülle des Dotterorgans war schon oben pag. 189 ff. die Rede. Die Entodermzellen, aus denen sie entsteht, fließen zu einem echten Plasmodium oder Syncytium zusammen, und dieses bedeckt den ganzen Dotter als dünne Schicht. Zellgrenzen zeigt es nie mehr.

Zwischen dem Baue und Leben der Dotterhülle und dem Leben einiger Protozoen lässt sich ein Vergleich ziehen. Nach den bekannten Beobachtungen von ZENKOWSKI (CIENKOWSKY) über *Bodo angustatus* Duj. (*Monas amyli* Cienk.) — einen kleinen Flagellaten, der von Stärke lebt — lassen sich ein oder mehrere solche Protozoen auf einem Stärkekorn nieder. Sie nehmen dabei die Gestalt von Amöben an und umhüllen das Korn von allen Seiten — da es viel größer als sie, so erscheint es wie von einem feinen Plasmaüberzuge überdeckt. In unserem Falle entspricht die Stärke dem Dotter von *Loligo*, das sie um-

hüllende Plasma Plasmodium, wenn deren mehrere sind) der Dotterhülle. Wie jenes Plasma die Stärke assimiliert, so assimiliert resp. verdaut die Dotterhülle den Dotter. Im Plasmodium der Dotterhülle vermehren sich die Kerne unaufhörlich; dasselbe wird wohl ohne Zweifel auch im Plasmodium von *Bodo* der Fall sein, da es sich encystirt und in mehrere kleine neue Individuen zerfällt. In letzterem Umstande liegt aber auch der Unterschied zwischen dem Plasmodium von *Bodo* und der Dotterhülle von *Loligo*, denn diese dient ausschließlich dem Organismus und geht selbst später zu Grunde (BÜTSCHLI, Protozoa Bd. 2 pag. 694, 779).

HERBST verweist in seinem interessanten Versuche, die Reizerscheinungen der Zelle zur Erklärung verschiedener Prozesse in der Ontogenie der Thiere anzuwenden, unter Anderem auch darauf, dass die Bildung der Dotterzellen bei Insecten und anderen Arthropoden durch die Annahme erklärt werden könnte, sie seien dem Dotter gegenüber positiv chemotaktisch. Dieselbe Voraussetzung könnte man auch für die Dotterhüllen von *Loligo* machen. Es kann auch zugelassen werden, wie es HERBST für einige Fälle zulässt, dass die Zellen der Dotterhülle »tigmotropisch« sind — eine Erscheinung, die darin ihren Ausdruck findet, dass unter ihrem Einflusse die einzelligen Organismen sich nur in Berührung mit dem festen Boden bewegen und diesen nicht mehr verlassen können. VERWORN führt ein interessantes Beispiel davon an, wie das Infusor *Oxytricha*, wenn es zufällig an ein *Anodonta*-Ei stößt, dessen Oberfläche nicht mehr verlassen kann und stundenlang daran umherläuft. Die Entodermzellen der inneren Hülle des Dotterorgans sind zuerst ziemlich groß, verfließen aber dann und werden zum dünnen Plasmaüberzuge, der beständig dem Dotter dicht anliegt. In diesem Falle, wie auch bei *Bodo*, kann die Theilnahme von chemotaktischen (das Zerfließen des Plasmas kann durch das Bestreben, die Nahrung mit möglichst großer Oberfläche zu berühren, erklärt werden) und tigmotropischen Erscheinungen zugelassen werden. Selbstverständlich aber sind das zur Zeit Alles nur Voraussetzungen. Vgl. HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. in: Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894 pag. 757. VERWORN, Allgemeine Physiologie Jena 1895 pag. 429 ff.

Die Kerne der inneren Hülle sind denen der äußeren ähnlich, aber in der Regel viel kleiner. Sie sind auch scheibenförmig und auf den Schnitten länglich; ferner sind sie eben so arm an Chromatin, und ihr ganzer Farbstoff scheint in einem großen Nucleolus concentrirt zu sein (Fig. 11, 15, 16, 22, 32, 60). Gleich den äußeren vermehren sie sich ausschließlich durch directe Theilung. Nach VIALLETON theilen sich allerdings die Kerne der jungen Dotterhülle mitotisch, das habe ich aber nie gesehen, Amitosen hingegen mehrmals, wenn auch selten im Vergleiche zur schnellen Kernvermehrung, durch die ihre eben so schnelle Degeneration ausgeglichen wird. Man sieht in Zerschnürung begriffene, ferner so eben zerschnürte und einander noch anliegende Kerne, endlich auch Kerne, die in eine Reihe kleinerer Kerne zerfallen. Sobald sich nur die innere Dotterhülle bildet, beginnt in ihr eine unaufhörliche Degeneration

der Kerne, und zwar in mehreren Formen. Meist wird der Kern unter Zunahme in der Breite aus einer Scheibe zu einem kissenähnlichen Körper mit ziemlich scharfen Rändern; dabei verschwindet sein Chromatin oder wird ganz farblos: der Nucleolus bleibt zwar sichtbar, färbt sich aber nicht wie gewöhnlich intensiv mit Hämalan, sondern liegt als blasses, schwer unterscheidbares Körperchen da. Augenscheinlich ist das ein Zeichen tiefer chemischer Umwandlung. In einigen Kernen sind auch die Nucleolen verschwunden, und die Kerne dann ganz farblose, scheinbar hohle, aber deutlich contourirte Gebilde; nur ihre Hülle bleibt unverändert (Fig. 59). Bald verschwindet ein solcher Kern gänzlich.

Eine andere Art der Kernmetamorphose ist der ersten einigermaßen entgegengesetzt. Wenn die Farbe aus dem Präparat gut ausgezogen ist (mit angesäuertem Alcohol nach Boraxcarmin, oder mit 1%iger Alaunlösung nach Carmalaun oder Hämalan), so sind nur die Chromatinelemente gefärbt, allenfalls auch, aber sehr schwach, das Plasma; der Dotter dagegen entfärbt sich ganz. In der Dotterhülle aber oder unmittelbar darunter sieht man intensiv mit Carmin und besonders mit Hämalan gefärbte Flecke (Fig. 58), die entweder unmittelbar am Dotter als dunkles, feines Streifchen liegen oder kleine dreieckige Vertiefungen im Dotter ausfüllen. Sie sind die Reste der früher hier anwesenden Kerne. In der That kann man sich leicht an Übergangsstadien davon überzeugen, dass sich einige Kerne in die kleinen Dottergrübchen versenken und dabei die Form dieser Grübchen annehmen, indem sie mit scharfen Vorsprüngen in die Ecken zwischen den Dotterplättchen hineinragen. Bald darauf sind in einem solchen Kerne weder Nucleolen noch Chromatinkörnchen zu unterscheiden; — er hört aber nicht auf wie die oben beschriebenen sich unwandelnden Kerne, sich zu färben, sondern wird von Hämalan sehr intensiv, jedoch diffus gefärbt und erscheint so als ein schwarzer Fleck (Fig. 61). Eine Zeit lang sind die Contouren des Kerns im Grübchen noch sichtbar, endlich aber verschwinden auch diese, und das ganze Grübchen ist stark und diffus gefärbt (Fig. 58). Es scheint, dass wir hier eine echte Karyolyse vor uns haben: zuerst lösen sich Nucleolus und Chromatin, ohne aber die Fähigkeit zur Aufnahme von Farbstoff zu verlieren, dann auch die Hülle auf, und der flüssige sich stark färbende Inhalt ergießt sich auf die Oberfläche des Dotters oder in das Grübchen hinein. Von solchen stark gefärbten Flecken und Grübchen findet man gewöhnlich mehrere an der Dotteroberfläche, und es kann leicht verfolgt

werden, wie sie allmählich verblassen und vergehen — augenscheinlich auf Grund der Assimilation oder der chemischen Umbildung der Zersetzungsproducte des Kernes.

Interessant ist es, dass wir in JOHNSON'S Arbeit auch hier Vergleichsmaterial finden. Beim Scorpion degeneriren sämtliche Embryonalhüllen am Ende der Entwicklung, in ganz besonderer Weise aber die Kerne in den Zellen der Ovarialhülle (»ovarian capsule«). Beinahe jede Zelle dieser Hülle hat zwei Kerne: der eine davon färbt sich intensiv und gleichmäßig, lässt aber doch einen Nucleolus unterscheiden. Die Gleichmäßigkeit der Färbung schreibt JOHNSON dem Auflösen des Chromatins im Karyoplasma zu. Der andere Kern ist größer und nimmt wegen seiner großen Armuth an Chromatin nur eine ganz leichte Färbung an; er schwindet sehr bald vollständig, während der andere, dunkle weiter bestehen bleibt. Solche helle Kerne sind der Beschreibung und Zeichnung JOHNSON'S nach (Fig. 25) den hellen chromatinlosen, degenerirten Kernen der Dotterhülle von *Loligo* ganz ähnlich; die dunklen Kerne dagegen gehen augenscheinlich in ihrer Metamorphose nicht so weit wie die dunklen, zerfließenden von *Loligo*.

Den Dottergrübchen mit intensiv gefärbtem Inhalt verhalten sich ganz gleich die Zellen des mittleren Abschnitts der Malpighischen Gefäße von *Aphrophora*, wie sie CARNOY abbildet und beschreibt. Hier sind die degenerirten Kerne auch intensiv, aber gleichmäßig gefärbt: »ces noyaux ont une mince membrane, qui se moule exactement sur les aspérités de la surface et à laquelle viennent se rattacher les trabécules du cytoplasme«. Die Betrachtung der Figur bei CARNOY (Taf. 1 Fig. 7) bringt mich aber zur Vermuthung, dass auch diese Kerne einer Membran entbehren, und dass es eigentlich nur der flüssige in das Plasma hinein ergossene Inhalt des Kernes war.

In den ersten Stadien liegen die beiden Hüllen des Dottersackes einander dicht an; später löst sich die äußere Hülle ab, und zwischen beiden Hüllen entsteht ein Blutsinus, der den ganzen Dotter (richtiger: seine ganze innere Hülle) umgibt. KORSCHULT (l. c. pag. 359) behauptet unrichtig, dass die Blutgefäße im Dottersacke fehlen, und dass bei der Assimilation des umgearbeiteten Dotters die Epithelzellen der Darmanlage, die bekanntlich lange nach dem Dotter offen und von ihm nur durch die Dotterhülle getrennt ist, die Hauptrollen spielen. Eigentliche Gefäße fehlen im Dottersack allerdings, dagegen hat schon BOBRETZKY die Blutsinuse richtig beschrieben: »Aus dem eigentlichen Embryonaltheile des Eies erstrecken sich die Bluträume

in die äußere Dotterblase, deren Innenwand (Dotterhülle) sich von der Außenwand (dem oberen Keimblatte) ablöst, so dass zwischen den beiden Wandungen ein bedeutender Zwischenraum entsteht. Die Zellen des mittleren Keimblattes, die am Anfang der 2. Embryonalperiode nur in dem Keimtheile des Eies liegen, erstrecken sich später auch auf die äußere Dotterblase und erscheinen dort als zerstreute feine Fäserchen, die die äußere Blasenwandung mit der inneren verbinden. Die Contractionen dieser Fasern erklären auch jene wellenartigen Bewegungen der Wandungen der äußeren Blase, die sich regelmäßig an ihrer ganzen Oberfläche fortpflanzen und eine unaufhörliche Circulation der Flüssigkeit hervorrufen, die dem Aussehen und dem Verhalten zu verschiedenen Reagentien nach mit dem Inhalte der Bluträume und der Centralorgane des Blutgefäßsystems vollkommen identisch ist (l. c. pag. 31).

Dieser Beschreibung habe ich nichts hinzuzufügen. Im Dottersacksinus giebt es sowohl Mesenchymzellen mit langen Ausläufern, die denen im Augen- und im Hintersinus ähnlich sind und manchmal mit ihren Ausläufern die äußere Hülle mit der inneren verbinden, als auch frei schwimmende, Blutkörperchen ähnliche kleine Zellen mit Kern und Plasma. An einigen Präparaten glaubte ich zu sehen, dass die Mesenchymzellen in einer ununterbrochenen Schicht der inneren Dotterhülle anliegen und so gewissermaßen eine dem Blutsinus eigene Wandung bilden — es gelang mir aber nicht, mich davon zu überzeugen.

Unzweifelhaft wird das Nährmaterial aus dem Dotter vom Blute aufgenommen. Die Epithelzellen des Darmes bleiben bis zum Ende der Entwicklung embryonal, und gar nichts weist darauf hin, dass sie eine mehr oder minder energische Thätigkeit entfalten. Das Blut aber umspült den Dotter in sehr großer Fläche. Abgesehen davon, dass der Dotter im Dottersacke vom Blute umgeben wird, so sind auch die ganze Hohlvene und der früher geräumige Hintersinus vom Dotter nur durch seine Hülle getrennt, folglich sind die Bedingungen zur Dotteraufnahme für das Blut die allergünstigsten.

Der innere Abschnitt des Dotterorgans wächst, wie gesagt, allmählich und dringt tief in den Hintertheil des Embryos und die Ausstülpungen der Augenstiele ein, bis er aus den letzteren durch die stärkere Entwicklung der optischen Ganglien wieder verdrängt wird. Aus dem Hintertheile des Embryos wird er zwar partiell von der Pericardialhöhle verdrängt, erstreckt sich aber dennoch bis zum Ende des Embryos.

Der Darmeanal der Cephalopoden entsteht bekanntlich durch Vereinigung zweier Anlagen: des Vorderdarmes, der durch eine Ectodermeinstülpung gebildet wird und die Mundorgane, Speicheldrüsen und den Ösophagus liefert, und des Mesenterons, aus dem der Magen mit seinem Blindsacke, die Leber und der Hinterdarm hervorgehen. Diese beiden Abschnitte legen sich an beinahe entgegengesetzten Punkten des Embryos an und wachsen am inneren Dotter entlang einander entgegen. Sie verbinden sich, wenn der mesenterische Theil hinten um den Dotter herum auf dessen Oberseite hinüberwächst, da sich alsdann bis hierher der Vorderdarm erstreckt. Der so zu einem Ganzen verbundene Darmeanal verlegt nun gewissermaßen dem inneren Dotter den Weg; dieser aber dringt immer tiefer in den Embryo jenseits des Ösophagus ein. So wird der Ösophagus wie in den Dotter hineingedrückt und liegt am Boden einer tiefen und engen Furehe, die den inneren Dotter in zwei Lappen trennt. Diese liegen einander dicht an und sind nur durch die dünne Schicht der Dotterhülle getrennt, welche die durch das Umwachsen des Darmeanals entstandene und nun verschlossene Furehe auskleidet (vgl. Beschreibung und Abbildung bei BOBRETZKY, pag. 25).

Der innere Abschnitt des Dotterorgans ist selbstverständlich nur in die innere Dotterhülle eingeschlossen, deren Kerne denselben Charakter wie im Dottersacke behalten. Die Prozesse aber, die sich im hintersten Abschnitte des inneren Dotters abspielen, sind bemerkenswerth.

Wenn der hintere Dotterabschnitt den Darmeanal umwächst und sich dabei in zwei Lappen spaltet, so beginnt in ihm auch eine besonders energische Thätigkeit der Hülle: ihre Kerne nehmen an Zahl und Dimensionen zu, das Plasma verdickt sich und sendet lange, pseudopodienartige Ausläufer in den Dotter hinein. Diese wachsen von beiden Seiten des Dotters (von oben und unten) auf einander zu, können sich auch verbinden und durchsetzen dann den Dotter als lange feine Plasmafäden (Taf. 9 Fig. 62). Allmählich wird der Dotter immer mehr vom Plasma der Dotterhülle zurückgedrängt und dabei wahrscheinlich umgearbeitet; die Kerne wandern von der Oberfläche mehr in die Tiefe.

Es resultirt daraus eine eigenthümliche, für die 3. Periode von *Loligo* charakteristische Structur des hinteren Abschnittes des inneren Dotters: dieser ist nicht mehr voll Dotter, sondern voll einer anderen Masse. Während nämlich der Dotter aus verschiedenen großen, unregelmäßigen Körperchen und Plättchen besteht, ist jene Masse

feinkörnig, wie sich gewöhnlich auf den Schnitten der Niedersehlage aus Eiweißflüssigkeiten darstellt. Die Grenze zwischen beiden Stoffen ist nicht scharf: es existirt eine vermittelnde Zone, wo die Dotterplättchen schwinden und sich in die feinkörnige Masse verwandeln. Der Inhalt dieser Zone ist parallel zur Dotteroberfläche ziemlich in Schichten abgelagert — im körnigen Inhalte des Hinterendes dagegen schwindet diese Schichtung vollständig. Die beiden Stoffe verhalten sich auch gegen Farbstoffe verschieden: bei Färbung mit Hämalaun und Orange G wird der Dotter intensiv gelb; in der vermittelnden Zone wird diese Färbung blasser, hinten in der körnigen Masse erscheint anstatt der gelben Farbe ein Anflug von Hämalaun-Färbung (Fig. 62—66).

In dieser Masse sammeln sich viele Kerne an, die höchst merkwürdig aussehen: sie sind den Kernen der mit Dotter vollgestopften Entodermzellen von *Phalangium* äußerst ähnlich, und ich war sehr überrascht, als ich in einem Präparate von *Loligo* dies mir so gut bekannte Bild vor Augen hatte.

Die körnige Masse, worin diese Kerne liegen, ist, wie wir sahen, das Resultat der gesteigerten Thätigkeit der Dotterhülle. Es ist aber wohl schwer zu entscheiden, ob sie eine einfache locale Verdickung jener Plasmaschicht, die den Dotter wie ein Plasmodium umhüllt, vorstellt, oder ob im Gegentheile hier auch das Plasma der Dotterhülle wie ihre Kerne der Degeneration verfallen ist, und die körnige Masse das Product des Zellplasmas und des von letzterem umgewandelten Dotters darstellt. Im letzteren Falle würde wohl diese Masse intra vitam flüssig sein, und in ihr würden die ganz freien metamorphosirten Kerne der ehemaligen Dotterhülle des hinteren Abschnittes flottiren. Diese Ansicht ist mir wahrscheinlicher.

Die Kerne, die als große Blasen im körnigen Inhalte des hinteren Abschnittes liegen (Figg. 62—66), sind nicht kleiner, als die großen Kerne der Ectodermhülle der Dotterblase. Sie sind rundlich oder oval, mit scharfer Hülle, und so arm an Chromatin, dass sie farblos und beinahe leer erscheinen. In der körnigen Masse treten sie als helle Blasen hervor. Ihre färbbaren Elemente bestehen aus einem Nucleolus ungefähr im Centrum, und aus wenigen Körnchen. Aber auch der Nucleolus wird als homogenes, structurloses Körperchen nur recht schwach von Hämalaun oder Carmin gefärbt. In einigen Fällen besteht um ihn ein helles Feld. Manchmal hat ein Kern 2 Nucleolen, was unzweifelhaft als Vorbereitung zur directen

Theilung dient. Die Chromatinkörnchen liegen hauptsächlich peripher; einige blasse Fäden ziehen vom Nucleolus zur Peripherie.

Eine solche Kernstructur wird, wie wir noch näher erörtern werden, für ein Zeichen der Degeneration gehalten. In der That sind diese Kerne auf dem Wege zur Degeneration, vermehren sich aber noch durch directe (amitotische) Theilung. Schon ihre bedeutende Anzahl — oft wird der hintere Dotterabschnitt fast ganz von ihnen ausgefüllt — deutet auf ihre schnelle Vermehrung hin. Manchmal liegen 2 oder 3 Kerne so nahe an einander, dass sie augenscheinlich das Resultat der Theilung bilden (Fig. 68). Die Kerne mit 2 Nucleolen sind auch im Stadium der Amitose, und das Abschmüren einer Kernhälfte von der anderen kann beobachtet werden (Fig. 65). Manchmal trifft man auch 2 Kerne an, die sich schon getheilt und von einander entfernt haben, aber noch mit einander verbunden sind durch einen langen und feinen Faden, richtiger durch ein Röhrchen, da man deutlich sehen kann, dass sich jeder Kern in einen hohlen Auswuchs fortsetzt, der sich mit einem eben solchen des anderen verbindet (Fig. 67). Manchmal sieht man, wie ein kleiner, unregelmäßiger Kern sich von einem größeren abtrennt, dem er noch dicht mit seiner flachen Seite anliegt. Mitunter schnüren sich die Tochterkerne, noch mit einander verbunden, ihrerseits ein, und so entstehen rosenkranzförmige Kerne. Kurz, alle Erscheinungen der Amitose gelangen zur Beobachtung.

Die Kerndegeneration im hinteren Dotterabschnitte bildet nur eine weitere, so zu sagen höhere Stufe der Degeneration, die sich in den Kernen der ganzen Dotterhülle abspielt. Die Kerne der letzteren zeigen auch selbst Merkmale der Degeneration — ziemlich bedeutende Größe, unregelmäßige Form, amitotische Theilung, Armuth an Chromatin: beinahe alle färbbaren Stoffe sind auf 1 oder 2 Nucleolen reducirt. Die Veränderungen der Kerne im hinteren körnigen Theil des inneren Dotters bestehen hauptsächlich aus dem noch bedeutenderen Wachsthum, das unzweifelhaft durch die Ansammlung von Flüssigkeit im Kerne bedingt wird. Man könnte diese Erscheinung als blasige Degeneration des Kernes bezeichnen.

Zu Grunde gehen die Kerne im hinteren Abschnitte des Dotters sehr einfach. Der Kern hat, wie oben gesagt, eine scharf contourirte Membran, die wahrscheinlich, weil der Kern voll Flüssigkeit, stark gespannt ist. Sie platzt, und der Inhalt des Kernes mischt sich mit der körnigen Masse. Die Membran schwindet dabei vollständig, und als Spur des Kernes bleibt nur noch einige Zeit lang ein

blasser durchsichtiger Fleck inmitten der körnigen Masse. In einem solchen Fleck liegt gewöhnlich noch der Nucleolus, dessen Färbung aber blasser geworden ist (mit Hämalan und Orange G ist er nur schwach grünlich, Fig. 63, 64).

Kerne, die in Bau und Form den von mir oben beschriebenen ganz ähnlich sind, finden sich auch in anderen dotterreichen Eiern. Ich habe schon von der auffälligen Ähnlichkeit der Kerne bei *Tegenaria* und *Phalangiium* gesprochen (s. oben pag. 149). Auch die Periblastkerne der Teleostier und die Merocytenkerne der Selachier gehören hierher. Schon in meiner Arbeit über die Entwicklung von *Phalangiium* habe ich auf die merkwürdige Ähnlichkeit der sich fragmentirenden Entodermkerne von *P.* mit den Periblastkernen nach ZIEGLER (2) aufmerksam gemacht; dies gilt auch von den Kernen von *Loligo*. Später veröffentlichte ZIEGLER (3) eine kleine Arbeit über die Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiereier; außer den Fischen bespricht er die Vögel und Amphibien.

Alle diese Kerne zeichnen sich durch eine außergewöhnliche Größe, eine unregelmäßige, nicht selten missgestaltete Form, oft auch durch eine bedeutende Armuth an Chromatin und durch directe Theilung (Knospung und Fragmentation) aus. Das sind Alles degenerirte Kerne, die nach ZIEGLER (1, 2, 3) später ganz zu Grunde gehen und keine histologischen Elemente für den Embryo liefern. Diese Behauptung ZIEGLER's ist auch für die großen Kerne im inneren Dotter von *Loligo* und für die Kerne der Dotterhülle überhaupt richtig: das sind auch degenerirte Kerne; Theilung, Zerfall und vollständiger Schwund sind aufs Beste zu beobachten. Die Hülle des Dotterorgans ist ein embryonales, provisorisches Organ und nimmt an der Bildung des Embryos nur in so fern Antheil, als durch ihre Vermittlung seine Ernährung geschieht.

Vom Zerfall der Kerne, der sich bei *Loligo* so klar und interessant abspielt, scheint in den großen Dotterkernen der Fische nichts beobachtet worden zu sein.

Es erscheinen aber, wie wir unten sehen werden, am Ende der Embryogenese in der Dotterhülle von Neuem normale Zellkerne, die gar keine Zeichen der Degeneration an sich haben; und in der That sistirt zu dieser Zeit die Degeneration vollständig oder wenigstens einige Zeit lang.

Hier will ich noch einiger gelegentlicher Beobachtungen erwähnen, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist. Oben (pag. 139) sagte ich schon, dass die Genitalanlage dem hinteren Sinus dicht anliegt; der Sinus bildet selber eine

gefäßartige, in die Genitalanlage hineinragende Rinne, so dass jene halbmondförmig wird. In diesem Gefäße liegen Körperchen, die dem schon verarbeiteten Dotter ähnlich sind und sich mit Orange G stärker als der Inhalt der Blutgefäße färben. Manchmal haben sie Kerne, die denen der Dotterhülle und der körnigen Masse im hinteren Abschnitte ähneln. Ich kann nicht entscheiden, ob es besondere Zellen oder Dottertheilchen sind, die aus dem inneren Dotter in den hinteren Sinus gerathen sind. Das Eindringen des Dotters in das Blutgefäß durch die Dotterhülle ist aber unter normalen Bedingungen recht unwahrscheinlich. Ähnliche Körperchen habe ich auch an späteren Stadien beobachtet, theils zwischen der Genitalanlage und der aus dem Hintersinus entstandenen Vena abdominalis, theils an der anderen Seite dieser Vene unter den Mesodermzellen, die zwischen dem Magen und dem hinteren Dotterabschnitt liegen. Vielleicht ähneln sie den Megasphären der Selachierembryonen, d. h. den Zellen, die von der Segmentation her viel Dotter in sich bewahrt haben und sich dadurch später von allen Embryonalzellen, zwischen denen sie liegen, auszeichnen (s. H. & F. ZIEGLER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892).

Was die Degeneration der Kerne hinten im inneren Dotter betrifft, so hat BOBRETZKY auf die starke Kernvermehrung im oberen (nach meiner Bezeichnung hinteren) Theile der Dotterblase und auf die Verdrängung des Dotters durch die Plasmamasse hingewiesen (l. c. pag. 42, 24). SCHIMKEWITSCH (Note sur le développement des Céphalopodes. in: Z. Anzeiger 9. Bd. 1886) schreibt fälschlich den Dottermembranzellen einen Antheil an der Bildung der Blutkörperchen zu und lässt in den beiden hinteren Lappen des Dottersackes Zellen, die von den Dottermembranzellen abstammen, in den Dotter eindringen. Augenscheinlich hat er aber die großen Kerne im hinteren Abschnitt für Zellen gehalten; und was er dort als freie Kerne abbildet und beschreibt, sind wahrscheinlich die Nucleolen der zu Grunde gegangenen Kerne.

**Darmcanal.** Oben habe ich pag. 94 ff. bereits das Auftreten der Mitteldarmanlage ausführlich geschildert. Die weitere Entwicklung des Darmcanals aber während der 2. und 3. Periode, nämlich die Verbindung von Ösophagus und Mesenteron, die Entwicklung der Kiefer, des Radulasackes, der Speicheldrüsen, des Magens und seines Blindsackes, der Leber und des Tintenbeutels, hat BOBRETZKY so richtig und umständlich beschrieben, dass ich nichts Neues dazu beitragen konnte und desshalb hier nicht länger dabei verweile. Über die Entwicklung der Speicheldrüsen finden wir noch einige Angaben bei JOUBIN (2).

**Nervensystem.** Im Laufe dieser Periode verlagern sich die Visceralganglien von der Hinterseite der Otcysten auf deren Oberseite. Der sich in zwei Zweige theilende und den N. visceralis und infundibuli posterior liefernde Auswuchs des Visceralganglion existirt auch jetzt, und es erscheinen in ihm Nervenfasern, was seine Bedeutung als echter Nerv unzweifelhaft macht. Es gelang mir aber nur, die Entwicklung seines Hinterastes, d. h. des N. visceralis,

genau zu verfolgen; das Schicksal des Vorderastes, den ich für die Anlage des N. infund. post. halte, ist mir nicht ganz klar geworden.

Wenn am Ende der 3. Periode der innere Dotter beträchtlich zunimmt, legt er sich dicht von hinten an die Otcysten an und presst sämtliche benachbarten Organe dicht daran; so werden auch die Nerven vom Visceralganglion, die sich bis dahin in den Präparaten sehr leicht finden ließen, schwer unterscheidbar. Das ist eine von den Ursachen, derentwegen ich die Entwicklung des N. post. infund. nicht bis zu Ende habe verfolgen können.

Das Verbindungsstück, das neben den Otcysten vom Visceralganglion zu dem an dieser Stelle verdickten Ectoderm hinzog (oben pag. 125 habe ich es mit einem ähnlichen Gebilde von *Peripatus* verglichen), besteht während der 3. Periode noch, differenzirt sich aber etwas mehr von der Anlage des Ganglions, indem zwischen beiden eine ziemlich scharfe Grenzlinie auftritt; auch wird es wie zuvor energisch von Carmin und Hämateinthonerde gefärbt. Die Nervenfasern, die sich zu dieser Zeit schon in allen Nerven gebildet haben, fehlen aber in diesem Verbindungsstücke; es ist ohne Zweifel ein degenerirender Theil der Visceralganglien.

Über die Entwicklung der brachialen Ganglien kann ich den Beschreibungen von BOBRETZKY und PELSENEER (Sur la valeur morphol. des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. in: Arch. Biol. Tome 8, 1888) nichts hinzufügen.

Die westeuropäischen Gelehrten scheinen manchmal ihre Unkenntnis der russischen Sprache zu missbrauchen; die citirte Arbeit von PELSENEER liefert einen Beleg dafür. BOBRETZKY hat vollkommen richtig und ausführlich die Entwicklung des Brachialganglions beschrieben; er lässt es aus dem unteren (vorderen) Theile des Pedalganglions, das noch vor seiner Differenzirung Ausläufer in die Arme sendet, entstehen. »Der vordere Abschnitt des subpharyngealen Nervensystems (ganglion en patte d'oie von CUVIER) erscheint als ein ununterbrochener Fortsatz des mittleren (d. h. des Pedalabschnittes) und ist von letzterem nur durch einen seichten Einschnitt an der Bauchseite abgetrennt« (pag. 47). PELSENEER nun findet ganz dasselbe, fügt nichts Neues hinzu, berichtet aber darüber wie über eine neue Entdeckung und sagt nur am Ende bescheiden: »les faits exposés ci-dessus, quant à l'origine des ganglions brachiaux, sont confirmés par certaines figures du mémoire russe de BOBRETZKY sur le développement des Céphalopodes, dans lesquelles les centres nerveux sont visibles: pl. 6 figg. 57, 58«. Dieses »sont confirmés« scheint hier nicht recht am Platze zu sein — in der That hätte sich PELSENEER wohl mit dem Hinweise auf BOBRETZKY begnügen dürfen, ohne seine eigenen Beobachtungen anzuführen, oder wenigstens letztere nur als eine Bestätigung der Angaben von B. hinstellen sollen. Ein solches Verfahren fremden Arbeiten gegenüber verdient um so weniger Nachsicht, als PELSENEER in diesem Falle die gewöhnliche Entschuldigung — nämlich die Unkenntnis des Russischen — nicht anzuführen

kann. Seine Arbeit ist ja in der Zoologischen Station zu Neapel — wie er selbst mit Nachdruck angiebt — gemacht worden. Ganz abgesehen davon, dass man in Neapel stets Leute findet, die des Russischen mächtig sind (1887/88, als PELSENER dort arbeitete, war der russische Zoologe ED. MEYER dort) und es gewiss Niemandem abschlagen würden, interessirende Angaben aus einer russischen Arbeit zu übersetzen (wie ich selbst das öfters gethan habe), so ist dem in der Bibliothek der Station befindlichen Exemplar der Arbeit BOBRETZKY's eine deutsche Übersetzung der Tafelerklärung beigegeben. In der Erklärung der Abbildung, auf die PELSENER Bezug nimmt (Fig. 58), steht dort wörtlich: »Das Pedalganglion stellt zwei Abschnitte (*g.p.d.* und *g.b.*) dar, von denen der untere (*g.b.* — ganglion en patte d'oie CUVIER) sich in die centralen Ganglienstränge der Arme (*p*) fortsetzt«. Mit einer Klarheit, die gar keinen Zweifel zulässt, ist hier das Brachialganglion (ganglion en patte d'oie) als ein Abschnitt des Pedalganglions bezeichnet, und PELSENER hätte daher nur die Angaben von BOBRETZKY als durch seine Beobachtungen bestätigt erklären, nicht aber mit einer selbständigen Entdeckung des schon längst aufgeklärten Factums hervortreten dürfen.

In der Beschreibung der ersten Periode wurde schon die Anlage der Kopfganglien dargestellt (pag. 101); ihre weitere Entwicklung habe ich in der Arbeit über den weißen Körper beschrieben und so werde ich hier nicht weiter darauf eingehen. Aus der Anlage der Kopfganglien, die ein länglicher Zellstreifen ist, entwickeln sich die eigentlichen Cerebralganglien und optischen Ganglien; der Untertheil jedes Streifens, der mit dem sich verdickenden Mitteltheile (der Anlage des optischen Ganglions) einen Winkel bildet, bleibt lange Zeit in Verbindung mit Ectoderm. Später aber verbindet er sich, indem er sich vom Ectoderm abtrennt, mit einer umfangreichen Zellenmasse, die aus einer besonderen Ectodermeinstülpung hinter und unter dem Auge entstanden ist. Diese Einstülpung hat zuerst LANKESTER beobachtet und beschrieben, aber für die Anlage des weißen Körpers angesehen. BOBRETZKY hielt sie für die Anlage des Augenkorpels. In Wirklichkeit aber ist sie, die mit dem Untertheile der Anlage des Kopfganglions und des optischen Ganglions zusammenfließt, ein Theil des embryonalen Nervensystems. Der untere Abschnitt der primären Kopfganglionanlage theiligt sich nebst dem Zellhaufen der subocularen Einstülpung an der Bildung des definitiven Nervensystems gar nicht, wohl aber an der der lymphatischen Organe (des weißen Körpers), indem sie entweder diese Organe unmittelbar bilden oder vielleicht durch andere Elemente (Mesodermzellen) verdrängt werden.

Zu derselben Periode gehört auch das Umwachsen der Augensiele durch 2 Falten, die sich oben und unten an ihrer Basis bilden. Auch hierüber habe ich der Beschreibung von BOBRETZKY

nichts hinzuzufügen. Die Umwachsung der Seitentheile des Kopfes durch Hautfalten führt zur Bildung jener subcutanen Höhlen, in die beim erwachsenen Thiere die »Wasserporen« führen. Die verdickten Augentielwandungen liefern, nachdem sie von den Falten umwachsen sind, auch Material zur Bildung des weißen Körpers. Da sieh nun als Ursprungsquelle zur Bildung sämmtlicher an der Ausbildung des weißen Körpers beteiligter Anlagen — sowohl eines Abschnittes der Kopfganglien, als auch der subocularen Einstülpung und der verdickten Augentiele — die Kopflappen mit ihren Ectodermverdickungen erweisen, so kann man sagen, dass zum Ausbau des weißen Körpers der überschüssige Rest jenes Zellmaterials, das im Laufe der Entwicklung von den Kopflappen geliefert wurde, gebraucht wird.

**Entwicklung der Haut; die Epidermis.** Im Laufe der 1. und theilweise auch der 2. Periode besteht das scharf vom Mesoderm abgegrenzte Ectoderm aus einer Schicht kleiner embryonaler Zellen; an einigen Stellen bildet es mehrschichtige Verdickungen, die entweder zur Bildung besonderer Organe (des Nervensystems, des Trichterorgans) dienen oder später vollständig schwinden und als Reservematerial für das Aufwachsen des Embryos erscheinen. Unter dem Ectoderm liegen noch die undifferenzirten Mesodermzellen (Taf. 9 Fig. 71).

Nun wachsen die Ectodermzellen, werden ungefähr cubisch und verwandeln sich in die Zellen der Epidermis. Die Mesodermzellen unmittelbar unter ihnen bilden eine Schicht von Bindegewebe, die tiefer liegenden (im Mantel eine mächtige Zellschicht) verwandeln sich in Muskeln. Gleichzeitig mit der Differenzirung der Epidermis beginnt die drüsige Metamorphose ihrer Zellen: einzelne der cubischen Zellen verändern sich und füllen sich mit Secret an. Auf den Präparaten erscheinen sie stets zerrissen und leer, ihres Inhaltes beraubt. Das sind die ersten Becherzellen der Haut, die aller Wahrscheinlichkeit nach Schleim absondern.

Später verlängern sich die Epithelzellen zu cylindrischem Epithel mit deutlichen Flimmerhaaren am freien Rande (Fig. 78). Die drüsigen Zellen nehmen die typische, becherförmige Gestalt an, und ihre Anzahl wächst beständig. Während gewöhnlich sowohl bei den Mollusken, als auch bei anderen Thieren die Schleimzellen nicht zu mehreren direct neben einander liegen, sondern durch einfache Zellen von einander getrennt sind, liegen sie hier in der 3. Periode auf den Querschnitten reihenweise, zu 2—3 oder mehr unmittelbar neben einander. Allmählich werden ihrer so viele, dass sie schon

nicht mehr von den gewöhnlichen Zellen umschlossen werden, sondern umgekehrt diese vereinzelt zwischen den drüsigen zu liegen scheinen. Da die Schleimzellen auf den Präparaten immer leer erscheinen, so bleiben von ihnen nur die feinsten Querwände, die Grenzen oder die Membranen erhalten, die wahrscheinlich aus einer ganz feinen Plasmanschicht bestehen. Am Boden einer jeden solchen leeren und zerrissenen Zelle liegt ebenfalls in einer sehr geringen Plasmamenge der Kern, der, gewöhnlich der Körperoberfläche parallel, stark verlängert ist (Fig. 7S).

Die einfachen unveränderten Epithelzellen liegen entweder in kleinen Gruppen oder vereinzelt zwischen den Schleimzellen. Im letzteren Falle werden sie so stark von diesen comprimirt, dass sie an ihrer Basis fadenförmig ausgezogen werden; der Obertheil der Zelle wird dabei dreieckig (Fig. 80 *Ep*). Solche Zellen enthalten gewöhnlich einen ziemlich großen, rundlichen Kern, und ihr Plasma färbt sich etwas mit Hämalaun oder Carmin, so dass sie zwischen der Unmasse von Schleimzellen scharf in die Augen fallen, um so mehr, als letztere stets als leere Stellen in der Epidermis erscheinen.

Wachsthum und Differenzirung der Epidermiszellen beginnen, wie oben beschrieben, zuerst am Ende des Rumpfes, besonders am Mantel, und erstrecken sich erst später auf den Kopf und die Arme. Am Mantel bilden sich Cylinder- und Schleimzellen nur außen, während die Innenfläche, die zur Kiemenhöhle gerichtet ist, von einem flachen Epithel mit länglichen Kernen ohne Schleimzellen bedeckt ist. Sodann bleiben an der Körperoberfläche stellenweise zwischen den Epithelzellen Häufchen kleiner, unveränderter, also embryonaler Ectodermzellen bestehen (Fig. 81 *Ep*).

Wenn ich die drüsigen Epidermiszellen als »Schleimzellen« bezeichne, so gehe ich nur von ihrer Ähnlichkeit mit den Becherzellen der Epithelien aus. Eine nähere Vorstellung von ihrem Inhalte waren meine Präparate mir nicht im Stande zu geben, da diese Zellen stets zerrissen und leer erschienen, einerlei, welches Fixirmittel ich anwandte — Sublimat, FLEMMING'S, PÉRENYT'S und KLEINENBERG'S Gemisch, Pikrin-Salpetersäure. Ich versuchte ferner auf P. MAYER'S mündlichen Rath jegliche Wirkung von Wasser zu vermeiden, indem ich mit 90%igem Alcohol fixirte und später die Schnitte mit alcoholischen Lösungen von Theerfarbstoffen färbte, erhielt aber ganz dieselben Resultate: die zarten Zellen verloren immer ihren Inhalt. Nur in seltenen Fällen hatte ich augenscheinlich junge, unreife Zellen vor mir, deren Inhalt noch nicht ver-

schwunden war und als ziemlich stark lichtbrechende Masse, die keine Tinction annahm, erschien.

Indem ich etwas vorgreife, theile ich hier gleich Einiges über das weitere Schicksal des Hautepithels gegen Ende der Embryogenese mit. Wir haben schon gesehen, dass zugleich mit der Entwicklung des Embryos die Anzahl der Drüsen im Epithel sich mehrt; wollen wir einen Ausdruck aus der pathologischen Anatomie gebrauchen, so können wir sagen, das Epithel degenerirt schleimig. Dieser Process geht nun mit solcher Energie weiter, dass zuletzt das Hautepithel fast ganz der drüsigen Metamorphose unterliegt; es besteht dann nur aus Schleimzellen mit sehr wenigen einfachen unveränderten Zellen. Dies kam mir so paradox vor, dass ich es lange nicht als richtig anerkennen mochte; jedoch eine sorgfältige Durchmusterung einer ganzen Reihe von Präparaten, die nach den verschiedensten Methoden und mit der größten Sorgfalt verfertigt waren, lieferte mir den strikten Beweis, dass bei *Loligo* in der letzten Periode gar kein normales ectodermales Epithel mehr zu finden ist: das ganze Epithel (mit wenigen gleich zu besprechenden Ausnahmen) besteht aus den beschriebenen Schleimzellen. Da aber diese Zellen bei der Fixirung zerstört werden, so erscheinen die Embryonen in den letzten Stadien oder gleich nach dem Ausschlüpfen wie nackt oder geschunden (Fig. 79—82). Den ganzen Rumpf entlang sehen wir die Haut vollständig vom Epithel entblößt; die Musculatur des Mantels ist von einer dünnen Schicht Bindegewebe mit ihren großen und langen Chromatophoren, die ganz außen zu liegen scheinen, bedeckt. Die Schleimzellen des metamorphosirten Epithels sind von den Reagentien zerstört, abgefallen; manchmal bleiben auf einer größeren oder kleineren Strecke — wenn man solchen Ausdruck gebrauchen darf — ihre leeren Häutchen bestehen, d. h. die feinen Membranen, die den Inhalt der Zellen enthielten und feine Wandungen zwischen den Zellen, sowie feine Deckelchen bildeten. Nur die bei *Loligo* ganz oberflächlich in einer Reihe mit dem Epithel liegenden Zellen des Riechorgans bleiben selbstverständlich von dieser Degeneration verschont.

Dass es keine zufällige Erscheinung, nichts Krankhaftes und auch kein sogenanntes Kunstproduct ist, wird vor allen Dingen durch die Allgemeinheit dieser Erscheinung bewiesen: auf allen Präparaten, darunter auf den sonst recht gelungenen, und nach allen Methoden war das Hautepithel zerstört und verschwunden. Dieselben Reagentien, die in den früheren Stadien ein sehr schönes Bild des

Flimmerepithels mit zerstreuten, leeren Schleimzellen liefern, lassen in den späteren Stadien keine einzige Flimmerzelle mehr entdecken. Wenn aber letztere vorhanden sind, so sind sie recht deutlich; so z. B. am Kopf, wo die Zerstörung des Epithels nicht so stark stattfindet, wie am Rumpf, und wo stets normale Flimmerzellen getroffen werden, die sich mit allen Methoden recht gut conserviren. Ferner bleibt am Mantel, während dieser außen ganz vom Epithel entblößt erscheint, die Innenfläche mit ihrem platten Epithel, das nicht schleimig degenerirt, unversehrt und sieht genau so aus, wie in den früheren Stadien.

Diese ausgedehnte Degeneration scheint mir um so merkwürdiger zu sein, als am Ende der Entwicklung, bei dem vollständig reifen Embryo von *Loligo* genau wie bei anderen Mollusken, im Epithel außer den einfachen Zellen und den Schleimzellen Nervenzellen (sogen. Sinneszellen) existiren müssten, deren Degeneration wohl unzulässig ist, von denen aber auf den Präparaten keine Spur sichtbar wird. Allerdings mögen diese bei der Fixirung mechanisch zugleich mit den Schleimzellen, zwischen denen sie liegen, abgerissen werden.

Wie erwähnt, tragen normales Epithel nur die Arme, die am Ende des Embryonallebens schon bedeutend entwickelt sind, aber auch nur an ihrer Innenseite. Und zwar sind es Cylinderzellen, vermischt mit kolbigen Schleimzellen voll körnigen Inhaltes, die sich mit Carmin oder Hämalau stark färben.

Was für eine Bedeutung diese ausgedehnte Degeneration der Epidermis haben mag, darüber wage ich nicht einmal irgend welche Vermuthung auszusprechen. Nach SCHAUINSLAND (Die embryonale Entwicklung der Bothrioccephalen. in: Jena. Zeit. 19. Bd. 1856) bildet das Ectoderm der Embryonen der Bothrioccephaliden eine Art Hülle; seine Zellen degeneriren und verwandeln sich in eine Masse, die beim Ausschlüpfen des Embryos aufschwillt, so dass der Embryo in ihr wie in einer Blase liegt. Diese soll ihn im Wasser schwebend halten. Könnte nicht Ähnliches auch für *Loligo* von Bedeutung sein? Die Eierschläuche von *L.* sind anfänglich schwerer als Wasser, werden aber am Ende der Entwicklung (im Aquarium wenigstens) leichter und schwimmen oben auf.

Wenn auf diese Weise die ganze Epidermis des Embryos degenerirt, so muss sie sich augenscheinlich während der postembryonalen Periode regeneriren, und die Quelle zu dieser Regeneration muss im Embryo vorhanden sein. Die postembryonale Entwicklung habe ich nicht untersucht, und so kann ich über diese Quelle nur einige Vermuthungen äußern. Wir sahen, dass am Boden jeder Schleimzelle

ein Kern mit minimalem Plasma zurückbleibt; bei den Embryonen der letzten Stadien gehen nun auch diese Kerne vollständig verloren oder können wenigstens von denen des darunter liegenden Bindegewebes nicht unterschieden werden. An den Abschnitten aber (z. B. am Kopfe), wo noch die Überreste der Epidermis zurückbleiben, sind auch die unversehrt gebliebenen Kerne der zu Grunde gegangenen Schleimzellen noch sichtbar. Schwerlich ist aber die Annahme zulässig, dass der Überrest dieses Plasmas und die Kerne der schon metamorphosirten Zellen sich zu einer einfachen Epidermiszelle regeneriren könnten. Eher möchte ich die Quelle der Neubildung dort suchen, wo die Ectodermdecke von Anfang an keine Metamorphose erlitten, sondern einen embryonalen Charakter bewahrt hat. Wenn nämlich die Degeneration des Epithels schon weit vorgeschritten ist, gibt es im Epithel Stellen mit kleinen Ectodermzellen, die noch ihren primären Charakter bewahrt haben (Fig. S1 *Ep*). Hier kommen auch Mitosen vor, und es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass sie zur Regeneration des Epithels dienen. Solche Zellgruppen, wie die in Fig. S1, treffen wir an der Mantelfläche wohl nicht mehr, aber z. B. am freien Mantelrande: wo das flache Epithel der Innenfläche in das zu Grunde gegangene Cylinderepithel der Außenseite übergeht, liegt bis zuletzt ein Häufchen solcher kleiner Ectodermzellen (Fig. S2). Ähnliche Gruppen giebt es auch am Kopfe, und sie alle mögen als Herde zur Neubildung der Epidermis, ähnlich den Imaginalscheiben der Insecten oder den Regenerationscentren des Epithels im Darne der Insecten und anderer Thiere, erscheinen. Diese Frage kann aber nur durch Untersuchung der postembryonalen Stadien beantwortet werden.

**Chromatophoren.** Nach JOUBIN (1), der ihre Entwicklung aus dem Ectoderm bei den Embryonen von *Octopus* (und *Argonauta*?) beschrieben hat, soll sich dazu eine besondere Ectodermzelle bedeutend vergrößern und sodann in das unterliegende Mesoderm eindringen; ihr folgen die benachbarten Ectodermzellen, so dass eine röhrenförmige Einstülpung entsteht, auf deren Boden die große Ectodermzelle liegt. Diese löst sich vom Ectoderm ab und liegt nun schon im Mesoderm der Haut; aus ihr entsteht die Chromatophore, aus den Mesodermzellen hingegen der Kranz von Radialfasern.

Die gleiche Entwicklung, nur ohne Bildung der Einstülpung, schreibt JOUBIN auch den Chromatophoren von *Loligo* zu.

Ich selber habe bei *Loligo* gar nichts Ähnliches beobachtet: das

Ectoderm betheiligt sich hier an der Bildung der Chromatophoren gar nicht. Diese werden bereits dann sichtbar, wenn das Ectoderm noch seinen primären Charakter bewahrt hat, und seine Zellen kaum erst enbisch werden (Taf. 9 Fig. 71). Die Schleimzellen fehlen noch, und alle Ectodermzellen sind noch gleich (die Zellen des Hoylesehen Organs, von denen unten die Rede sein wird, ausgenommen). Und doch erscheinen, wenn die großen Zellen, die die Chromatophoren liefern sollen, noch nicht vorhanden sind, die Chromatophoren bereits. Sie bilden sich in jener feinen Mesodermzellenschicht, die das Ectoderm von den tiefer liegenden Muskelzellen trennt, sind folglich metamorphosirte Zellen dieser Schicht. Von Anfang an sind sie relativ enorm groß, aber flach und erscheinen daher auf den Querschnitten stark verlängert, mit langen, fein ausgezogenen Enden (Fig. 71, 72). Der Kern ist von gewöhnlicher Gestalt. Das Pigment besteht aus außerordentlich kleinen, blassgelben Körnchen und wird nur zugleich mit seiner Anhäufung immer dunkler. Bei den lebenden Embryonen sind die Chromatophoren Anfangs blassgelbe Fleckchen, auch bei größerer Pigmentanhäufung bleiben sie gedehnt blassgelb, werden aber contrahirt orangefarben; noch später werden sie bei der Contraction roth. Und nur in den spätesten Stadien der Embryogenese häuft sich das Pigment so sehr an, dass sie bei der Contraction als schwarze Punkte erscheinen, gedehnt aber stets blassgelb oder blassrosa bleiben. Es ist klar, dass alle diese Farbveränderungen von der Menge des Pigmentes abhängen, und es ist recht bemerkenswerth, dass sich dieselbe Reihenfolge in der Färbung — von gelb und orange durch roth und braun bis zu schwarz — auch bei der Entwicklung des Pigments im Auge vorfindet (s. unten pag. 152).

JOUBIN unterscheidet desshalb ganz umsonst zwei Arten Chromatophoren — gelbe und rothe. Höchstens sind das verschiedene Stadien, und dabei geht das rothe bei der Dehnung in das gelbe über, verwandelt sich dagegen bei stärkerer Contraction in einen schwarzen Punkt. Die verschiedenfarbigen Chromatophoren, die BROOKS von *Loligo Pealei* beschreibt, entsprechen höchst wahrscheinlich auch nur verschiedenen Stadien und Contractionszuständen.

Bekanntlich bilden sich bei *Loligo* bis zum Ende der Embryogenese nur relativ wenige Chromatophoren aus, die symmetrisch am Kopfe, den Armen und dem Rumpfe liegen. Über die Reihenfolge ihres Auftretens und ihre Vertheilung auf dem Körper haben KÖLLIKER, BROOKS und JOUBIN geschrieben, der Letztere mit voll-

ständigem Ignoriren der Arbeiten seiner Vorläufer. Ich selber habe diese Frage nicht näher untersucht.

**Das Hoylesche Organ.** HOYLE hat bei den Embryonen von *Sepia* ein Organ im Epithel der Oberseite des Körpers beschrieben. Es eht außests einem dreifachen Streifen metamorphosirten Ectoderms; das eine zieht vom Hinterende des Körpers nach vorn, der Medianlinie entlang, die beiden anderen an der Oberseite der Flossen. Hinten verbinden sich alle drei mit einander. Sie bestehen aus drüsigen Zellen. Dieses dreifache Streifen ist an alten Embryonen schon mit dem bloßen Auge sichtbar, da es durch sein helleres Aussehen von der pigmentirten Haut absticht. Ich habe es bei jungen Sepien noch einige Zeit nach dem Ausschlüpfen gesehen.

Ein eben solches Streifen hat HOYLE bei den Embryonen von *Loligo* gefunden; hier existirt aber nur das Mittelstreifen.

Meine Beobachtungen haben Folgendes ergeben: Bei *Loligo* zeigt sich die Anlage des Hoyleschen Organs schon sehr früh (am Anfange der 2. Periode) als eine kleine Vertiefung oder ein Grübchen ganz hinten (Taf. 6 Fig. 3, Taf. 8 Fig. 39). Seine Zellen werden cylindrisch und unterscheiden sich so von den anderen Ectodermzellen. Allmählich wird dann das Organ zu einem Streifen, das in der Mediane an der Oberseite des Körpers hinzieht (Taf. 9 Fig. 73). Hinten, wo es der sich bildenden Flosse anliegt, ist es bedeutend breiter und verengt sich vorn, wo es ungefähr in der Mitte des Körpers endet. Anfangs liegen die Zellen, wie gesagt, in einem Grübchen, später werden sie aber hoch und ragen dann über die Oberfläche hervor. Die Ectodermzellen, die sich dem Organ unmittelbar anschließen, bleiben auch dann klein, wenn das übrige Ectoderm sich in Cylinderepithel verwandelt. Die äußeren Zellen des Organs sind von diesen kleinen Ectodermzellen bedeckt, so dass das ganze Organ in das Ectoderm wie eingestülpt erscheint, und die langen cylindrischen Zellen nach außen zur ziemlich engen Einstülpöffnung hin mit ihren Enden convergiren (Fig. 74). Im Querschnitte hat das Organ die Form eines abgestumpften Kegels.

Die engen Cylinderzellen sind drüsig. Der Kern liegt an der Basis; die ganze Distalhälfte der Zelle, manchmal sogar die Zelle ihrer ganzen Länge nach, ist voll kleiner, rundlicher, stark glänzender Körnchen oder eher Tröpfchen, und ich glaube auch, dass diese im lebendigen Zustande ein flüssiges Secret im Plasma darstellen. Allerdings findet man in dem Zelltheile, wo sie liegen, kein freies Plasma, sondern die ganze Zelle bildet eine continuir-

liehe, körnige Masse. Mit Hämalaun bleiben die Körnchen farblos oder blassgelb, färben sich dagegen sehr intensiv mit Eosin und Orange G, etwas schwächer mit Carmin.

Die Kerne liegen, wie gesagt, an der Zellbasis; auf den Saggittalschnitten aber sieht man sie öfters auch distal und an der Oberfläche des Organs (Fig. 73). Größtentheils gehören diese Kerne indessen nicht den Zellen des Organs selbst, sondern den kleinen Deckzellen des Ectoderms an, die, wie beschrieben, sich seitlich an dem Organ in die Höhe schieben. In einigen Fällen aber kommen auf den Frontalschnitten Kerne vor, die am Distalende der Zelle liegen und von den ectodermalen Deckzellen entfernt sind; diese können auch folglich den letzteren nicht angehören, sondern müssen wirklich zu den Zellen des Organs selber gehören.

Was für ein Schicksal erleidet nun das Hoylesche Organ bei *Loligo* am Ende der Embryogenese, wenn die allgemeine Degeneration und die schleimige Metamorphose des Ectoderms Überhand gewinnen? Es stirbt ab und wird zugleich mit dem ganzen Ectoderm zerstört. Seine Zellen werden eben so leer wie die zu Grunde gegangenen Schleimzellen; wie von den letzteren bleiben von ihnen nur die feinen Zellwände übrig; am Boden einer solchen zu Grunde gegangenen, leeren Zelle liegt der zusammengeschrumpfte Kern. Vielleicht ist dies ein einfaches Absterben der Zelle — hierauf weist ihr degenerirter, am Boden liegender Kern hin — vielleicht aber auch unterliegen die Zellen am Ende ihrer Entwicklung einer besonderen Metamorphose, die die Ursache davon ist, dass sie bei der Fixirung ihren Inhalt eben so schnell wie die Schleimzellen verlieren. Bei den jungen, soeben ausgeschlüpften *Loligo*, die nach der Fixirung ganz von Epithel entblüßt erscheinen, fehlt auch das Hoylesche Organ, seine abgestorbenen Zellen fallen mit dem übrigen Ectoderm ab. Folglich ist das Organ bei *Loligo* ein echtes Embryonalorgan, dessen Thätigkeit mit der Embryogenese zugleich endet.

Bei *Sepia* bleibt, wie oben erwähnt, das Organ auch nach dem Ausschlüpfen des Embryos bestehen. Histologisch sind seine Zellen denen von *Loligo* gleich.

Über die physiologische oder morphologische Bedeutung dieses drüsigen Organs habe ich mir leider keine Vorstellung bilden können. HOYLE verweist auf eine Drüse von *Sepiella* als auf ein mögliches Homologon.

**Trichterorgan.** Die Schleimdrüse des Trichters bildet sich durch eine Verdickung des Ectoderms im Trichter und durch die Differenzirung ihrer Zellen zu Schleimzellen und Stützzellen. In der Arbeit JATTA's, die speciell von diesem Organ handelt, ist auch seine Entwicklung bei *Sepia* beschrieben, und ich habe dieser Beschreibung nichts hinzuzufügen, sondern möchte nur bemerken, dass mir die Bildung der einfachen epithelialen Stützzellen (*cellule di sostegno*) durch Zusammenwachsen mehrerer Ectodermzellen etwas zweifelhaft zu sein scheint. Dies aber nach meinen Präparaten festzustellen, ist mir nicht gelungen.

#### IV.

##### Vierte Periode.

Zur 4. Periode rechne ich die Embryonen von da an, wo ihr Körper den äußeren Dottersack an Größe zu übersteigen beginnt, bis zum Ausschlüpfen. In dieser Zeit kann man die Anlage sämtlicher Organe, wenn auch nur in großen Zügen, schon für vollendet halten. Denn von nun ab wachsen die Organe nur noch und differenzieren sich in histologischer Beziehung. Sehr charakteristisch für diese Periode ist der allmähliche Übergang des Dotters aus dem äußeren Dottersacke in das Innere des Dotterorgans; dabei wird die Pericardialhöhle, die vorher bis zu ihrer maximalen Entwicklung gelangt war und so viel Platz einnahm, bedeutend durch den Dotter zusammengedrängt, so dass sie sich bis zu annähernd den Dimensionen, die sie in ihrem definitiven Zustande hat, verringert.

Die Chromatophoren entwickeln sich bedeutend und bilden wenige, aber sehr große Flecken, die bald in bunten Farben aufleuchten und sich auf der Oberfläche weit ausbreiten, bald erlöschen und sich zu einem schwarzen Pünktchen zusammenziehen. Sie rufen an der Oberfläche des Körpers das bunteste und unaufhörliche Farbenspiel hervor und liefern uns wohl überhaupt eines der herrlichsten Schauspiele, die man mit der Lupe betrachten kann. Pigment häuft sich auch im Tintenbeutel an; die aus dem Eie herausgenommenen Embryonen schwimmen recht gewandt, führen ihr Chromatophorenspiel vor und spritzen schon durch den Trichter ihre Tinte aus, so dass im Wasser eine kleine schwarze Wolke entsteht.

**Niere, Pericardialhöhle und Genitalanlage.** Bis jetzt waren die beiden Nieren gesonderte, von einander ganz unabhängige Organe; selbst da, wo sie, z. B. am Hinterende des Körpers, unmittel-

bar einander anlagen, waren sie durch eine dünne Membran getrennt (vgl. BOBRETZKY's Fig. 65, 66). Eine solche Membran trennt auch die Vorderenden der beiden Nieren, wenn sie einander über der Hohlvene anliegen (Taf. 10 Fig. 95). Zum Ende der Embryogenese schwinden aber die Wände, und die beiden Nierenhöhlen communiciren in ihrem ganzen Verlaufe. Die Niere erhält dann denselben Charakter, den sie nach VIGELIUS beim erwachsenen *Loligo* hat: sie ist ein unpaarer Sack an der Unterseite des Körpers, in den Darm und Hohlvenenschenkel hineinragen.

Die äußeren Mündungen zu finden gelang mir, eben so wie BOBRETZKY, bis zum Ende der Entwicklung nicht. Äußere Nierenpapillen, wo die Harnleiter münden, wie sie den erwachsenen Thieren eigen sind, zeigt *Loligo* selbst beim Ausschlüpfen nicht. Dies ist aber noch kein Beweis des Mangels der äußeren Nierenöffnungen: sind diese schmale Schlitzte, so können sie, besonders bei Contraction nach der Fixirung, sich so dicht verschließen, dass sie sich auf den Querschnitten der Beobachtung entziehen. Obwohl ich keine Spuren davon gesehen habe, glaube ich dennoch, dass sie existiren, dass also die Nieren beim Ausschlüpfen schon direct mit der Außenwelt communiciren. Die bedeutende Collabirung der Pericardialhöhle im Laufe dieser Periode ist ja nur bei Wegschaffung der Flüssigkeit, von der sie Anfangs erfüllt war, möglich — und am natürlichsten ist doch wohl die Voraussetzung, dass diese durch die Niere nach außen entleert wird. Nach VIGELIUS sind die Nierenöffnungen selbst beim erwachsenen *Loligo* manchmal einfache Spalten, wie bei *Nautilus* und den Ögopsiden — um so leichter kann ihre Existenz bei den ausschlüpfenden Embryonen zugelassen werden.

Nun tritt eine energische histologische Differenzirung der Nierenwände und die Ausbildung der physiologisch wichtigsten Nierentheile, nämlich der schwammigen Venenanhänge, ein. Schon früher zeichnete sich die den Hohlvenenschenkeln anliegende Wand durch ihr hohes Cylinderepithel aus. Nun wird dieser Unterschied noch bedeutender. Die der Körperwand anliegende Wand oder der unbedeutende Theil derselben, der unmittelbar von hinten an die Pericardialhöhle grenzt, hat nur ein sehr dünnes und flaches Epithel. Da aber, wo die Wand den Venen anliegt, besteht sie aus hohen drüsigen Zellen; das Epithel bleibt zwar immer einschichtig, bildet aber an einigen Stellen Falten, die in die Venenhöhle hineinragen.

Der obere unpaare Nierenabschnitt von *Loligo*, der nach

VIGELIUS vor ihrem unteren Abschnitt, über der Hohlvene und unter den Gallengängen liegt und die Hohlvene umschließt, entsteht nach meinen Präparaten aus den verwachsenen Vorderenden der beiden Nieren. Taf. 8 Fig. 50, die Abbildung eines früheren Stadiums, zeigt die Vorderenden der Nieren, die den Hohlvenenknicen anliegen, noch weit von einander entfernt und durch Darm und Mesoderm getrennt. Später wachsen diese Enden nach vorn aus und nähern sich einander in der Mediane. In Taf. 10 Fig. 95 ist schon die unpaare Hohlvene, durch Zusammenfließen ihrer beiden Schenkel entstanden, zu sehen; über ihr liegen die Vorderenden der beiden Nieren, und noch höher die verengten Hinterenden der röhrenförmigen Leberanlagen, mit dem ziemlich großen Visceralganglion dazwischen. Die Wand der Nieren besteht, wo sie der Hohlvene anliegt, aus großen Epithelzellen; eben so da, wo sie unter der Leberanlage hinzieht, obwohl sie von dem Lebersacke durch Mesoderm getrennt ist. (Dieser hintere Abschnitt eines jeden Lebersackes wird zum Gallengang.)

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass nach dem Schwunde der dünnen Wand, die die Vorderenden der beiden Nieren trennt, ihre Höhlen zusammenfließen und den unpaaren Vorderabschnitt bilden, der über der Hohlvene und unter den Gallengängen liegt.

Diese Lebergänge entstehen aus den dem Magen anliegenden Hinterenden der röhrenartigen Leberanlagen; die Leber ist schon in der letzten Periode stark entwickelt und vergrößert sich durch Falten an der Oberfläche. Die Lebergänge sind nicht schmaler, vielleicht sogar weiter als die Säcke. Sie sind mit Epithel ausgekleidet, das mehrere Falten bildet. Fast in ihrer ganzen Länge werden sie von einem venösen Sinus umspült, der mit dem entsprechenden Hohlvenenschenkel communicirt. Diesem Sinus liegt von außen die Nierenwand an, deren Zellen auch hier drüsig werden.

Die Pericardialhöhle verkleinert sich zu Ende der Embryogenese ganz bedeutend. Dies ist das Resultat des Anwachsens des Magenblindsackes, der jetzt stark in das Hinterende des Embryos vorragt, und zugleich der Vergrößerung der hinteren Dotterlappen, die vom Übergange des Dotters aus dem Dottersacke in den Embryo abhängt.

Wenn der äußere Dotter schon beinahe verschwunden und der Embryo zum Ausschlüpfen bereit ist, wird die früher so voluminöse Pericardialhöhle auf kaum bemerkbare Spalten zwischen den Organen

reducirt (Taf. 10 Fig. 91 *Per*). Die Genitalanlage, die bis zuletzt ihren embryonalen Charakter behält, liegt wie früher dem hinteren Abschnitt des inneren Dotters an (Fig. 91 *Gen*); da aber nun letzterer nach hinten bis zur Körperwand vorragt, so ist auch die Genitalanlage in dem engen Raume zwischen Dotter und Körperwand eingepresst; sie wird dabei zu einem schmalen, langen Zellstreifen.

Einige, höchstens 24 Stunden nach dem Ausschlüpfen des Embryos vermindert sich schon die Dottermenge in den hinteren Dotterlappen, und zugleich vergrößert sich wiederum die Pericardialhöhle etwas. Ohne solche Dimensionen anzunehmen wie früher, liegt sie dennoch als merkliche Höhle hinter der Niere und umschließt das Herz, die Kiemenherzen und den Magenblindsack, der im Vergleiche zu seinem Zustande vor dem Ausschlüpfen stark erweitert ist. Die Genitalanlage liegt nun als ein noch schmalerer Streifen zwischen dem hinteren Dotterabschnitt und dem Magenblindsack.

Das Paar kleiner Öffnungen, die bei den erwachsenen Thieren zur Communication zwischen Niere und Pericardialhöhle dienen, habe ich auf meinen Präparaten nicht gefunden, obwohl sie unzweifelhaft als Reste einer weiten Communication beider Höhlen im Embryo existiren müssen.

**Knorpel und weißer Körper.** In meiner Arbeit über den weißen Körper habe ich gezeigt, dass der Knorpel, der das Kopfskelet der Cephalopoden bildet, in der Mesodermhülle des Nervensystems entsteht, und dass er sich zuerst um die Statoeyste (Otoeyste) herum und an der Hinterseite des Kopf- und des Augenganglions differenzirt. Die ectodermalen Gebilde aber, die BOBRETZKY als Knorpelanlagen beschreibt, und die aus dem verdickten Ectoderm der primären Augensiele und aus der subocularen Einstülpung, die mit dem an der Bildung des Nervensystems unbetheiligten Unterende der Anlage des Kopfganglions verlöthet ist, bestehen, sind in Wirklichkeit die Anlage der Lymphdrüsen der Cephalopoden, des sogenannten weißen Körpers.

Bald nach dem Erscheinen meiner Arbeit und ohne Kenntnis derselben veröffentlichte KLAATSCH eine kleine Abhandlung, worin er nach einigen Präparaten von »3 Millimeter langen« Embryonen von *Loligo* die Angaben von BOBRETZKY bestätigt und die obigen ectodermalen Anlagen für die des Knorpels hält. Dies veranlasste mich zu erneuter Beschäftigung mit dieser Frage, und ich habe mich von der Richtigkeit meiner Erklärung überzeugt. Die Arbeit von

KLAATSCH enthält keine neuen Angaben, deshalb habe ich meiner früheren Kritik BOBRETZKY's und meinen früheren Beobachtungen nichts hinzuzufügen. An *Loligo*-Embryonen die Frage nach dem Ursprung des Knorpels zu entscheiden, ist nicht möglich, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil der Embryo von *Loligo* das Ei verlässt, ohne irgend welche Spuren des Knorpels zu besitzen. Die Statocysten- und die Ganglienhüllen sind noch undifferenziertes Mesoderm. In den späteren Stadien von *Sepia* hingegen ist die Bildung des Knorpels um Statocyste und Augenganglien ausgezeichnet zu beobachten. Histologisch unterscheidet sich dieses Gewebe sehr scharf von den Ectodermverdickungen und anderen Theilen der Anlage des weißen Körpers, ist dagegen völlig ähnlich den sich während dieser Zeit bildenden Mantelknorpeln. Gerade diese Ähnlichkeit aber macht die Bedeutung des um das Nervensystem sich bildenden Gewebes als Knorpel unzweifelhaft.

KLAATSCH interessirt die Frage, ob der ectodermale Ursprung des Knorpels möglich sei; eben die Mantelknorpel sind ein gutes Object zur Beantwortung dieser Frage. Der Knorpel ist hier ziemlich bedeutend, und seine Structur ist sehr deutlich: die gut begrenzten, ovalen oder runden Zellen liegen in einer amorphen Zwischensubstanz. Nach innen ist der Knorpel durch eine scharfe Linie von der Musculatur abgegrenzt; nach außen hin geht er allmählich in eine Schicht undifferenzirter kleiner Zellen über, augenscheinlich einen Theil der primären Zellmasse, aus der sich der Knorpel hervorildet. Ganz außen endlich verläuft hier eine Schicht kleiner und flacher Ectodermzellen der Mantelhöhle. Die Zellen dieses Epithels sind denen der Schicht zwischen Ectoderm und Knorpel so ähnlich, dass der Verdacht leicht rege werden kann, hier sei der Knorpel durch Auswachsen der Epidermis entstanden. Ich habe diese Frage nicht näher untersucht, denn es lagen mir nur Präparate sehr später Stadien mit schon fertigem Mantelknorpel vor; jedoch scheint mir ein verschiedener Modus für die Bildung des Mantelknorpels und der Knorpelhülle der Nervenganglien, die unzweifelhaft aus der primären Mesodermhülle entsteht, kaum möglich. Deshalb werden auch die Mantelknorpel, obwohl sie dicht unter der Epidermis liegen, wahrscheinlich durch locale Differenzierung der subepithelialen (mesodermalen) Bindegewebsseicht — derselben Schicht, in der die Chromatophoren entstehen — gebildet.

Viel größere Schwierigkeiten, als die Knorpelentwicklung, bietet die Entscheidung der Frage nach der eigentlichen Bedeutung der

Ectodermanlagen dar, die ich in meiner Arbeit als die Anlagen des weißen Körpers erkannt hatte. Ihrer Lage nach entsprechen sie im Embryo unzweifelhaft dem weißen Körper: ein einfacher Schnitt mit einem Messer durch einen in Alcohol gehärteten Kopf von *Sepia* genügt, um sich davon zu überzeugen, dass der weiße Körper um das Auge und sein Ganglion dieselbe Lage einnimmt, die auf Präparaten von *Sepia*- und *Loligo*-Embryonen die oben beschriebenen Ectodermanlagen einnehmen. Ob diese aber auch wirklich sich unmittelbar in den weißen Körper verwandeln, das ist noch eine große Frage. In meiner Arbeit habe ich die Vermuthung ausgesprochen, die genannten Ectodermanlagen würden in der postembryonalen Periode wahrscheinlich von den Zellen mesodermalen Ursprungs, die ihre Stelle einnehmen und als eigentliche Quelle der Lymphknoten dienen, verdrängt. Jetzt ist mir diese Vermuthung noch wahrscheinlicher, und zwar aus zwei Gründen. Erstens sehen sämtliche oben beschriebene Ectodermgebilde am Ende ihrer Entwicklung unzweifelhaft degenerirt aus: obgleich stellenweise noch Mitosen vorkommen, so scheinen die Kerne doch die normale Structur zu verlieren und werden von Carmin stark tingirt; so auch in Fig. 24—28 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers, wo diese Anlagen in den mittleren und späteren Stadien viel dunkler sind als die des Nervensystems und der anderen Gewebe. Nicht selten ist die Färbung dabei nur auf die eine Kernhälfte concentrirt. Zweitens fand ich bei *Sepia*-Embryonen zwischen dem Auge und dem optischen Ganglion Mesodermanlagen, die unzweifelhaft einen Bestandtheil des weißen Körpers bilden. Oben nun habe ich pag. 134 die Mesodermzellengruppe im hinteren Winkel des Augensieles neben dem Visceralganglion beschrieben, aus der die so charakteristischen großen Zellen des Augensinus hervorgehen; auch habe ich schon angegeben, dass ganz ähnliche Haufen von Mesodermzellen zwischen der Hinterwand des Auges und dem optischen Ganglion entstehen: eine größere Anhäufung liegt über dem Austritte der Nervenfasern des optischen Nerven, eine kleinere unter dem Nerv (Taf. 10 Fig. 93 *mes*; Fig. 87 *c.b*). Die Mesodermzellengruppe, die die Zellen des Augensinus liefert, wird allmählich hierzu verbraucht und schwindet zu Ende der Embryogenese ganz; die ähnlichen Gruppen zwischen Auge und Ganglion dagegen betheiligen sich an der Bildung der Zellen des Augensinus nicht, sondern bleiben im Embryo unverändert bestehen. Sie wachsen nur etwas an, ihre Zellen werden kleiner und erinnern an den charakteristischen Bau des weißen Körpers. Nur die zum

Augapfel hinziehenden Muskeln trennen die Mesodermmzellen von den Ectodermanlagen des weißen Körpers ab. Die Lage dieser Mesodermanlagen zwischen Augapfel und optischem Ganglion weist auf ihren Antheil an der Bildung des weißen Körpers hin. Sehr nahe lag daher die Vermuthung, dass die Zellen der wachsenden Mesodermanlage die Überreste der Ectodermanlagen verdrängen und so als Quellen der Bildung des weißen Körpers erscheinen. Diese Frage kann aber nur durch Untersuchung der postembryonalen Histogenese entschieden werden, und so muss ich sie leider in der Schwebe lassen.

Bei den Embryonen von *Loligo* existirt diese Mesodermanlage ebenfalls, aber nicht so scharf ausgeprägt und in kleinerem Maßstabe als bei *Sepia*. Der Haufen großer Mesodermmzellen von demselben Typus liegt hier nämlich im Augensinus, auch zwischen Auge und optischem Ganglion, aber vor diesem und ohne seinen Wandungen anzuliegen und in den engen Raum zwischen beiden einzudringen, wie bei *Sepia*; es ist ein schmaler Zellstreifen, der nur unten in eine größere Masse übergeht.

**Die Zellen des Augensinus; die Kiemenherzen und Pericardialdrüsen.** Der Augensinus wird zu Ende der Embryogenese bedeutend kleiner, umgibt aber immer, wenn auch stark verengt, den Augapfel und das optische Ganglion. Seine beiderlei Zellen (s. oben pag. 132 ff.) verschwinden allmählich; die mit einander durch feine Fortsätze zu langen Fäden vereinigten kleinen Zellen durchziehen wie früher stellenweise das Lumen von einer Wand zur andern, und nur selten trifft man noch an den Wänden die großen plasmatischen Zellen, die so blass sind, dass man ihre Contouren vom Blute kaum unterscheiden kann. Augenscheinlich haben diese Zellen ihre Rolle schon im Embryo beendet.

Dafür treten aber am Ende der Embryogenese schon die definitiven Blutzellen auf. Es giebt deren genug, sowohl im Augensinus als auch in der Hohlvene und den anderen Blutgefäßen.

In der Beschreibung der 3. Periode habe ich oben pag. 131 großer vacuolisirter Zellen gedacht, die die Wände der Kiemenherzen auskleiden. Später wächst ihre Anzahl allmählich, sie lagern sich in mehrere Schichten dicht an einander, verändern sich aber sonst nicht (Taf. 9 Fig. 77, Taf. 10 Fig. 96). Die bedeutende Entwicklung dieser Zellen führt zur Verdickung der Wände der Kiemenherzen: während die Wand der mit dem Kiemenherzen communicirenden Hohlvene nur aus einer feinen Schicht flacher Zellen besteht, bleibt im Kiemenherzen selber nur eine relativ sehr enge Höhle übrig. So

nähert sich schon das Kiemenherz seiner definitiven Structur; denn auch bei den erwachsenen Thieren ist es durch seine kleine Höhle und dicken Wandungen ausgezeichnet, wobei letztere — wenigstens in den äußeren Schichten — aus einer compacten Masse großer Zellen mit einzelnen Bündeln Muskelfasern dazwischen bestehen. In den inneren Schichten scheinen diese Zellen zu degeneriren.

KOWALEWSKY hat gezeigt, dass die Wand des Kiemenherzens bei den erwachsenen Cephalopoden excretorisch thätig ist; die großen Zellen, deren Entwicklung ich beschrieben habe, sind ihrer Reaction nach sauer: sie scheiden das in das Blut injicirte Ammoniakcarmin aus und färben sich bei Einführung von Lackmustinctur roth.

Im beinahe reifen Embryo verschwinden also aus dem Blute fast alle großen vacuolisirten Zellen der Augensinuse; die ihnen ähnlichen Zellen der Kiemenherzen dagegen vermehren sich und führen zur Bildung der verdickten Kiemenherzwand. Die Theilnahme beider Arten an der Bildung der Blutkörperchen, wie das BOBRETZKY von den Kiemenherzzellen angiebt, scheint mir zweifelhaft, ich habe mich wenigstens davon nicht überzeugt. Daher bleibt die Entstehung der definitiven Blutzellen von *Loligo* für mich noch immer unerforscht. Zwar sind die Blutgefäße in einigen Abschnitten reich an allerlei Zellen, aber ihren Zusammenhang mit den echten Blutzellen kann ich nicht finden und weiß daher nicht, wo und wie sich letztere bilden. Das Wahrscheinlichste ist jedoch, dass sie aus den mit langen Auswüchsen versehenen Mesenchymzellen des Augensinus und Hintersinus entstehen.

Die Anlage der Pericardialdrüse, die dem Kiemenherzen ansetzt, bewahrt bis zu Ende ihren embryonalen Charakter — d. h. sie bleibt ein compactes Zellhäufchen, das außen von flachem Peritonealepithel bekleidet ist (Taf. 9 Fig. 77). Anfangs ist die Grenze zwischen ihr und dem Kiemenherzen sehr gut zu sehen; die Wandungen des letzteren sind vollständig gesondert und werden von der compacten Drüsenanlage eingestülpt. Später verwischt sich aber manchmal diese Grenze vollständig, und die Drüse erscheint als eine locale Verdickung des Kiemenherzens, obwohl sie sich auch histologisch davon unterscheidet. Die vom Peritonealepithel bekleidete Anlage der Drüse ist eigentlich nur die Anlage der Wand oder des Stromas der definitiven Drüse; der epitheliale Drüsentheil hingegen entsteht durch mehrfach verzweigte Einstülpung des Peritonealepithels erst im jungen Thiere.

**Das Dotterorgan.** Im Laufe der 4. Periode wandert der ganze

unverbrauchte, noch sehr bedeutende Theil des Nährdotters aus dem äußeren Dottersacke in den Embryo, wo er zwischen den Organen liegt und diese stark seitlich und nach unten verdrängt, während er die Pericardialhöhle fast ganz zusammendrückt. Der Dotter ist aber wie früher in seine Entodermhöhle, die wieder interessante Veränderungen zeigt, eingeschlossen.

Oben pag. 144 habe ich aus einander gesetzt, wie die Kerne der Dotterhülle gleich nach deren Bildung aus den primären Entodermzellen die so charakteristische Form der langen, oft sehr unregelmäßigen, an Chromatin armen Bläschen mit deutlicher Membran annehmen: beinahe Alles, was von der färbbaren Kernsubstanz vorhanden ist, wird in 1 oder 2 größeren Nucleolen concentrirt. Die Kerne vermehren sich stark durch directe Theilung, viele aber degeneriren und zerfallen. Die Degeneration nimmt hier mehrere sehr charakteristische Formen an, zugleich aber macht die Vermehrung so große Fortschritte, dass die Dotterhülle im reifen Embryo viel reicher an Kernen ist als zu Anfang.

Am Ende der 4. Periode bedeckt die Dotterhülle den Dotter mit einer bedeutend dickeren Plasmanschicht als früher; es ist aber schwer zu entscheiden, ob die ganze Schicht aus Plasma oder auch aus metamorphosirtem Dotter besteht. Die Kerne liegen noch in der Plasmanschicht, unterscheiden sich aber bedeutend von denen früherer Stadien (Taf. 9 Fig. 69, 70). An Stelle der langen, blassen und anscheinend leeren Kerne liegen nun ziemlich große, rundliche, ganz normale Kerne: jeder hat 1 oder 2 Nucleolen und ein typisches Gerüst, so dass er sich ziemlich intensiv tingirt. Nichts weist mehr auf die Degeneration hin. Die Kerne theilen sich noch immer direct, wie die nicht seltenen bisquitförmigen mit 2 Nucleolen beweisen. Die Bilder der Kerndegeneration, die früher so gewöhnlich und so mannigfaltig waren, fehlen dagegen ganz. In der 3. Periode war die Degeneration besonders intensiv im hinteren Abschnitt des Dotters, wo die Plasmanschicht bedeutend verdickt und voll großer blasiger, platzender und zerfallender Kerne war. Jetzt hat dies aufgehört, und die hinteren Lappen des inneren Dotters sind wie der übrige Dotter von einer einfachen Plasmanschicht ausgekleidet, die keine locale Verdickung mehr bildet und nur wenige normale Kerne enthält.

Wir sehen also, dass die Kerne der Dotterhülle von Anfang an einen besonderen Charakter hatten, der auf ihre Degeneration hinwies, arm an Chromatin waren, sich energisch direct theilten und massenhaft zu Grunde gingen. Am Ende der Embryogenese hingegen

werden die letzten Generationen dieser Kerne wieder völlig normal. Es findet eine Art Restauration des normalen Kernhabitus statt, und alle Übergänge vom blasenförmigen, chromatinarmen Kern bis zu solchen mit typischem Chromatinnetz sind vorhanden. Dabei sistirt der Kernzerfall vollständig, obwohl die Kerne sich weiter direct theilen. Es ist dies um so merkwürdiger, da alle diese Kerne doch sammt der ganzen Dotterhülle dem Untergange geweiht sind, denn auch der Rest des Dotters im Embryo wird postembryonal verbraucht, während die Zellen seiner Hülle sich an der Bildung der alsdann schon fertigen Gewebe des Embryos nicht betheiligen.

Leider habe ich aus Mangel an Larven von *Loligo* die definitive Assimilation des Dotters, mit dem der Embryo das Ei verlässt, nicht untersuchen können.

Die Ursache dieser merkwürdigen Rückkehr der Kerne zum normalen Typus bleibt mir gänzlich unbekannt. Ich verweise nur auf einen Umstand, der hier vielleicht einige Bedeutung hat: auf die Verdickung der Plasmasehicht der Dotterhülle. Anfangs war die Hülle nur ein ganz feiner kaum merklicher Überzug über den Dotter, und ihre Kerne mussten daher platt und stark in die Länge gezogen sein. Am Schlusse der Embryogenese verdickt sich die Plasmasehicht bedeutend, und ihre Kerne können nun rund werden. Wirkt wohl die Form des Kernes auf die Ausbildung seines Chromatingerüstes ein? Darüber fehlen mir sichere Angaben — möglicherweise verfügt aber die Histologie über Gesichtspunkte in dieser Frage.

Jedenfalls ist die Reihe der Formveränderungen dieser Kerne nicht ohne Interesse für die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Kernformen und der directen Theilung. Bekanntlich gilt letztere bei den Metazoen vielen Autoren (besonders ZIEGLER und vom RATH) für ein Zeichen der Degeneration; die Zellen, deren Kerne sich amitotisch theilen, sind dem baldigen Untergange geweiht. Obgleich sich solche Theilung mehrere Male nach einander wiederholen kann, so können derartige Kerne doch keine jungen Elemente mehr liefern. Die directe Kerntheilung wird oft von keiner Zelltheilung gefolgt und kommt hauptsächlich da vor, wo die Kerne an besonders energischer Exeretion oder Assimilation Theil nehmen (ZIEGLER I pag. 376). Mit diesen Ansichten stimmen meine Beobachtungen an der Dotterhülle der Cephalopoden gut überein.

Die Dotterhülle ist ein Plasmodium, worin die Kerntheilung von der Zelltheilung nicht begleitet wird. Sie assimilirt recht energisch,

verarbeitet den Dotter und hilft dem Embryo ihn zu assimiliren. Ihre Kerne vermehren sich direct, betheiligen sich an der Ausbildung der Gewebe nicht und zerfallen endlich. Nur in einer Beziehung weichen sie merkwürdig von den Folgerungen ZIEGLER's ab. ZIEGLER betont nämlich sowohl in seiner Arbeit (2) über die Blutbildung bei Knochenfischen, als auch in der (1) über Amitose mit besonderem Nachdruck, dass die Kerne sich im Periblast der Fischembryonen durch Größe, unregelmäßige Form und anomale Armuth an Chromatin auszeichnen und sich direct theilen. All dies sieht er für Zeichen der Kerndegeneration an, und nach ihm zerfallen die Periblastkerne, wenn sie ihre trophische Function beendet haben, ohne bei der Ausbildung der Gewebe thätig zu sein. Bei *Loligo* haben die Kerne der Dotterhülle ebenfalls eine trophische Bedeutung, betheiligen sich auch nicht an der Ausbildung der Gewebe; ferner zeigen sie in gewissen Stadien dieselben morphologischen Besonderheiten wie die Periblastkerne, degeneriren auch einer nach dem andern. Die letzten Generationen dieser Kerne aber kehren zur normalen Kernstructure zurück und bereichern sich wieder mit Chromatin; sie theilen sich zwar direct weiter, sind auch zum Zerfalle verurtheilt, nichts in ihrem Habitus deutet aber auf ihre Degeneration hin, und im Laufe dieser Periode hat die Degeneration sicher nicht mehr Statt.

Wir sehen also, dass Kerne von anomaler Structure, die sich direct theilen, wobei sie meist zu Grunde gehen, dennoch wieder normale Kerne produciren. Mithin ist die beschriebene Kernstructure kein unanfechtbares Merkmal der Kerndegeneration. Vielleicht ist sie ein temporärer krankhafter Zustand, der von gewissen Bedingungen hervorgerufen wird und bei Veränderung oder Abschwächung derselben verschwinden kann.

Zugleich kann auch eine andere Frage gestellt werden: wenn die Nachkommenschaft solcher Kerne wiederum normal sein kann, erhält sie nicht vielleicht auch zugleich die Fähigkeit zur mitotischen Theilung? Bei *Loligo* finden wir das nicht, sondern auch die normalen Kerne der Dotterhülle in der 4. Periode theilen sich direct weiter. A priori ist das aber wohl nicht unmöglich, und die Ansicht, dass die directe Theilung auf Degeneration hindeute, und dass die sich direct theilenden Kerne nicht mehr zur Mitose zurückkehren können, scheint mir noch immer strittig zu sein.

Bei Protozoen, nämlich bei den Heliozoen, kann der Kern bei der Knospung, wie SCHAUDINN (Über das Centrakorn der Heliozoen, ein Beitrag zur

Centrosomenfrage. in: Verh. D. Z. Ges. 6. Vers. 1896) gezeigt hat, nach einigen directen Theilungen zur Mitose zurückkehren; es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass auch in den Knospen die Kerne, die direct ohne Theilnahme des Centrosoms entstanden waren (das Centrosom wird bei ihnen neugebildet), mit der Neubildung des Centrosoms die Fähigkeit zur Mitose erlangen.

HOFFMANN (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. in: Morph. Jahrb. 24. Bd. 1896) beschreibt und zeichnet in Fig. 8 mehrere Mitosen der Dotterkerne (Meroocyten) von *Acanthias*, die im hinteren Theile des Embryos im Dotter zerstreut sind. Wenn sich diese Angabe bestätigen sollte, so würde sie von hohem Interesse sein; sie widerspricht aber in einem solchen Grade allen Beobachtungen an den Dotterzellen anderer Thiere, dass ich sie nicht als Beweis dafür anzusehen wage, dass auch bei den Metazoen Kerne, die amitotisch entstanden sind, sich mitotisch theilen können.

Es ist leicht möglich, dass HOFFMANN mit abnormen Erscheinungen zu thun hatte, ähnlich denen, die SAMASSA von der Keimscheibe von *Salmo irideus* beschrieben hat. Hier zerfällt die Scheibe in krankhaften Fällen nicht in Zellen, sondern wird zu einem Syncytium mit mehreren Strahlungen, die Verfasser der Anwesenheit frei im Plasma liegender, von den Kernen unabhängiger Centrosomen zuschreibt (SAMASSA, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation. 3. Teleostier. in: Arch. Entwicklungsmech. 3. Bd. 1896).

Wie schon oben p. 149 gesagt, beobachtete ich bei *Phalangium* in frühen Stadien Kerne, die den sich fragmentirenden Kernen des Periblasts der Knochenfische und denen des Dotters von *Loligo* ganz entsprechen. Ich glaubte aber damals, gegen ZIEGLER, einem solchen Zustande der Kerne brauche nicht nothwendig ihre Degeneration zu folgen, und gelangte auch zur Überzeugung, dass die Derivate dieser Kerne später das Mitteldarmepithel lieferten. Auch jetzt noch scheint mir eine solche Deutung zulässig zu sein. Zwar zerfallen die großen und so sehr den Entodermkernen von *Phalangium* ähnlichen Kerne im inneren Dotter von *Loligo* in der 3. Periode rasch; ihre letzten Generationen jedoch unterscheiden sich beinahe gar nicht von normalen Kernen. Bei *Phalangium* sind aber die chromatinarmen Kerne auch nur eine Zeit lang blasenförmig; später haben die Entodermzellen wieder viel kleinere normale Kerne. Ferner gehen auch bei *P.* ohne Zweifel viele Kerne zu Grunde, die Derivate der primären Entodermzellen aber müssen, wie ich damals angenommen hatte, das Darmepithel liefern. Auch jetzt scheint mir diese Deutung richtig zu sein, und ich glaube, die Bildung des Entoderms bei *P.* verläuft nach dem von mir unten pag. 184 ff. gegebenen Schema, d. h. ein Theil des Entoderms degenerirt, der andere liefert die entodermalen Organe des Embryos. Am nächsten mag dieser Vorgang bei *P.* dem bei *Symphodium* stehen.

Der äußere Dottersack ist beim reifen Embryo nur ein birnförmiges Säckchen vorn am Kopfe zwischen den Armen (Taf. 10 Fig. 92). Er enthält noch eine von der Dotterhülle bedeckte unbedeutende Menge Dotter. Die Ectodermhülle des Dottersackes bestand zuerst (s. oben pag. 142) aus sehr niedrigen und breiten Zellen; zugleich mit der Verkleinerung des Sackes werden diese Zellen, indem sie sich gegenseitig comprimiren, immer höher. Ihre Kerne werden ebenfalls länger und haben gleich denen der inneren Dotterhülle mehr Chromatin als früher.

Die Mesodermzellen, die sich früher im Blutsinus zwischen den beiden Hüllen des Dottersackes befanden, existiren noch jetzt, bilden aber, da sie nicht mehr über eine relativ große Strecke zerstreut sind, ein ziemlich compactes Häufchen.

## V.

### Über die Entwicklung der Augen.

Bis jetzt habe ich gar nichts von der Entstehung der Sinnesorgane, nämlich des Geruchsorgans, der Statocysten und der Augen erwähnt; sie ist morphologisch so genau von meinen Vorgängern untersucht worden, dass ich beinahe gar nichts dazu beitragen kann. Die Entwicklung der Augen haben bei verschiedenen Cephalopoden GRENACHER (1), LANKESTER und BOBRETZKY, besonders genau aber Letzterer, untersucht, und ich kann im Großen und Ganzen die Beobachtungen dieser Autoren nur bestätigen. Es schien mir aber dennoch nicht überflüssig zu sein, da die bisherigen Abbildungen ein ziemlich schematisches Gepräge tragen, einige Figuren von der Entwicklung der Augen zu geben, die meine besten Präparate genau wiedergeben, und meine Beobachtungen kurz zu beschreiben.

Die Anlagen der Augen erscheinen sehr früh und fallen mit dem Auftreten der Kopfganglien zusammen oder gehen ihm selbst etwas voran. Sobald sich nämlich an der Eioberfläche die ersten Zeichen verschiedener Organanlagen zeigen, werden auch die Augenanlagen als ziemlich scharfe, große, ovale Flecken rechts und links von dem kaum angedeuteten Stomodäum sichtbar.

Diese ovalen Flecken werden durch locale Differenzirung des Ectoderms hervorgerufen. Die übrigen Ectodermzellen haben nämlich noch ihren embryonalen Charakter bewahrt, an den Augenanlagen hingegen werden sie zu einem hohen Cylinderepithel. Obgleich die Kerne in der ganzen Dicke der Anlage zerstreut und in mehreren Schichten gelagert sind, handelt es sich jedoch unzweifelhaft nur um eine Zellschicht.

Später nun verwandelt sich dieses Cylinderepithel in die Retina, und so beginnt die Entwicklung des Auges mit der Ausbildung der Retina im äußeren Ectoderm.

Unter den Kernen dieser Epithelanlage giebt es viele Mitosen. Das Ectoderm liegt hier beinahe unmittelbar der Dotterhülle an; nur wenige Mesodermzellen trennen beide Gebilde von einander.

Gleich nach dem Auftreten dieser localen Differenzirung des Ectoderms bildet sich um sie herum eine Ectodermfalte, die sich nach Innen einbiegt und die Augenanlage bedeckt. Auf der Unterseite der Anlage entsteht diese Falte etwas früher als auf der Oberseite. Zwischen beiden Blättern der Falte liegen einige Mesodermzellen. In Folge dieser Ringfalte nimmt die Anlage den Habitus einer Einstülpung an. Allmählich schließt die Falte sie von allen Seiten ein und wächst über ihr zusammen. Alsdann ist die Anlage zu einer Blase geworden, deren Innenwand aus dem primären Ectoderm der Anlage besteht und, wie gesagt, die Retina liefert. Die Zellen derselben sind noch höher und feiner geworden, und zugleich hat sich die Blase ziemlich stark verkleinert. Ihre äußere Wand, die aus zwei Ectodermblättern mit einer Mesodermsschicht dazwischen besteht, liefert den Ciliarkörper (*Corpus epitheliale*) und die Linse (vgl. BOBRETZKY, Fig. 33, auch Fig. 10, 11, 12 meiner Arbeit über die Entwicklung des weißen Körpers).

Nun gehen in der Außenwand der Augenblase Veränderungen vor (Taf. 10 Fig. 83): in ihrem inneren Ectodermblatte gruppieren sich die centralen Zellen zu einem Epithel, und ihre Kerne werden größer; die peripherischen Zellen dagegen bleiben, wie sie sind, verschieben sich aber etwas von den Rändern über die großen Centralzellen hin. Im äußeren Ectodermblatte vergrößern sich die Centralzellen auch etwas, aber nicht so sehr. Auch weichen beide Ectodermblätter der äußeren Wand etwas aus einander, und zwischen ihnen bildet sich ein Blutraum.

Sodann wird allmählich die Außenwand der Augenblase von einer neuen ringförmigen Hautfalte umwachsen, die zur Entstehung der sogenannten Iris führt, und zugleich beginnt die Bildung der Linse. Die Linse besteht bekanntlich aus zwei Segmenten: einem inneren großen und einem äußeren kleineren, das in die vordere Kammer vorspringt. Beide sind cuticulare Abscheidungen der Ectodermwandungen. An der Innenfläche der Augenblase tritt eine solche Abscheidung auf, die den großen centralen Zellen anliegt (Fig. 84). Die Linsenanlage ist ein Vorsprung dieser Membran und hat die Form eines Stäbchens, das in die Höhle der Augenblase hineinragt. BOBRETZKY schreibt die Bildung der Linse den großen Epithelzellen, die sich im Centrum der Wand bilden, zu. Wenn aber diese Zellen an dem genannten Processe Theil nehmen, so geschieht das wohl nur ganz zuerst, später hingegen werden sie an die Peripherie gedrängt, und das Centrum der Innenseite der Augen-

blasenwand ist dann da, wo die Linse liegt, ganz frei von Zellen (Fig. 85). Die oben beschriebenen kleinen peripherischen Zellen bilden nach dem Centrum hin eine Art von Vorsprung und bedecken die großen Zellen, so dass sie nicht mehr auf der Oberfläche, sondern schon in dem verdickten und das Corpus epitheliale bildenden Theile der äußeren Wand zu liegen scheinen. Sodann wird auch sichtbar, dass gerade diese kleinen peripherischen Zellen die größte Bedeutung bei der Linsenbildung haben; so besonders gut an Präparaten von *Sepia* nach Färbung mit Hämalaun und Orange G. Man sieht dann, wie von den kleinen Zellen eine Cuticularmembran ausgeht, die den großen Epithelzellen anliegt und unmittelbar in die Außenschicht der Linse übergeht (Fig. 86). Von Orange wird sie schwach tingirt, und man sieht, dass ihre Fasern die Fortsätze der nun die innere Fläche des Epithelkörpers bildenden kleinen Zellen sind. Die großen Zellen hingegen, die ins Innere des Corpus epitheliale verschoben sind, scheinen sich an der Bildung der Linse gar nicht zu betheiligen.

Das äußere Linsensegment bildet sich eben so, nur im kleineren Maßstab. Zuerst scheidet sich an der ganzen Außenfläche der Außenwand der Augenblase eine Cuticula ab; dann schwinden im Centraltheile die Ectodermzellen — auf welche Weise, konnte ich nicht ermitteln — und das Linsensegment wächst nun auf Kosten der kleinen peripheren Zellen der Außenwand. Zuerst besteht noch zwischen beiden Segmenten eine feine Schicht Mesodermzellen, dann verschwinden auch diese, und beide Segmente liegen einander dicht an. Die Grenze zwischen beiden besteht aber als scharfer Strich nicht nur im Embryo, sondern auch, wie bekannt, bei erwachsenen Thieren.

So ist der Centraltheil der äußeren Wand der primären Augenblase von der sich hier bildenden Linse besetzt; der periphere Theil verwandelt sich in das Corpus epitheliale, das zwischen Linse und Retina liegt. In späteren Stadien hat es auf Schnitten die Form einer Birne, die mit dem Stiele der Linse zugewandt ist (Fig. 87 *C.ep.*). Die innere Fläche wird von den kleinen epithelialen Zellen mit länglichen Kernen gebildet; diese Zellen gehören unmittelbar der Reihe der Retinazellen (nach GRENACHER [2] Limitanzellen der Retina) an und bilden einen Vorsprung nach der Linse. Später bilden sie eine Verdickung oder eine Anhäufung am peripheren Ende des Corpus epitheliale; zum centralen Ende ziehen haupt-

sächlich ihre euticularen Fortsätze, die als Fasern zur Bildung der concentrischen Schichten der Linse dienen (Fig. 85, 86, 88).

Da die Entstehung der Linse unzweifelhaft von der Ausnutzung der Zellen, die zu ihrem Aufbaue das Material liefern, begleitet wird, so könnte man vermuthen, dass die Epithelverdickung der inneren Oberfläche des Epithelkörpers am peripheren Rande desselben zur Regeneration dieser Epithelschicht, die am Centralende stets verbraucht wird, diene.

Die oberflächliche, zur Höhlung der Hinterkammer gerichtete Epithelschicht ist stark pigmentirt; an der Grenze der Netzhaut setzt sich diese Pigmentschicht unmittelbar in das Netzhautpigment fort, das an der Basis der Rhabdome im Gebiete der Limitanzellen liegt; letztere dienen nach GRENACHER als unmittelbare Fortsetzung der Epithelzellen der Vorderwand der Augenblase.

Unter der inneren epithelialen Oberfläche des Corpus epitheliale liegt die dessen Hauptmasse bildende Anhäufung eigenthümlicher großer Zellen mit großen Kernen, die ihrer Entstehung nach auch zu den Epithelzellen der inneren Ectodermhülle der Augenblase gehören. Wir haben schon gesehen, dass im Centraltheile der Außenwand der Augenblase an deren Innenseite die Ectodermzellen sich vergrößern und zu einem Epithel werden. Während der Bildung der Linse werden die großen Zellen an die Peripherie gedrängt und durch kleinere Ectodermzellen, die die Fasern der Linse ausscheiden, bedeckt. So kommen diese anfänglich oberflächlichen Ectodermzellen ins Innere des Epithelkörpers zu liegen. Anfänglich behalten sie aber, obgleich zur Peripherie verdrängt, ihre einschichtige, palissadenartige Anordnung (Fig. 85, 86) bei; später vermehren sie sich bedeutend und bilden eine unregelmäßige große Zellengruppe. Sie sind — dies ist aber nur an Sagittalschnitten, die also ungefähr parallel oder unter einem kleinen Winkel zur Irisoberfläche und zum Corpus epitheliale geführt werden, ersichtlich — dreieckig oder birnförmig und laufen in einen feinen, langen Fortsatz aus (Fig. 89). Sie bestehen aus einem großen, homogenen Plasmakörper und einem großen ovalen Kerne.

Die physiologische Bedeutung dieser Zellen ist unbekannt; mit der Bildung der Linse, wie das BOBRETZKY annahm, haben sie nichts zu thun, sondern diese wird ausschließlich von den kleinen Epithelzellen der inneren Oberfläche aufgebaut. Morphologisch entsprechen sie den Zellen der inneren Schicht der Cornea des Gastropodenauges. Wie bekannt, sind diese Augen einfache, geschlossene

(wenn auch nicht immer) Ectodermblasen, den primären Augenblasen des Cephalopodenauges homolog. Die Hinterwand der Blase verwandelt sich in die Retina, die Außenwand mit der äußeren Epitheldeckschicht in die Cornea. Diese Cornea bewahrt ihren zelligen Bau, und ihre Innenwand besteht aus flachen oder aus größeren quadratischen Zellen. Einen ganz ähnlichen Bau hat die Außenwand der Augenblase der Cephalopoden vor der Bildung der Linse: ihre innere Oberfläche besteht aus ziemlich großen Ectodermzellen; bei der Entstehung der Linse werden sie bei Seite gedrängt und zugleich durch kleinere Epithelzellen bedeckt. Folglich sind diese großen Zellen, die die Hauptmasse des Corpus epitheliale ausmachen, den die Innenfläche der Cornea der Gastropodenaugen bekleidenden Zellen homolog.

Das Mesoderm ist im Corpus epitheliale der reifen Embryonen ziemlich schwach vertreten. Eine Schicht liegt zwischen der äußeren Epithelwand des Corpus epitheliale und der Schicht der großen Zellen; einzelne Mesodermzellen kommen auch unter den letzteren vor.

Die soeben erwähnte äußere Wand des Epithelkörpers (Fig. 86, 88, 89 *a.w.*) besteht aus einer Schicht kleiner Ectodermzellen mit großen Kernen. Zum Centralende hin werden diese immer kleiner, denn hier werden sie zur Bildung des äußeren Segmentes der Linse verbraucht. Nach dem peripheren Ende hingegen geht das einschichtige Epithel in eine Epithelverdickung über, die eine Anhäufung kleiner Zellen mit länglichen Kernen vorstellt und wahrscheinlich zur Regeneration des äußeren Ectodermüberzuges des Corpus epitheliale dient.

Die innere Oberfläche der Iris, die dem äußeren Linsensegmente anliegt, ist in den späteren Stadien ebenfalls stark pigmentirt. In ihrer Dicke wie überhaupt in der Umgegend der Augenblase, in der Wand des primären Augenstieles und weiter innen in der Bindegewebshülle des Auges lagern sich die kleinen Körnchen ab, die die Argentea externa bilden. Endlich führt die oben beschriebene Umwachsung der Augenstiele durch Hautfalten, die auch die Iris bedecken, zur Entstehung einer subcutanen Höhle, in der das Auge liegt, und zur Entstehung der Cornea (Fig. 87). Hiermit ist die äußere Ausbildung des Auges beendet.

Die Differenzirung der Netzhaut beginnt viel später als die Ausbildung der Linse und des Corpus epitheliale. Vorher war die Netzhaut eine compacte Masse feiner länglicher Kerne, die in

mehreren Schichten liegen, aber nur einer Schicht sehr feiner, langer stabförmiger Zellen angehören und beinahe bis zur inneren Oberfläche der Netzhaut reichen, wo die Enden der Zellen mit scharfer Grenze sichtbar werden. Am freien Rande der Zellen beginnt schon die Bildung der Stäbchen als einer feinen auf den Schnitten scharf gesonderten Schicht (Fig. 90 *Rh*). Unter den Kernen finden sich oft Mitosen, und zwar merkwürdiger Weise am häufigsten in der innersten Schicht, die den freien Zellenden am nächsten liegt; mehr zur äußeren Oberfläche der Netzhaut hin sind sie sehr selten.

Die weiteren Veränderungen im Bau der Netzhaut beginnen erst, wenn die Linse schon ziemlich entwickelt ist und als Kugel in die Augenblasenhöhle eindringt. Die Netzhaut ist bis dahin von außen, d. h. von der Seite der Gewebe durch eine scharf contourirte, feine, structurlose Membran begrenzt, die später die sogenannte Grenzmembran bildet (s. unten pag. 181). Sie ist folglich Anfangs eine Art äußerer Hülle, ihre Basalmembran; später treten aber die Kerne der Netzhaut durch sie nach außen, und damit nähert sich die Membran der Stäbchenschicht. Zuerst tritt nur eine Kernschicht, die folglich von der übrigen Netzhautmasse durch die Grenzmembran getrennt wird, durch. BOBRETZKY bildet ab und beschreibt eine Netzhaut (Fig. 80 *A*), wo die äußere Kernschicht von den übrigen durch einen scharfen Strich getrennt ist. Ich habe aber auch solche Präparate erhalten, wo die Absonderung dieser Schicht erst an der Peripherie der Netzhaut beendet ist, während im Centrum die Kerne noch als compacte Masse liegen; man sieht den feinen Strich der Grenzmembran, der an der Peripherie die Kerne trennt, unmittelbar in den Strich der äußeren Membran übergehen, die die Netzhaut dort, wo die Ausscheidung der Kerne noch nicht begonnen hat, überzieht (Fig. 90 *M*). Das zeigt deutlich, dass die Grenzmembran sich nicht zwischen beiden Netzhautschichten bildet, sondern schon vor deren Zerspalten in Schichten existirt und die Netzhaut von außen überzieht; die sich absondernden Zellkerne aber treten durch sie wie durch ein Sieb nach außen.

Dass die Schicht von Kernen, die außerhalb der Grenzmembran liegen, sich aus Zellen bilden könnte, die sich später der Grenzmembran anlagerten, kann wohl auch a priori kaum zugelassen werden. In Wirklichkeit sehen wir aber, dass die Zellen der Mesodermhülle des Auges sich nach Lage und Charakter scharf von den Netzhautzellen unterscheiden und an der Absonderung der äußeren

Kernschicht augenscheinlich keinen Antheil haben. Folglich ist nur meine obige Erklärung zulässig — nämlich dass die Zellen mit ihren Kernen durch die Grenzmembran hindurch nach außen treten.

Manchmal sieht man auch von einem Kerne der äußeren Schicht einen feinsten Ausläufer auf die gegenüberliegende Seite der Grenzmembran in der Richtung der übrigen Netzhautschichten ziehen und dort zwischen den Kernen verschwinden. Ich glaube, diese Ausläufer sind die beim Durchtritte durch die Grenzmembran verschmälerten Theile der Zellen, denen jene Kerne zugehören.

Als ein besonders gewichtiger Beweis für die Wanderung der Kerne durch die äußere Netzhautmembran dienen die häufigen Bilder, wo der Kern der Außenschicht vom scharfen Striche der Grenzmembran wie durchschnitten erscheint; offenbar liegt hier ein Moment des Austrittes selbst vor.

Allmählich wird nun so eine continuirliche Schicht geordneter Kerne von der übrigen Netzhaut durch die Grenzmembran abgetrennt. Diese Kerne fühlen sich augenscheinlich freier und nehmen eine rundlichere Form an im Vergleiche mit den länglichen Kernen der übrigen Netzhaut.

Weiter dringen immer neue Kernschichten durch die Grenzmembran hindurch, die sich so der Innenseite der Netzhaut nähert. Von der Innenseite wachsen in intensivster Weise die Stäbchen auf. Endlich kommt es zu der Lagerung der Netzhautelemente, die BOBRETZKY richtig beschreibt (vgl. Fig. 93 seiner Arbeit). Allerdings muss seine Deutung conform der späteren Arbeit von GRENACHER (2) etwas geändert werden. Wir haben nämlich, wenn man von innen nach außen geht, in der Netzhaut der Augen reifer Embryonen von *Loligo* und *Sepia* folgende Schichten zu unterscheiden: eine ungemein feine structurlose Grenzmembran (limitans), die die Netzhaut von der Augapfelhöhle abgrenzt — auf den Präparaten löst sie sich gewöhnlich ab —; ihr folgt die Stäbchenschicht, sodann die Pigmentschicht und 2 Schichten von Kernen, die durch einen hellen Streifen (Fig. 87) von einander getrennt sind. Das Pigment lagert sich zuerst an der Oberfläche der Stäbchenschicht ab, am Ende der Entwicklung aber ist es am stärksten als tiefschwarze Schicht im äußeren Theile dieser Schicht zwischen den Stäbchen und den anliegenden Zellkernen angehäuft. An der Grenze der Netzhaut setzt sich diese Schicht direct in das die innere Fläche des Corpus epitheliale auskleidende Pigment fort. Aber auch am Ende der Entwicklung bleiben die Enden der Stäbchen, richtiger der Schzellen selbst

pigmentirt. und feine Schichten von Pigmentkörnchen liegen in radialen Reihen zwischen den Stäbchen. Die Kernschicht unmittelbar hinter der Pigmentschicht gehört nach GRENACHER nicht den Sehzellen der Netzhaut, sondern besonderen Limitanszellen an, die mit der Bildung der erwähnten inneren Grenzmembran (*M. limitans interna*) zu thun haben. Vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte aus sind es die Kerne der ursprünglichen Netzhautanlage, die sich durch die äußere Grenzmembran nicht durchgedrängt haben, sondern innen geblieben sind. In der That liegt dieser Kernschicht außen als feinsten, aber scharfer Strich die *Limitans externa* an. Hinter dieser besteht ein schmaler, heller, kernloser Zwischenraum, und dann folgt die mächtige Schicht der Kerne der Sehzellen, die an ihren inneren Enden die Stäbchen bilden.

So dienen meine Beobachtungen über die Entwicklung des Auges zur Bekräftigung der Deutung des Baues der Netzhaut, die vor Kurzem LENHOSSÉK gegeben hat. Indem er vom Aufbaue der Netzhaut aus zweierlei Zellen, den Sehzellen und den einfachen Epithelzellen (*Limitanszellen GRENACHER's*) als den unmittelbaren Fortsätzen des der Retina anliegenden pigmentirten Epithels der Augenhaut handelt, bemerkt er, dass »die Sehzellen, mit einem guten Theil ihrer Längsausdehnung, speciell mit ihrem ganzen kernhaltigen protoplasmatischen Körper, eigentlich unter dem Epithel liegen, darunter eine zweite subepitheliale Schicht bildend, dass die eigentliche untere Grenze des Epithels durch die Grenzmembran gebildet wird.... Man kann nun ... die Anordnung der Cephalopodenretina in der Weise ableiten, dass der zu dem Stäbchen umgewandelte Theil der Sehzelle durch ein außerordentliches Längenwachsthum nicht nur stark über die Oberfläche des Epithels hervorwächst, sondern auch den eigentlichen, an jener Umwandlung nicht betheiligten Zellkörper unter das Epithelniveau herunterdrückt«. Meine Beobachtungen bestätigen das vollkommen, da die Grenzmembran der Netzhaut aus der primären Basalmembran hervorgeht, durch die die Enden der Sehzellen nach außen treten. An den Rändern der Netzhaut setzt sich die Grenzmembran in die Basalmembran der übrigen Epithelwand des Auges fort; auch hierauf verweist LENHOSSÉK.

Auch jene Erscheinungen sind nicht uninteressant, die bei der Anhäufung des Pigments im Auge vorgehen. Die ersten Spuren desselben erscheinen in oberflächlichsten Theile der Stäbchenschicht, und nun werden im lebenden Embryo die Augen blassgelblich;

in Alcohol schwindet diese Färbung, und auf den Schnitten lassen sich diese Pigmentspuren fast nicht mehr constatiren, selbst wenn man mit bloßem Auge ihr Erscheinen leicht beobachten kann. Mit der weiteren Anhäufung des Pigments wird das Auge gelblich bis orangefarben; wegen der Form der hinteren Augenwand, wo es sich ablagert, wird die Pigmentschicht kelchförmig. Später wird dieser Kelch intensiv carminroth, erst ganz zuletzt erscheint die Augenhöhle schwarz; zugleich nimmt die Augenhülle, da sich in ihr die *Argentea* bildet, einen starken Metallglanz an.

Eine ganz ähnliche Reihenfolge in der Entwicklung der Färbung findet bei der Bildung der Chromatophoren statt. Diese sind anfänglich hellgelbe Flecke, die auch bei der größten Contraction gelb bleiben; später werden sie orange und erscheinen bei der Contraction schon roth. Die weitere Pigmentanhäufung giebt ihnen die Fähigkeit, gedehnt rosa-roth oder roth zu sein, contrahirt dagegen zu einem schwarzen Punkt zusammenzufließen. Dies gilt auch von denen der erwachsenen Thiere.

Diese Veränderungen in der Färbung der Netzhaut der Cephalopoden bei ihrer Entwicklung liefern eine interessante Parallele zu dem, was SMROTH Über die einfachen Farben im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896 vor Kurzem über die Entwicklung des Augenpigments im Thierreiche überhaupt ausgesprochen hat. Er sagt nämlich: »dass außer dem Schwarz im Auge sehr vielfach noch Pigmente verbreitet sind, welche der linken Hälfte des Spectrum entsprechen, so zwar, dass Roth die allgemeinste Grundfarbe darstellt, an die sich als selbständiger oder abgeleiteter Stoff Gelb und am seltensten Grün anschließt. Das entspricht aber, wenigstens in Bezug auf die Grundfarbe, von der sich Alles ableitet, durchaus den Befunden im Thierreich, rothe Augen sind die einzigen, die sich, streng genommen, außer schwarzen finden. . . . Wie viele einzellige Flagellaten, Euglenen, Schwärmsporen von Algen, ihren rothen Augenfleck haben, so kann man recht wohl Räderthiere mit eben so gefärbten, wenn auch vielzelligen Augenflecken noch ohne brechende Medien ihnen an die Seite stellen. Wo aber unter irgend welchem Einfluss das Pigment im ganzen Körper mehr und mehr schwindet, da hält schließlich oft nur noch das Auge ein rothes Pigment fest. Wenn Strudelwürmer aus der Littoralzone, wo sie dunkle Augen haben, in tiefere und damit dunkle Wasserschichten hinabsteigen, dann werden die Augen roth. . . . Die Alciopiden, sie sind glashell geworden wie das Oceanwasser, aber ihre sehr großen Augen sind grellroth« (p. 37). Für die Turbellarien citirt S. die Angabe von GRAFF (Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida pag. 115): »Die Farbe des Augenpigmentes ist zumeist schwarz, findet sich aber auch in allen Schattirungen von Gelbbraun und Rothbraun, und nicht selten als lebhaftestes Carminroth. Interessant erscheint die durch DUPLESSIS beobachtete Thatsache, dass Formen, welche in seichten Gewässern schwarzbraune Augen besitzen, in großen Seetiefen solche von carminrother Farbe erhalten (*Mesostoma Ehrenbergii*).«

So entspricht die Reihe in der Färbung des Auges der Embryonen von

*Loligo*, *Sepia* und *Sepiolo* — Gelb, Orange, Roth, Schwarz — dem allgemeinen Entwicklungsgange des Pigments in den Sehwerkzeugen im Thierreiche. Bei den genannten Embryonen hängt jedoch diese Veränderung unzweifelhaft von der Menge des Pigments und seiner allmählichen Anhäufung ab.

## VI.

### Über Degeneration und Regeneration des Entoderms.

#### 1.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung des Darmes von *Loligo* haben ergeben, dass das Mesenteron sich aus dem Mesoderm entwickelt, und der ganze Darmtractus aus einem ectodermalen und einem mesodermalen Theile besteht. Das Entoderm wird für den Bau der Hülle des Dotterorgans total aufgebraucht, eines Organs, das nur im Embryo existirt und am Aufbau der Organe und Gewebe desselben nicht Theil nimmt. Der ganze Organismus des erwachsenen *Loligo* baut sich demnach ausschließlich aus dem Ecto- und Mesoderm auf; das Entoderm geht bereits in der embryonalen Periode vollkommen zu Grunde.

Ein solcher Schluss wird — obgleich er bei Weitem nicht einzelt in der Litteratur dasteht — von den meisten modernen Embryologen ungläubig aufgenommen werden. Indessen haben mich nicht nur die Beobachtungen an *Loligo*, die nicht ohne Vergleich mit anderen Thieren klargelegt werden konnten, sondern auch manche Thatsachen aus der vergleichenden Embryologie zur Überzeugung von der Möglichkeit und Richtigkeit einer solchen Auffassung geführt.

Schon BOBRETZKY sah vollständig richtig den wahren Bildungsgang des Darmes bei *Loligo*, blieb aber zweifelnd an seiner Erklärung stehen. Indem er die Zusammensetzung der Keimscheibe nach der Furchung erörtert, unterscheidet er darin 1) das Ectoderm oder äußere Blatt, 2) eine Zellschicht der Dotterhaut, der er nicht die Bedeutung eines Keimblattes zuschreibt, und 3) »nur in der oberen Hälfte des Eies, zwischen dem oberen Keimblatt und der zelligen Dotterhaut, eine mehr oder weniger dicke Schicht ovaler Zellen, die ihrer Bedeutung und Rolle nach dem mittleren Keimblatte entsprechen« (pag. 12).

Ferner sagt er bei der Beschreibung des Mitteldarmes: »die Anlage des Mitteldarmes oder die primäre Darmhöhle bildet sich dadurch, dass die Masse des mittleren Blattes an dieser Stelle sich

von der Dotterhaut abhebt und über dieselbe wölbt. Die die primäre Darmhöhle unmittelbar begrenzenden ovalen Zellen des mittleren Blattes beginnen sich in eine Schicht zu ordnen . . . und nehmen allmählich den Charakter eines Cylinderepithels an« (pag. 20). Weiter lesen wir: »Am sonderbarsten scheint mir an der Bildung des Mitteldarmes die sehr späte Differenzirung des Darmdrüsenblattes zu sein, wodurch die primäre Darmhöhle bei ihrem Auftreten direct von dem mittleren Keimblatte begrenzt erscheint, dessen innerste Schicht allmählich den Charakter eines Cylinderepithels annimmt und sich zum Darmdrüsenblatt differenzirt« (p. 21). Endlich: »Wir kommen zu dem Schlusse, dass die Epithelwand des Darmes oder das Darmdrüsenblatt als eine vom zweiten Keimblatte sich absondernde Schicht anzusehen ist. Dieser Schluss erhält eine vollständige Stütze in der Beobachtung, dass das Darmdrüsenblatt sich nur allmählich, während seine Zellen cylindrisch werden, immer klarer und schärfer von der Masse des mittleren Blattes abhebt« (pag. 22).

Demnach ist es klar, dass sich für BOBRETZKY die Anlage des Mitteldarmes auf Kosten von Zellen des »mittleren Blattes« oder des Mesoderms bildet; die Zellen dieser Anlage aber, die sich erst allmählich von den anderen differenziren, hält er für ein »Darmdrüsenblatt«, das sich erst spät vom mittleren Blatte sondert, d. h. für Entoderm, das aus dem Mesoderm entsteht. Folglich zieht er einen umgekehrten Schluss: er verfolgt nicht das Schicksal des Entoderms und die Bildung des Darmes aus demselben, sondern hält das, woraus der Darm sich bildet, für Entoderm. Angeseheinlich ließ ihn der damalige Zustand embryologischer Kenntnisse so handeln und die dogmatische Lehre von den Keimblättern, nach welcher eine nicht entodermale Bildung des Darmes unmöglich schien.

Aber auch jetzt wiederholen in der Entodermfrage viele Forscher denselben Rückschluss, indem sie behaupten, dass das, woraus sich der Darm oder das eigentliche Mesenteron entwickelt, das Entoderm sei, unabhängig von der Art seiner Entstehung. Mir scheint ein solcher Gesichtspunkt und eine solche Erklärungsweise der Keimblätterlehre vollkommen fehlerhaft zu sein. In allen typischen Fällen verstehen wir unter Keimblättern die verschiedenartigen Zellencomplexe, die sich im Embryo nach oder sogar schon während der Furchung differenziren. Folglich müssen wir auch in anomalen und besonders verwickelten Fällen die Elemente des entsprechenden Keimblattes in denselben Stadien suchen und nicht willkürlich als irgend ein Keimblatt Zellencomplexe bezeichnen, die sich erst viel

später differenziren. Der Begriff der Keimblätter ist vor Allem ein morphologischer, kein physiologischer.

In letzter Zeit ist als energischer Verfechter des rein physiologischen Standpunktes in der Keimblätterfrage BRAEM (Was ist ein Keimblatt? Biol. Centrabl. 15. Bd. 1895) hervorgetreten. Er sagt pag. 421: »Der Begriff Keimblatt ist gar kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff. Keimblätter sind Organbildner. . . . Eine Schicht ist nicht deshalb Entoderm, weil sie das innere Blatt einer Gastrula ist, sondern sie ist Entoderm, weil sie den Darm bildet, weil sie die physiologischen Charaktere des Darmblattes entweder bereits besitzt oder doch im Laufe der fernerer Entwicklung annimmt.« Eine solche Definition kann absolut nicht angenommen werden. Der Autor selbst erklärt weiterhin, dass an der Bildung des Darmes bei einigen Thieren das Entoderm sowohl, als auch das Ectoderm sich theilweilig, aber der ectodermale Theil diene nur zur Nahrungszufuhr und habe mit der Verdauung nichts zu thun. Dies ist falsch. Bei den Cephalopoden kann man ungewöhnlich klar das aus einer Ectodermeinstülpung gebildete Stomodäum vom übrigen Darm unterscheiden, der ento- (oder meso-?) dermale Herkunft ist. Aber aus derselben Einstülpung des Ectoderms bilden sich auch die Speicheldrüsen, also Organe, die zweifellos der Verdauung dienen. Bei allen Arthropoden bildet sich der Vorder- und Hinterdarm als Ectodermeinstülpung — darüber giebt es keinen Streit, darin kommen Alle überein. Aber diese ectodermalen Theile des Darmes dienen durchaus nicht nur zur Fortbewegung der Nahrung. Aus dem Stomodäum entstehen auch die Speicheldrüsen. Der Enddarm spielt zweifellos eine physiologische Rolle, da er aller Wahrscheinlichkeit nach zur Resorption der Nahrung dient.

Endlich übernehmen in einigen Fällen die Zellen des Ectoderms die Ernährung des Embryos: so die Zellen des Mantels bei den Larven von *Anodonta*, so die Zellen der Chorionzotten bei den Säugethieren. Müssen wir in Folge dessen auch diese Zellen sogleich als Entoderm ansehen?

Übrigens, wenn wir uns selbst auf den Standpunkt BRAEM's stellen wollten, so würde die Entodermfrage bei den Cephalopoden nur auf einen anderen Boden übertragen werden, dabei aber eine Anomalie sein und bleiben. Lassen wir die Mitteldarmanlage bei *Loligo* »Entoderm« sein: alsdann würde dieses Entoderm, wie wir unten sehen werden, seiner Entwicklung und Abstammung nach etwas Anderes sein als das Entoderm, das als Darmanlage bei den Gastropoden (*Nassa*) auftritt. Beide Mitteldarmanlagen, bei *Nassa* und *Loligo*, wären nicht homolog; die Elemente des Embryos von *Loligo* aber, die ihrer Lage und Entwicklung nach dem Entoderm von *Nassa* entsprächen, wären bei *Loligo* kein Entoderm.

Gewiss ist es im Allgemeinen richtig, dass bei den allermeisten Thieren die Keimblätter (Ecto- und Entoderm) als Anlagen ganz bestimmter Organgruppen auftreten. Dies ist aber ein Schluss aus unvollständiger Induction, der nicht in allen Fällen den umgekehrten Schluss zu ziehen erlaubt. Typisch entwickelt sich der Darm, oder ein Theil davon, aus dem Entoderm; dies aber schließt nicht aus, dass er sich auch auf andere Weise entwickeln könnte, unabhängig von der Bildung der Keimblätter. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, dass wir den Keimblättern weder eine tiefe phylogenetische Bedeutung, noch eine frühe physiologische Differenzirung zuschreiben dürfen; die Bildung der Keimblätter ist eine Erscheinung der Mechanik der Entwicklung.

sie ist die bequemste und verbreitetste Methode der Entwicklung des Organismus. Aber bei irgend welcher Schwierigkeit kann der Organismus leicht sein Ziel auch auf andere Weise erreichen, indem er bei der Entwicklung seiner Organe von der Norm abweicht. Weiter unten werden wir eine Reihe von Beispielen dieser Art sehen.

Um die Richtigkeit meiner Anschauung vom Schicksal des Entoderms und der Entwicklung des Mitteldarmes bei *Loligo* zu prüfen, müssen wir zwei Fragen näher betrachten:

1) wird überhaupt in der Embryogenese der Thiere eine Degeneration des Entoderms beobachtet, und dürfen wir eine vollständige Degeneration dieses Blattes annehmen?

2) ist die Bildung irgend eines Organs — im gegebenen Falle des Darmes — auch aus einem anderen Blatte oder überhaupt aus anderen embryonalen Elementen möglich, als aus denen es sich typisch entwickelt?

Die Embryologie lehrt uns viele Thatsachen kennen, die diese Fragen bejahend beantworten. Beginnen wir mit der ersten Frage.

## 2.

Fangen wir mit den Coelenteraten als einer der untersten Gruppen des Thierreichs an. Bei *Sympodium coralloides*, einem Aleyonar, theilt sich nach KOWALEVSKY & MARION der Embryo nach der Furchung in eine äußere Schicht ectodermaler Zellen und in eine compacte Masse innerer Zellen, die reich an Dotter sind, und das Entoderm bilden. Darauf ordnen sich die äußeren Zellen des Entoderms, die dem Ectoderm anliegen, gleich letzterem zu einem Epithel an, die centralen Zellen hingegen verlieren ihre Contouren, werden vacuolär und gehen mit ihren Kernen zu Grunde, indem sie eine Nährmasse bilden, die von den epithelialen Zellen des Entoderms verbraucht wird. »La partie centrale s'est donc dédoublée en un feuillet endodermique et un vitellus nutritif de réserve.« Dieser vitellus nutritif aber ist seiner Entstehung nach nur ein Theil des Entoderms. Wir sehen bei *Sympodium* zum 1. Male in klar ausgeprägter Form den Process, den wir weiter in einzelnen Fällen auf allen Stufen des Thierreichs beobachten können: eine Theilung der zuerst gemeinsamen Entodermanlage in 2 Zellengruppen, von denen die eine, deren Zellen zum Epithel werden, für die Bildung der Auskleidung der endgültigen Verdauungsorgane dient, die andere aber, die aus dotterreichen Zellen besteht, zur Ernährung des

Embryos verwendet wird und dabei zu Grunde geht, ohne sich an der Bildung der Organe und Gewebe zu betheiligen.

So kommt es also im Embryo von *Sympodium* zur Zerstörung eines bedeutenden Theiles des Entoderms. Diese wird durch die Nährfunctionen seiner Zellen hervorgerufen: aller Wahrscheinlichkeit nach verarbeiten sie den Nährdotter, der in ihnen liegt, und führen ihn in einen Zustand über, wo er leichter von den übrigen Zellen des Embryos aufgenommen werden kann. Sie entsprechen wie ihrer Bedeutung nach den Entodermzellen, so auch functionell den Dotterzellen der übrigen Metazoen, die sich bei der Entwicklung des dotterreichen Eies bilden.

Ein ähnlicher Vorgang findet nach WILSON auch bei anderen Anthozoen (*Renilla* und *Manicina*) statt.

Unter den Würmern liefern uns die Polycladen entsprechende Beispiele. Bei *Discocelis tigrina*, deren Entwicklung LANG untersuchte, bleiben nach der Differenzirung der Ectoderm- und Mesoderm-

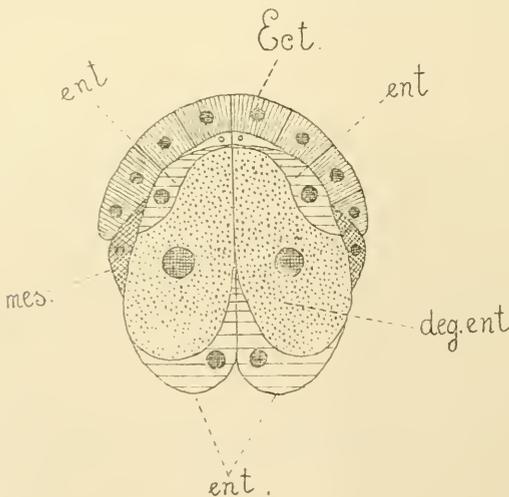


Fig. 4. *Discocelis tigrina*, nach LANG. Ect. Ectoderm, ent, Entoderm, mes. Mesoderm, deg.ent. degenerirende Entodermzellen.

zellen 4 große Blastomeren übrig, die das Entoderm darstellen (Textfigur 4). Von diesen sondern sich oben und unten je 4 kleinere Zellen ab; nur diese bilden die Grundlage der endgültigen entodermalen Auskleidung des Darmes. Die inneren Theile der entodermalen Blastomeren hingegen, die als 4 große, dotterreiche Zellen zurückbleiben, zerfallen einfach und dienen als Nähr-

material. Auch hier haben wir dieselbe Erscheinung: das ursprüngliche Entoderm (4 große Blastomeren) zerfällt in zwei Theile: der eine dient zum weiteren Ausbau der entodermalen Organe, der andere beginnt sogleich zu functioniren, ernährt den Embryo und wird dabei zerstört.

Einen ganz ähnlichen, man könnte sagen im Wesentlichen identischen Vorgang zeigt unter den Mollusken *Nassa mutabilis*. Ihre Entwicklung ist von BOBRETZKY (1) untersucht worden, und obgleich seine Beschreibung in einigen Einzelheiten nicht dem heutigen Stande unserer Kenntnisse entspricht, so ist es dennoch nicht schwer, sich einen klaren Begriff von der Furchung und der Bildung der Keimblätter zu machen. Hier zerfällt das Ei von Anfang an in 4 ungleiche Blastomeren, von denen sich an einem Eipole ununterbrochen viele kleine Zellen abzelnühen, die sich ihrerseits theilen, das Ei bis zur Hälfte unwachsen und Ectoderm und Mesoderm bilden; die Reste der ursprünglichen Blastomeren hingegen werden, wie bei *Discocelis*, zu den 4 entodermalen Makromeren. Später sondern diese noch einige große Zellen ab, die zum definitiven Entoderm des Embryos werden, während die Überbleibsel zerfallen (Fig. 5). Also eine vollständige Analogie mit *Discocelis*.

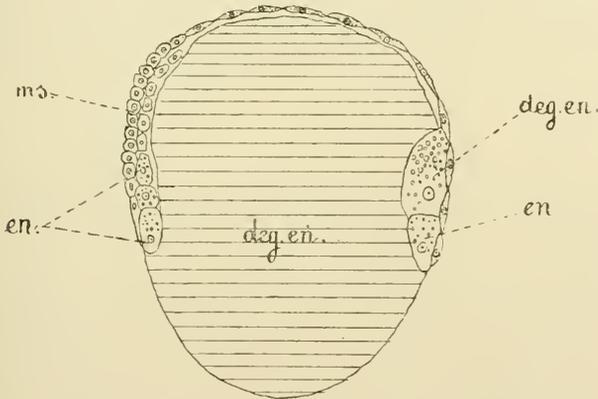


Fig. 5. *Nassa mutabilis*, nach BOBRETZKY. *ms* Mesoderm, *en* Entoderm.  
*deg.ent.* degenerirender Theil des Entoderms.

Bei den Arthropoden, deren Eier gewöhnlich reich an Nahrungsdotter sind, wobei für dessen Assimilation oft besondere Dotterzellen dienen, findet man nicht wenige Beispiele ähnlicher Erscheinungen bei der Bildung des Entoderms.

Bei *Scorpio* trennen sich nach BRAUER von der Keimscheibe, wenn sie noch als einfache Zellschicht auf der Oberfläche des Eies liegt, zuerst Zellen ab, die sich dem Dotter auflagern und ihn zu assimiliren beginnen; dies sind die Dotterzellen. Darauf sondert sich vom Blastoderm noch eine Zellenreihe ab und legt sich dem Dotter an, das Entoderm. Es ist kaum zu bezweifeln, dass wir

auch die Dotterzellen dem Entoderm zuzählen müssen und in der Entwicklung des letzteren 2 Perioden zu unterscheiden haben: zuerst bildet sich ein Theil des Entoderms, der sogleich functionirt und den Embryo ernährt — nennen wir ihn Dotterentoderm; darauf tritt das definitive oder Bildungsentoderm auf. Die Dotterzellen dringen bei *Scorpio* nicht in den Dotter, sondern lagern sich dicht an das Entoderm, so dass dieses auf vielen Schnitten gleichsam aus 2 Schichten besteht: der inneren Schicht functionirender Zellen des Dotterentoderms und der äußeren kleinzelligen Ersatzschicht, dem Bildungsentoderm (Fig. 6).

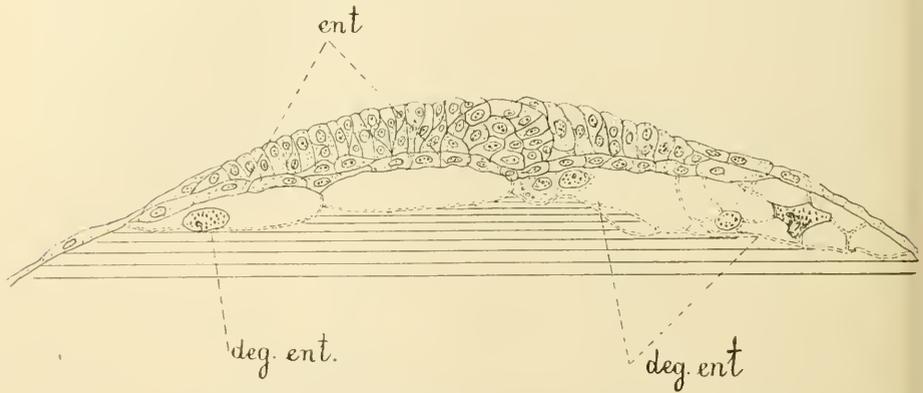


Fig. 6. Schnitt durch den Embryo von *Scorpio*, nach BRAUER.  
ent. definitives Entoderm, deg.ent. degenerirendes Entoderm.

Die Eigenthümlichkeit in der Entodermentwicklung des *Scorpions* beruht darin, dass sich relativ wenige Dotterzellen bilden und früh degeneriren. Später beginnen die Zellen des Bildungsentoderms schon selbst den Dotter zu assimiliren: sie nehmen an Umfang zu und füllen sich mit Vacuolen, in denen der von ihnen verschlungene Dotter liegt. Man könnte sagen, dass hier eine unvollständige Arbeitstheilung zwischen dem Dotterentoderm und dem Bildungsentoderm vor sich geht (wie es augenscheinlich auch bei *Sympodium* geschieht, oder ein vorzeitiges Functioniren des Bildungsentoderms. Es ist sehr möglich, dass sich dabei Degeneration und Regeneration wiederholen, obgleich bei BRAUER kein Hinweis darauf zu finden ist.

Analog müssen wir wohl auch die Entwicklung des Entoderms bei *Astacus* erklären, nach den Beschreibungen und Zeichnungen REICHENBACH'S zu urtheilen. Hier entsteht das Entoderm durch Einstülpung des Blastoderms zu einer typischen Gastrula. Viele von den Entodermzellen nehmen den Dotter in sich auf und erreichen

einen großen Umfang (Dotterpyramiden). Die anderen hingegen bilden eine epitheliale Platte, die dem Enddarm anliegt und zur Leber wird, zu deren Bildung hier ein großer Theil des Entoderms verbraucht wird, da der eigentliche Mitteldarm nur schwach entwickelt ist. Auch hier sehen wir folglich eine Theilung des Entoderms in zwei Anlagen: eine Dotteranlage, die den Dotter assimiliert, und eine Bildungsanlage, die mit der Ernährung des Embryos nichts zu thun hat, sondern die entodermalen Organe des Krebses liefert (Fig. 7 u. 8).

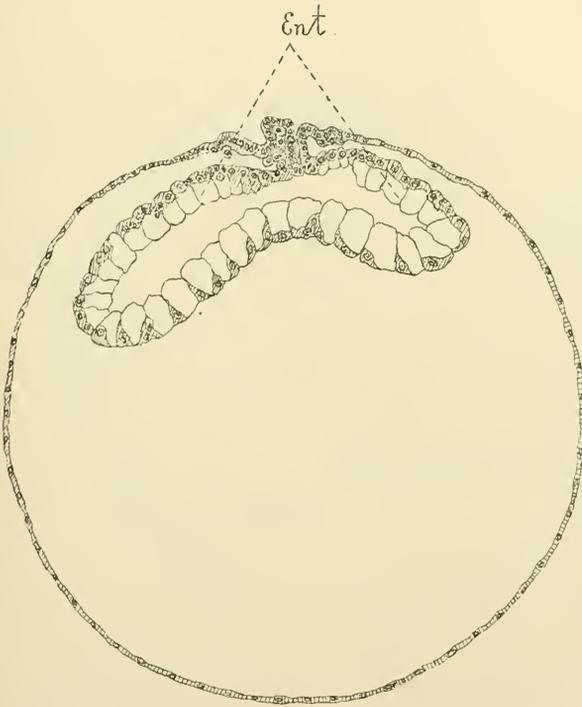


Fig. 7. *Astacus* nach REICHENBACH. Bildung des Entoderms durch Einstülpung.

Freilich sagt REICHENBACH nichts von der Degeneration der entodermalen Zellen, die den Dotter verdauen; aus seinen Beobachtungen aber ergibt sich wohl unzweifelhaft, dass diese Degeneration vor sich gehen muss. Von den Kernen dieser Zellen erwähnt er die »abnorme Größe« und die »abenteuerlichen Formen« — Eigenthümlichkeiten, die auf Degeneration hinweisen. Auf seinen Zeichnungen (z. B. 168, 170, 171) kann man sehen, wie die epitheliale Entoderm-

schicht die dotterhaltigen Zellen verdrängt und unwächst, wobei diese zweifellos zerstört werden.

Die beschriebene epitheliale Entodermplatte bildet die hinteren Leberlappen; zur Bildung der übrigen Theile der Leber dienen nach REICHENBACH kleine epitheliale Platten in den entsprechenden Theilen des Entodermsackes. REICHENBACH lässt diese Platten durch Abspaltung von den ursprünglichen dotterhaltigen Entodermzellen entstehen; doch könnte man eher annehmen, dass auch sie gleich den oben beschriebenen als Gruppen entodermaler Zellen auftreten, die

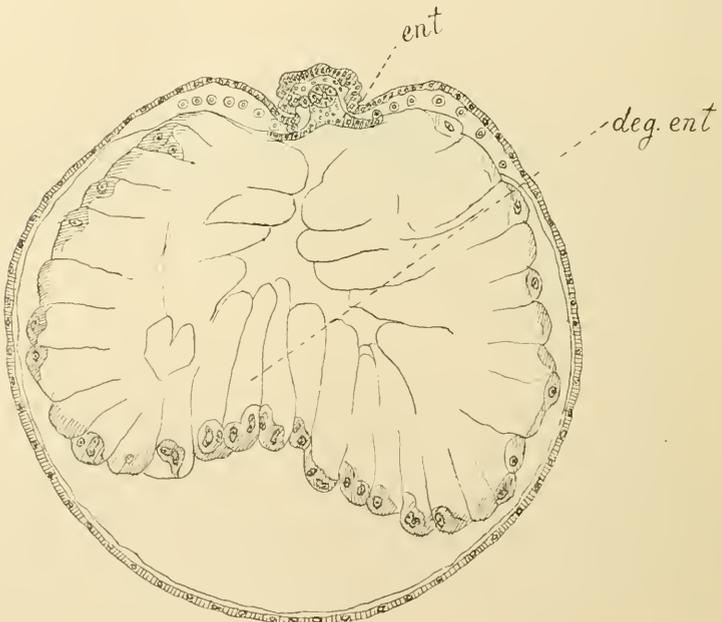


Fig. 8. *Astacus* nach REICHENBACH. Das Entoderm zerfällt in das Dotterentoderm (*deg.ent.*) und das definitive Entoderm (*ent.*).

nicht an der Dotterverdauung Theil genommen, sondern ihre Kräfte bewahrt haben und im fertigen Thiere die durch ihre Thätigkeit im Embryo erschöpften dotterhaltigen Entodermzellen ersetzen.

Die Entwicklung des Mitteldarmes bei *Astacus* würde in der Fassung, die ich den Beobachtungen REICHENBACH'S gebe, eine sehr große Ähnlichkeit mit der Metamorphose des Darmes bei Insectenlarven haben: die entodermale Epithelseibe beim Flusskrebse ist den aus kleinen Embryonalzellen bestehenden Imaginalseiben

analog, auf deren Kosten sich das zerstörte Darmepithel bei der Metamorphose der Fliegenlarven regeneriert.

Bei *Mysis* muss, nach den letzten Beobachtungen WAGNER's zu artheilen, auch eine Epithelanlage des Entoderms existiren im Gegensatz zu dem Theile, der den Dotter aufzehrt.

Bei den Insecten kann man in einigen Fällen gleichfalls ähnliche Bilder in der Entwicklung des Darmes erkennen, obgleich bei ihnen in der letzten Zeit die ectodermale Herkunft (HEYMONS) des ganzen Darmes behauptet wird. Bekanntlich entsteht hier das endgültige Epithel des Mitteldarmes aus zwei Anlagen, die dem Vorder- und Hinterdarm anliegen und einander entgegenwachsen. Bei *Gryllotalpa* zerfällt der Dotter unter der Einwirkung der darin enthaltenen Zellen (Kerne) in Pyramiden, die riesige Zellen sind und die primäre Auskleidung des Mitteldarmes bilden. Letzterer liegen vom Stomodäum und Proctodäum Platten aus kleinen Zellen an; später degeneriren die entodermalen Dotterzellen, während die epithelialen Platten zum endgültigen Epithel des Darmes auswachsen. Somit müsste die Entwicklung des Darmes von *Gryllotalpa* bedeutende Analogien mit der bei *Astacus* aufweisen; in beiden Fällen könnte man einen embryonalen und einen endgültigen (einen Dotter- und einen Epitheltheil) des Entoderms unterscheiden, wenn, wie erwähnt, nicht einige Forscher, besonders aber HEYMONS, bei Insecten, darunter auch bei *Gryllotalpa*, die ectodermale Herkunft der genannten Epithelanlage energisch vertheidigten.

KOROTNEFF, dessen Arbeit über die Entwicklung von *Gryllotalpa* früher (1885) als die Untersuchung KOWALEWSKY's über die Entwicklung des Darmes bei der Fliege (Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. in: Biol. Centrabl. 6. Bd. 1886) erschien, hat die epitheliale Anlage des Mitteldarmes zwar richtig gesehen und abgebildet (Fig. 67 u. 66) als Platte, die dem Stomodäum anliegt, ihre wahre Bedeutung aber nicht erkannt. Er beschreibt die Anlagen als provisorische »blattförmige Bildungen« und lässt sie schon im Embryo verschwinden, und das Epithel des Mitteldarmes einen anderen Ursprung (von den Blutkörperchen) haben. GRABER (Vergleich. Studien am Keinstreifen d. Insecten. in: Denkschr. Acad. Wien. 57. Bd. 1890) beschreibt zwei wahre Anlagen des Mitteldarmepithels, die dem Stomo- und Proctodäum anliegen, und lässt sie vom Ectoderm abstammen; Fig. 148 seiner Arbeit entspricht vollkommen den Zeichnungen KOROTNEFF's. Er erwähnt aber nicht, dass die Anlagen des Mitteldarmepithels von KOROTNEFF als »blattförmige Anhänge« falsch aufgefasst und beschrieben worden sind. In einer Mittheilung, die ich März 1894 in der Sitzung der Petersburger Naturforscher-Gesellschaft machte, die aber ungedruckt blieb, wies ich bei Besprechung der Beobachtungen KOROTNEFF's darauf hin, dass seine »blattförmigen Bildungen« die Anlage des Mitteldarmepithels sind; GRABER's Arbeit war mir damals nicht bekannt. Im Sommer desselben Jahres hat KOROTNEFF selbst in einer kleinen Notiz (Zur

Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. in: Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894) seinen Fehler eingesehen und in jenen Gebilden, die er nun auch am Proctodäum auffand, einen Bildungsherd des Mitteldarmepithels erkannt; dies wurde dann durch eigene Untersuchungen von HEYMONS bestätigt, der aber von dieser Anlage, wie auch in den anderen von ihm untersuchten Fällen, mit GRABER eine ectodermale Herkunft behauptet. Auch KOROTNEFF hält sie für directe Auswüchse des Vorder- und Enddarmes, d. h. für Derivate des Ectoderms.

## 3.

Ersehnungen, die dem beschriebenen Ersatze von Anlagen bei der Entwicklung des Entoderms wesentlich ähnlich sind, finden wir auch bei der Entwicklung anderer Organe. Eins der eigenthümlichsten Beispiele dieser Art bildet die Entwicklung der Zähne bei den Säugethieren. Beim Menschen z. B. tritt die Anlage des ganzen Zahnsystems schon im 2. Monate des embryonalen Lebens als Zahnleiste auf. Diese bildet die Anlage der 20 Milchzähne; darauf entsteht im Beginne des 5. Monats hinter jedem Milchzahne aus derselben Zahnleiste die Anlage des definitiven Zahnes. Beiderlei Zähne entstehen folglich aus einer anfänglich gemeinsamen Anlage. Während die Milchzähne sich entwickeln und fungiren, bleiben die Anlagen der definitiven Zähne bekanntlich 6—12 Jahre lang latent. Auch hier sehen wir folglich eine anfänglich gemeinsame embryonale Anlage in Theile zerfallen, die einander zeitlich ersetzen; die eine entwickelt sich und fungirt, die andere bleibt ruhen und ersetzt die erste, wenn deren Thätigkeit zu Ende geht. Vergleicht man die Entwicklung der Zähne mit der des Entoderms bei den Polyeladen, *Nassa* etc., so kann man sagen, dass die großen Entodermzellen, die voll Dotter und schon im Embryo thätig sind, nachher aber in dieser Function durch andere Entodermzellen abgelöst werden, gleichsam ein »Milch-entoderm« des Embryos darstellen.

Ein ähnliches Beispiel bilden ferner die Rückenanhänge (die sogenannten Cerata) von *Acolis*: sie fallen leicht ab, da sie eine bedeutende autotomiale Fähigkeit besitzen; neben den vollständig entwickelten Cerata liegen ihre Anlagen in verschiedenen Stadien und ersetzen die durch Autotomie verlorenen allmählich, ganz wie bei den Wirbelthieren die Zähne (DAVENPORT).

Die Imaginalseiben, die zur Regeneration des Haut- und Darmepithels bei der Metamorphose der Dipteren dienen, sind augenscheinlich gleichfalls undifferenzirte Überbleibsel der ursprünglichen ectodermalen Deckschicht resp. der Darmanlage, latente Keime, lange

umentwickelt bleibende Theile der ursprünglichen embryonalen Anlagen, die nachher die aufgebrauchten Organe der gleichen Herkunft ersetzen.

Die Haufen kleiner Zellen, die bei verschiedenen Insecten zwischen dem Mitteldarmepithel zerstreut sind und als Regenerationsherde angesehen werden, sind gleichsam chronisch thätige Imaginalscheiben.

Der Mikronucleus der Infusorien, auf dessen Rechnung hin sich bei der Conjugation der Makronucleus regenerirt, ist gleichfalls eine ruhende Anlage des Kernes; auch hier kann man sagen, dass eine gemeinsame Anlage (der nach der Conjugation gebildete Kern) in Anlagen zerfällt, die einander zeitlich ersetzen (Makro- und Mikronucleus). Ähnliche Beispiele ließen sich wahrscheinlich viele auffinden, wenn man speciell in dieser Hinsicht die embryologische Litteratur durchsuchte. Die angeführten genügen aber, um auf die Analogie zwischen dem Ersatz der Anlagen, der z. B. beim Wechsel der Zähne auftritt, und dem oben angeführten Zerfall des Entoderms in zwei Anlagen — eine embryonale und eine definitive — hinzuweisen.

Die obigen Thatsachen aus der vergleichenden Embryologie können als Illustrationen und Argumente für die COHNHEIMSche Theorie der Geschwülste dienen. Bei der Entwicklung der verschiedensten Organe finden wir die Existenz »ruhender Anlagen« als Gruppen embryonaler Zellen, die lange unactiv bleiben, dann aber zu bestimmter Zeit sich weiter entwickeln und zur Neubildung des Organs führen. Wenn wir uns eine anomale Menge solcher embryonaler Anlagen oder ihre anomale Lagerung vorstellen, so müssten sie bei ihrer Entwicklung zu monströsen Neubildungen führen. Durch solche Anlagen eben wird nach COHNHEIM die Bildung von Geschwülsten hervorgerufen. Eine Geschwulst ist nach ihm eine atypische Neubildung von Gewebe, durch embryonale Anlagen hervorgerufen. ROUX fand bei der Entwicklung der Eier von *Rana* zwischen den Zellen der Keimblätter noch undifferenzirte embryonale Zellen voll Nahrungsdotter und weist auf die Analogie solcher bei der Entwicklung unverändert bleibender Zellen mit den hypothetischen embryonalen Anlagen von Geschwülsten nach COHNHEIM hin. (ROUX, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in: Arch. Path. Anat. 114. Bd. 1888.) Ähnliche Zellen lassen sich auch bei der Entwicklung der Selachier beobachten (ZIEGLER).

## 4.

VIALLETON (pag. 66 f.) hat ganz richtige Hinweise auf die Ähnlichkeit zwischen der partiellen Furchung bei Cephalopoden und der totalen inäqualen Furchung bei *Nassa* gemacht. Die Segmente der Keimscheibe von *Sepia* entsprechen den Blastomeren von *Nassa*.

Wie von letzteren an einem Eipole sich Mikromeren abspalten, so sondern auch die Segmente von *Sepia* an ihrer inneren schmälern Seite nach einander viele Embryonalzellen ab. Bei *Nassa* bilden die Überbleibsel der primären Blastomeren die entodermalen Makromeren; bei den Cephalopoden liegen nach der Furchung an der Peripherie der Keimscheibe die Reste der primären Segmente als breite, große Zellen, die an ihrem äußeren Ende mit der dünnen Plasmaschicht des übrigen, nicht gefurchten Theiles des Eies zusammenfließen. Diese Reste der primären Segmente, denen VIALLETON den Namen Blastocoenen gab, entsprechen zweifellos den entodermalen Makromeren von *Nassa*.

Hier aber beginnen die Unterschiede. Erstens liefern die Blastomeren von *Nassa* sowohl ectodermale als auch mesodermale Elemente. Bei *Sepia* und *Loligo* bilden alle von den inneren Enden der Furchungssegmente abgeschiedenen Zellen, die eine Schicht bilden, das Ectoderm des Embryos. Das Mesoderm bildet sich nicht von den Furchungssegmenten, wie bei *Nassa*, sondern erst durch secundäre Theilung der ectodermalen Zellen, wodurch eine Verdickung am Rande der Keimscheibe entsteht. Die 2. Zellschicht, die sich hierbei bildet und unter den ectodermalen Zellen liegt, ist das Mesoderm.

Zweitens — und dies ist besonders wichtig — sondert sich bei *Nassa* von den 4 ersten Blastomeren nach der Bildung des Ecto- und Mesoderms noch die Anlage der endgültigen Entodermzellen ab, und erst noch später degeneriren ihre Reste. Bei den Cephalopoden geschieht dies nicht: die Blastocoenen, d. h. die an der Peripherie der Keimscheibe übrig gebliebenen Theile der primären Segmente, bilden nicht das definitive Entoderm. Auch bei den Cephalopoden, wie bei *Nassa*, sondern sich von den entodermalen Makromeren (Blastocoenen) kleinere Zellen ab. VIALLETON hat richtig auf die Ähnlichkeit zwischen beiden Embryonen hingewiesen: von *Nassa* bei der Bildung der definitiven Entodermzellen, und der Cephalopoden, wenn die Epibolie beginnt, d. h. wenn der Rand der Keimscheibe das Ei umwächst und dabei die aus den Blastocoenen gebildeten großen peripheren Zellen bedeckt (vgl. Taf. 6 Fig. 6—10 und oben pag. 189 Figur 5). Aber bei *Nassa* dienen die Zellen des definitiven Entoderms zur Bildung des Darmes; bei den Cephalopoden geht aus den Derivaten der Blastocoenen die Hülle des Dotterorgans hervor, eines provisorischen Organs, das nur im Embryo existirt und keinen Antheil an dem Aufbau seiner Organe nimmt.

Folglich degeneriren bei den Cephalopoden die Elemente, die den entodermalen Makromeren von *Nassa* entsprechen, völlig und bilden nicht die Anlage des definitiven Entoderms.

VIALLETON hat richtig in der Dottermembran der Cephalopoden das Entoderm des Embryos erkannt; den Zellen aber, aus denen sich das Epithel des Mitteldarmes bildet, schreibt er, wie auch BOBRETZKY, indem er auf dem physiologischen Standpunkte steht, gleichfalls die Bedeutung des definitiven Entoderms zu. Er hätte sehr gern den Zusammenhang dieser Zellen mit denen der Dottermembran festgestellt, bekennt aber aufrichtig, dass er sich nicht davon überzeugen konnte. Auch KORSCHOLT versuchte diesen Zusammenhang zu constatiren, aber, wie wir oben gesehen haben, erfolglos.

Die Anlage des Mitteldarmes hat bei *Loligo* keine Beziehungen zu den Zellen der Dottermembran oder zu den Blastocoenen des Embryos überhaupt. Sie bildet sich zu bestimmter, sehr später Zeit durch Differenzirung einiger Zellen aus der Schicht, die aus ectodermalen Zellen entstanden ist und zweifellos das Mesoderm liefert.

Bei *Nassa* zerfallen die zu Ende der Furehung übrig gebliebenen Makromeren in 2 Theile: in definitive Entodermzellen und in einen zu Grunde gehenden Rest. Bei den Cephalopoden trennen sich von den entsprechenden Blastocoenen keine Entodermzellen ab, und die davon abstammenden Zellen gehen alle im Embryo zu Grunde. Bei *Nassa* degenerirt das Entoderm (wie bei *Sympodium*, *Discocelis* u. a.) nur zum Theil, bei den Cephalopoden ganz.

Die Zellen, die bei *Loligo* die Anlage des Mitteldarmes bilden, kann man nur dann für Entoderm halten, wenn man auf dem physiologischen Standpunkte steht, d. h. wenn man die Keimblätter ihrer Function, ihren Derivaten nach bestimmt und eben das, woraus sich das Mesenteron bildet, für Entoderm erklärt. Wenn man aber die Keimblätter als einen morphologischen Begriff auffasst, im Entoderm ein bestimmtes Resultat der Eifurehung sieht und die Frage nach seiner Function nicht vorher bestimmt, so ist die Anlage kein Entoderm, und der Mitteldarm der Cephalopoden mit allen seinen Derivaten ist zweifellos mesodermaler Herkunft.

Man kann aber diese Frage auch anders auffassen, und vielleicht richtiger: bei den Cephalopoden degenerirt in Folge der übermäßigen Anhäufung von Nährdotter das Entoderm vollständig, regenerirt sich aber später zur Bildung der entodermalen Organe aus dem Mesoderm.

Damit eine solche Erklärung einige Wahrscheinlichkeit gewinne, muss man wissen, ob überhaupt eine Abweichung vom normalen Typus in der Entwicklung irgend welcher Organe des Embryos möglich ist. Kann ein Organ, das unter typischen Bedingungen sich aus bestimmten Elementen entwickelt, z. B. aus dem gegebenen Keimblatte, wenn irgend eine force majeure diesen normalen Gang hemmt, sich einen anderen Weg bahnen und aus anderen Elementen, aus einem anderen Keimblatte entstehen?

Die Thatsachen der vergleichenden Embryologie, und zwar die Beobachtungen über ungeschlechtliche Fortpflanzung und über Regeneration von Organen bei verschiedenen Thieren, geben uns einiges Material zur Beantwortung dieser Frage.

Seit LANKESTER weisen die Autoren auf die Ähnlichkeit der Kerne der Dottermembran bei Cephalopoden mit denen des sogenannten Periblastes bei den Fischen hin. Ich unternehme es nicht, eine Analogie zwischen der Furchung und Keimblattbildung bei den Cephalopoden und den Vertebraten durchzuführen; in dieser Hinsicht sind die Beobachtungen — besonders was die Entwicklung der Selachier betrifft — noch zu widerspruchsvoll (es genügt, auf die Meinung hinzuweisen, wonach die Dotterkerne der Selachier die Kerne der überzähligen Spermatozoen sind). Wenn man sich aber an eine der letzten Arbeiten über die Entwicklung des Periblastes bei den Knochenfischen hält (ZIEGLER, die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. in: Anat. Anzeiger 12. Bd. 1896), so ist die Ähnlichkeit mit den Cephalopoden vollständig. Diese Kerne des Periblastes bilden sich an der Peripherie der Keimscheibe in Zellen, die vom Blastoderm getrennt sind, aber direct in die allgemeine Plasmaschicht der Eier übergehen, also den Blastocoenen der Cephalopoden entsprechen. Später wandern die Elemente der Keimscheibe, indem sie das Ei umwachsen, über die Kerne des Periblastes hin — ganz wie bei den Cephalopoden. Und wie bei den Cephalopoden die peripheren Zellen, die Blastocoenen, die nicht vollständig vom Protoplasma der Dotterhälfte des Eies geschieden sind, den dotterreichen Makromeren von *Nassa* entsprechen, so entsprechen bei den Teleostei nach ZIEGLER, der sich in dieser Hinsicht auf viele andere Autoren stützt, die peripheren Zellen der Keimscheibe, die mit dem Plasma der ungefurchten Eihälfte verschmelzen, den dotterreichen Makromeren der Ganoiden-Eier, die sich total inäqual furchen.

##### 5.

Nachdem die Keimblättertheorie zum allgemein angenommenen Dogma der vergleichenden Embryologie geworden war, herrschte die Meinung, dass auch bei der ungeschlechtlichen Entwicklung (Knospung) sich derselbe Gang wiederholen müsse, wie bei der Entwicklung aus dem Ei; es schien unmöglich, dass ein und dasselbe Organ auf zwei verschiedenen Wegen entstände, und man hielt es

für notwendig, dass bei der Knospung beide Keimblätter des mütterlichen Organismus Theil nähmen. Jedoch haben die Untersuchungen der letzten Jahre dieses Dogma erschüttert und lassen glauben, dass in einigen Fällen entsprechende und zweifellos homologe Organe in nahen Thiergruppen oder selbst bei derselben Species sich wirklich auf verschiedenen Wegen und aus verschiedenen Keimblättern bilden können.

Im Allgemeinen betheiligen sich an der Knospung der Cölenteraten beide histologische Blätter des Mutterorganismus, das Ectoderm und Entoderm. Aber bei den Margeliden *Rathkea octopunctata* und *Lixzia Claparedei*, wo die neuen Medusen aus den Wänden des Magenstieles (Manubriums) sprossen, beobachtete CHUX eine interessante Abweichung von dieser Regel. Bei ihnen nämlich hat das Entoderm des Manubriums gar nichts mit der Bildung der Knospe zu thun, sondern diese entsteht ausschließlich durch Proliferation ectodermaler Zellen, die durch die Stützlamelle fortwährend scharf vom Entoderm geschieden sind. In der Knospe bildet sich dann durch Differenzirung ihrer eigenen Zellen das neue Entoderm der jungen Meduse. In diesem Falle also geht das Entoderm der Knospe aus dem Ectoderm des Mutterthieres hervor, es geschieht also eine Art Regeneration des Entoderms. Das Gastrovascularsystem der Knospe bildet sich gleichfalls vollkommen unabhängig von dem der Muttermeduse und ist damit in keiner Weise verbunden.

Dieser sonderbare Fall führte CHUX zu dem Schlusse, dass »den Keimblättern weder histologische, noch auch organogenetische Prädispositionen eigen sind«, zu einem Gedanken, den ich vollkommen mit ihm theile.

Die Knospung bei den zusammengesetzten Aseidien hat schon längst die Aufmerksamkeit der Forscher durch die Schwierigkeit, sie mit der Theorie der Keimblätter und der Lehre von ihrer Specificität in Einklang zu bringen, auf sich gelenkt. Wenden wir uns an eine der letzten Arbeiten, nämlich die von HJORT, so sehen wir, dass bei den Botrylliden die Anlage der Knospe aus 2 concentrischen Blasen besteht. Die äußere bildet sich direct aus dem Ectoderm, die innere durch Ausstülpung des parietalen Blattes der Peribranchialhöhle des Mutterthieres. Die äußere wächst und liefert nur die ectodermale Wandung der Knospe; aus der inneren hingegen entstehen alle Organe des neuen Thieres: Darm, Peribranchialsack, Hypophysis, Endostyl und Nervensystem. Da die innere Blase der

Knospe die directe Fortsetzung des Peribranchialsackes des Mutterthieres ist, der letztere aber bekanntlich im Embryo sich aus dem Ectoderm entwickelt, so ist folglich bei *Botryllus* die Knospe mit allen ihren Organen ausschließlich das Product des Ectoderms.

Bei *Polyclinum*, einer anderen zusammengesetzten Aseidie, besteht die Knospe gleichfalls aus einer äußeren und einer inneren Blase; jene bildet sich auch hier aus dem Ectoderm des Mutterthieres; die innere dagegen, die alle Organe der Knospe liefert (auch das Nervensystem), aus dem Epicard, einem zweifellos entodermalen Organe, das im Embryo als Ausstülpung des Darmes entsteht.

Somit bilden sich bei der Knospung der zusammengesetzten Aseidien alle wichtigen Organe des neuen Thieres in dem einen Falle (*Botryllus*) aus dem Ectoderm des Mutterthieres (d. h. aus Organen ectodermaler Herkunft), im anderen (*Polyclinum*) aus dem Entoderm oder entodermalen Organen. Hier können demnach bei der Knospung beide primären Keimblätter in der Bildung der Organe einander ersetzen.

Ich könnte auch die Beobachtungen von F. WAGNER und RIEVEL über die Regeneration des Darmes bei einigen Würmern anführen, wenn nicht ihre Bedeutung durch WAGNER selbst in Zweifel gezogen worden wäre. Nach WAGNER bildet sich der Pharynx bei den Rhabdocölen embryonal durch Einstülpung des Ectoderms; bei der Regeneration des Thieres nach künstlicher Theilung hingegen entsteht das neue Epithel des Schlundes aus Parenchymzellen, die zwischen den Organen liegen, d. h. aus mesodermalen Elementen. Bei *Lumbriculus*, einem Oligochäten, bilden sich Vorder- und Enddarm (Stomo- und Proctodäum) embryonal vom Ectoderm; bei der Regeneration des Darmes in Thieren, denen das Vorder- oder Hinterende abgeschnitten war, ergänzen sich beide Theile des Darmes aus dem entodermalen Epithel des Mitteldarmes. RIEVEL hat die Angaben WAGNER's an einigen anderen Würmern geprüft, die regenerationsfähig waren (*Ophryotrocha puerilis*, *Nais proboscidea*, Lumbriciden) und war zu demselben Resultate gelangt. Darauf aber schwächte WAGNER die Bedeutung seiner Beobachtungen stark ab, indem er zeigte, dass bei *Lumbriculus* die Regeneration des Vorderdarmes aus dem Mitteldarm nur zeitweilig ist. Die Ränder des Darmes verwachsen mit dem Rande der Körperwand, und es bildet sich ein temporärer Mund; dieser schließt sich aber nachher wieder, und das neue Stomodäum entsteht durch typische Einstülpung von der Haut aus, somit auf demselben Wege, wie im Embryo. Danach bedürfen auch alle übrigen von WAGNER und RIEVEL beschriebenen Fälle einer Regeneration des Vorder- und Enddarmes nicht aus Ectodermzellen der Nachuntersuchung. (F. v. WAGNER. Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. — RIEVEL, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd. 1896. — F. v. WAGNER, Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*. in: Z. Anzeiger 20. Bd. 1897.) GUSTAV WOLFF (Entwicklungs-

physiologische Studien. 1. Die Regeneration der Urodelenlinse. in: Arch. Entwicklungsmech. 1. Bd. 1895) stellte sich die Frage, »ob es möglich ist, einen Entwicklungsvorgang zu zwingen, sich in principiell anderer Art, als es normaler Weise geschieht, zu vollziehen und doch zum gleichen Ergebnis zu führen«. Die Richtigkeit seiner Annahme bewies er an der Regeneration der Linse bei den Urodelen. Während nämlich im Embryo die Linse aus dem Ectoderm der Haut unabhängig von der Augenblase entsteht, regeneriert sie sich nach operativer Entfernung beim *Triton* unabhängig von der Haut: als Herd der Neubildung dient das Epithel des Irisrandes, das sich aus der ursprünglichen Augenblase gebildet hat, also ganz anders, als im Embryo. Obgleich das Beispiel eigentlich nicht zu der von mir behandelten Frage passt — ob die Keimblätter einander in der Bildung der Organe ersetzen können —, da sich die Linse ja in den beiden Fällen aus Zellen ectodermaler Herkunft entwickelt, so hat WOLFF's Beobachtung immerhin für uns ein Interesse, da sie die Frage beantwortet, ob ein Organ, wenn sich seiner normalen Entwicklung Hindernisse in den Weg legen, diese umgehen könne. Gerade dies sehe ich bei der Entwicklung des Mitteldarmes bei den Cephalopoden verwirklicht.

Wenn somit Beobachtungen über ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration uns annehmen lassen, dass die Keimblätter in gewissen Fällen einander ersetzen, und gleiche Organe sich auf verschiedenen Wegen bilden können, so sehe ich keinen Grund ein, warum wir diesen Schluss nicht auch auf die Embryogenese ausdehnen dürfen.

Ein je früheres Stadium des Organismus wir nehmen, um so bedeutender sind seine plastischen Kräfte, um so stärker ist, wenigstens potentiell, seine regenerative Fähigkeit. Und wenn irgend welche mechanische Ursachen einem der Keimblätter daran hinderlich sind, seine normale Thätigkeit zu zeigen, so haben wir nicht das Recht, a priori zu verneinen, dass ein anderes Keimblatt ihm zu Hilfe kommen und es in der Entwicklung der entsprechenden Organe ersetzen könne. Nach meiner Vorstellung haben wir einen solchen Fall in der Entwicklung von *Loligo* vor uns. Die Ursache, die hier die normale Thätigkeit des Entoderms verhindert, ist die unmäßige Anhäufung von Nährdotter. Oben pag. 88 ff. habe ich Beispiele dafür angeführt, welche beweisen, dass eine Überhäufung mit Nährmaterial im Eie die Zerstörung oder Degeneration der Theile des Entoderms zur Folge hat, die ihre Verdauung und Assimilation im Embryo besorgen. Bei *Loligo* übernimmt das ganze Entoderm diese Aufgabe, verliert in Folge dessen seine histogenetische Fähigkeit und degeneriert. Dann ersetzen dasselbe einige Zellen der mesodermalen Schicht und »regenerieren« die Darmanlage, die »verblüht ist, eh sie erblühte«. Wir hätten hier eine Analogie mit der oben beschriebenen Regeneration des Schlundes bei den

Turbellarien, wo der verlorene Pharynx — ein entodermales Organ — sich aus dem Mesoderm des Parenchyms neu bildet. Da aber im Embryo von *Loligo* das Entoderm zu Grunde geht, ehe es noch den Darm bildet, so müsste man seine Bildung aus Mesodermzellen mit Roux nicht Regeneration, sondern Postgeneration nennen.

Eine analoge Erscheinung bildet vielleicht jenes vollständige Abwerfen des Ectoderms, das bei der Entwicklung von *Spongilla* und der Trematoden beschrieben wird, es könnte als Degeneration des Ectoderms mit nachheriger Regeneration aus dem Entoderm aufgefasst werden.

BARFURTH (Versuche über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. in: Anat. Anzeiger Ergänzungsheft z. 8. Jahrg. 1893) machte Experimente an künstlich verwundeten Gastrulae von Amphibien und kam zu dem Schlusse, dass die beiden primären Keimblätter dabei nicht einander ersetzen oder regeneriren können. Beide Blätter haben spezifische Eigenschaften, die zwischen ihnen einen scharfen Gegensatz bilden; sie sind functionell verschiedenen (Specificität der Keimblätter). Zu einem ähnlichen Resultate kam DRIESCH in Bezug auf die Keimblätter der Seeigel (Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd.).

Gegen diese Schlüsse könnte man aber einwenden, dass 1) die regenerative Fähigkeit der Keimblätter vielleicht nicht bei allen Thieren in gleichem Maße ausgeprägt wäre, und 2) Experimente, die dem Embryo grobe mechanische oder andere Insulte zufügen, vielleicht nicht die Bedingungen für das Hervortreten der regeneratorischen Thätigkeit der Embryonalschichten in sich tragen. In dieser Hinsicht haben Beobachtungen, wie die oben angeführten von Cölenteraten und Ascidien, über die normale Entwicklung in der Natur mehr Bedeutung, als Experimente über die Entwicklung verletzter Embryonen unter unnatürlichen Bedingungen.

Wenn die von mir gegebene Erklärung richtig wäre, so könnten wir auch andere ähnliche Fälle im Thierreiche erwarten. Bei den Insecten z. B. bilden das eigentliche, primäre Entoderm zweifellos die den Dotter verdauenden Dotterzellen, wenigstens ein Theil derselben (die aus dem Blastoderm in den Dotter übergehen); bei *Gryllotalpa* ordnen sie sich sogar an der Bildungsstätte des Mitteldarmes zu einem Epithel an und erinnern an die dotterreichen Zellen des Darmes von *Astacus*. Allein alle diese Zellen degeneriren und haben nichts mit der Bildung des definitiven Mitteldarmes zu thun: er bildet sich aus anderen Anlagen. Und wenn GRABER und HEYMONS Recht haben mit ihrer Behauptung, dass diese Anlagen ectodermal sind (im einfachsten Falle eine directe Fortsetzung des Vorder- und Enddarmes), so hätten wir bei den Insecten einen ganz analogen Fall mit *Loligo*. Wir könnten sagen, dass auch bei ihnen in Folge der Anhäufung von Nährdotter das ganze Entoderm

degenerirt und in der Entwicklung des Mitteldarmes durch ein anderes Keimblatt — hier das Ectoderm — ersetzt wird.

Vielleicht tritt auch bei einigen Gastropoden eine ähnliche Erscheinung auf. Nach den Zeichnungen und Beschreibungen in der bekannten Arbeit BOBRETZKY'S (1) finden wir bei *Natica* eine typische Invaginationsgastrula mit typischen, großen Entodermzellen; aus diesen gehen Leber und Darm hervor, während der Vorderdarm sich durch Einstülpung des Ectoderms bildet. *Nassa* hat, wie wir oben gesehen haben, eine epibolische Gastrula; von den großen entodermalen Makromeren sondern sich nach einander die Zellen des Mesoderms und des definitiven Entoderms ab; darauf degenerirt

Fig. 9.

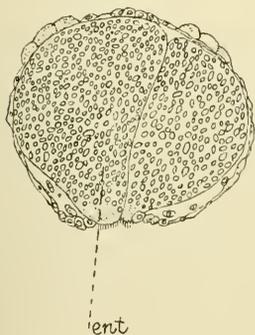


Fig. 10.

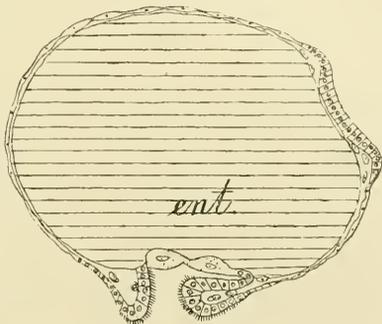


Fig. 11.

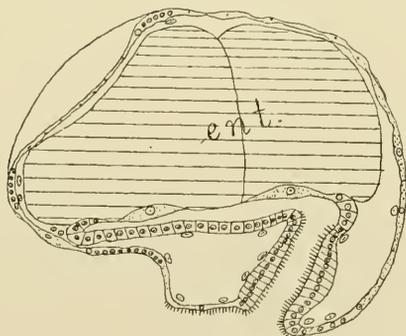


Fig. 9—11. Die Bildung des Darmes bei *Fusus* nach BOBRETZKY.  
ent. Entoderm. Der Darm bildet sich durch Auswachsen des Stomodäums.

der Rest. Sehr verschieden aber geschieht die Entwicklung von *Fusus*, die gleichfalls von BOBRETZKY untersucht wurde (Fig. 9—11).

Auch hier haben wir eine epibolische Gastrula; 4 große Makromeren werden vom Ectoderm umwachsen, liefern aber weder das Mesoderm noch — so weit man urtheilen kann — das definitive Entoderm. BOBRETZKY hält sie (zweifellos fälschlich) auch gar nicht für Entoderm; nach ihm bildet sich dieses durch Einstülpung des Ectoderms in der Richtung zu den innen liegenden Makromeren. Der äußerste Theil dieser Einstülpung liefert das Stomodäum, der innere das Entoderm, das Magen, Darm und Leber bildet. »Aus diesem geht hervor« (pag. 127), »dass hier das Entoderm anfänglich keineswegs scharf von dem Ectoderm abgegrenzt ist, und man zwischen beiden Keimblättern nur ganz fictive Grenzen stellen kann, indem man die zur Bildung des Ösophagus dienende Zellschicht als dem Ectoderm, und die die übrige Verdauungshöhle ausmachende Schicht als dem Entoderm angehörend betrachtet.«

Die 4 großen Makromeren, auf welche die Darmanlage hinwächst, werden vom Autor gar nicht in Rechnung gezogen. Und gerade sie entsprechen wohl zweifellos den entodermalen Makromeren von *Nassa*; aber während letztere das Mesoderm und Darmepithel liefern, erzeugen sie bei *Fusus* keine Elemente des Embryos, sondern sind gleichsam ein provisorisches Organ des Embryos — das Dotterorgan. Der Darm hingegen bildet sich durch einfaches Auswachsen des Stomodäums, dem BOBRETZKY den Namen Entoderm, augenscheinlich nicht seiner Bildungsart, sondern seinem weiteren Schicksale nach, giebt. Ich sehe aber auch hierin die Möglichkeit einer Analogie mit der Entwicklung von *Loligo*: bei *Nassa* degenerirt ein Theil des Entoderms, der Rest wird für die Bildung des Darmes verwandt; bei *Fusus* scheint das ganze Entoderm zu degeneriren und eine Postgeneration des Darmes aus dem Ectoderm stattzufinden, wie bei den Insecten.

BOBRETZKY blieb das Schicksal der Kerne der 4 Dottermakromeren von *Fusus* unbekannt. Er »glaubt annehmen zu können«, dass sie endgültig mit dem zugehörigen Theile des Protoplasmas sich der wachsenden Darmwand anfügen. Nach Allem zu urtheilen, was wir von Furchungszellen wissen, die voll Dotter sind und ihn verdauen, dürfen wir eher ihre Zerstörung erwarten.

Natürlich sind das Alles Annahmen, die nur durch directe Beobachtungen bestätigt oder abgewiesen werden können.

In wie weit Auseinandersetzungen, wie die oben angeführten, für die Embryologie der Wirbelthiere Verwendung finden könnten, diese Frage werde ich hier nicht berühren; da ich keine persönlichen

Erfahrungen über die Embryogenese der Wirbelthiere habe, so wage ich es fürs Erste nicht, Schlüsse aus den sich widersprechenden Angaben der Autoren zu ziehen. Ich will nur auf folgende Meinung ED. VAN BENEDEN's hinweisen, der zufolge »das sogenannte zweiblättrige Stadium der Keimblase der Säugethiere dem Blastulastadium der Amphibien entspricht. Die obere Schicht nenne ich Blastophor (Keimschicht, formation germinative); sie ist der oberen gefurchten Halbkugel der Amphibien homolog. Die untere Schicht, der unteren weniger gefurchten Halbkugel der Amphibien entsprechend, heiße ich Lecitophor. Diese Auslegung findet ebenfalls Anwendung für die Sauropsiden, bei welchen die Epibolie wegen der größeren Masse des Dotters sich viel später vollendet. Die zwei primitiven Schichten des Hühnchens, wie sie seit PANDER und v. BAER bekannt, sind keine morphologischen Einheiten, die mit dem Ectoderm und dem Entoderm des *Amphioxus* zu vergleichen wären. Die innere Schicht ist nur Dotterentoblast (Lecitophor), die äußere Schicht die gemeinsame Anlage des Epiblastes, des Archenterons, der Chorda, des Mesoblastes und des Dotterpfropfes«.

Der Lecitophor ist somit das degenerirende Entoderm. Wie es scheint, degenerirt das Entoderm in den dotterreichen Eiern der Wirbelthiere bedeutend.

Mit KOWALEVSKY & MARION (in ihrer Arbeit über die Entwicklung der Aleyonarien), CHUN, KÖLLIKER (2), HEYMONS und Anderen komme ich also zu dem Schlusse, dass zwischen den Keimblättern keine tiefen physiologischen und histogenetischen Unterschiede existiren. Bei Cölenteraten finden K. & M. »une véritable identité physiologique des deux feuilletts«, die sich in ihrer Fähigkeit offenbart, gleiche histologische Elemente zu produciren. Eine solche physiologische Gleichberechtigung, wenigstens eine potentielle, muss auch zwischen den Keimblättern der höheren Metazoen existiren; hierauf weist sowohl die oben angeführte Fähigkeit der Keimblätter hin, einander in der Entwicklung der Organe zu ersetzen, als auch die sonderbare Eigenschaft des Ectoderms, in gewissen Fällen die Ernährung des Embryos zu übernehmen, die normal dem Entoderm obliegt. Und wenn auch in den allermeisten Fällen das Entoderm und Ectoderm auf besonderen Entwicklungswegen fortschreiten und immer nur streng bestimmte Organcomplexe entstehen lassen, so muss dies von beständig sich wiederholenden, in weitem Sinne mechanischen Entwicklungsbedingungen abhängen, nicht aber von inneren Lebenseigenschaften der Zellen der beiden Blätter. Eine

Veränderung dieser Bedingungen nach der einen oder anderen Richtung kann sogleich die schlummernden Eigenschaften der Keimblätter zur Thätigkeit erwecken und zu einem Entwicklungsgange führen, der vom normalen weit verschieden ist. Jedes Keimblatt kann auch nach seiner Differenzirung noch genug ursprüngliche Embryonalanlagen enthalten, genug plastische Kräfte, um im Nothfalle Elemente zu bilden, die normal aus einem anderen Keimblatte entstehen. Alsdann kommt es gleichsam zu einer Regeneration der Keimblätter.

## VII.

### Was ist das Cölom?

Der zuerst von HATSCHKE ausgesprochene und von ED. MEYER zu einer ganzen Theorie ausgearbeitete Gedanke, dass die Cölohmöhlen der höheren Metazoen sich aus den Genitalhöhlen (Gonaden) der Turbellarien entwickelt haben, findet nicht die mindeste Stütze in der Embryologie der Arthropoden und Mollusken. Indem er den Bau eines jungen Anneliden mit dem einer erwachsenen Turbellarie vergleicht, sagt MEYER (2): »hier wie dort finden wir zwischen Darm und Haut, in einem Mesenchymgewebe eingebettet, solide oder sich aushöhlende Zellencomplexe, hier die Geschlechtsdrüsen, dort die Mesodermsomite, von welchen in beiden Fällen die Kopfreion frei bleibt. Meines Erachtens sind nun auch wirklich die hier verglichenen Bildungen der Anneliden und Turbellarien genetisch von einander direct ableitbar, denn für sämtliche mesenchymatische Organe der ersteren, sowohl im larvalen als im ausgebildeten Zustande, lassen sich durchaus entsprechende Bildungen im Parenchym der letzteren namhaft machen, und die paarigen, metameren Peritonealsäcke, welche aus den Mesodermsomiten hervorgehen, die secundäre Leibeshöhle einschließen und an bestimmten Stellen die Geschlechtsproducte erzeugen, können als Geschlechtsfollikel mit stark vergrößerter Follikelhöhle und vielfach differenzirten Wandungen gedeutet werden«.

Aus dieser ersten Analogie ergibt sich weiterhin folgende weite Verallgemeinerung: »wenn nämlich bei den Anneliden die Peritonealsäcke nebst allen Derivaten, sowie den Segmenthöhlen in ihnen von den Geschlechtsdrüsen ihrer Vorfahren abzuleiten sind, so wird auch den ontogenetischen Entwicklungsstadien jener, den Mesodermsomiten und Mesodermstreifen, und schließlich, consequenter Weise,

auch ganz allgemein dem secundären oder cölomatischen Mesoderm aller Metazoen, die ein solches besitzen, die ursprüngliche Bedeutung von einem Geschlechtsgewebe, von Gonaden, zukommen müssen«.

In wie weit diese Hypothese den embryologischen Thatsachen widerspricht, erhellt besonders aus dem kurzen Résumé, das der Autor in der Warschauer Naturforschergesellschaft machte (MEYER 1). Dort lesen wir: »bei allen Metazoen, außer den Cölenteraten, wo sich eigentlich noch kein echtes mittleres Blatt gebildet hat, entwickeln sich die Genitalproducte oder -Drüsen, wie bekannt, aus dem Mesoderm, richtiger aus einem besonderen Theile desselben. Das mittlere Blatt ist aus 2 heterogenen Theilen zusammengesetzt: aus einem embryonalen Parenchym, Mesenchym oder primären Mesoderm, das nur die Summe von Anlagen sehr verschiedener Organe ist, und aus Genitalgewebe oder secundärem Mesoderm, das bei den niederen Würmern nur als Genitaldrüsen auftritt; bei den höheren aber, gleichwie bei allen Cölomaten überhaupt, entspricht diesem Theile des Mesoderms das ganze Peritoneum mit allen seinen Derivaten, das direct aus den epithelialen Wänden der Genitaldrüsen entstanden ist, deren Follikelhöhle sich so sehr ausgeweitet hat, dass sie die primäre Leibeshöhle verdrängte und so zu der sogenannten secundären Leibeshöhle oder zum Cölom wurde. Wirklich entstehen, so weit bis jetzt bekannt, bei allen Thieren mit secundärer Leibeshöhle die Genitalproducte direct oder indirect aus dem peritonealen Epithel«.

Oben haben wir indessen manche Beispiele angeführt, wo die Anlagen der Genitaldrüsen sich nicht aus dem Mesoderm und nicht aus dem peritonealen Epithel bilden: *Sagitta*, *Lernaea*, *Phalangium*, *Scorpio*, verschiedene Insecten, *Loligo* und *Sepia*. Und diese vereinzelt Beispiele haben eine viel größere Kraft, als es auf den ersten Blick scheinen mag. Denn augenscheinlich darf man, wenn die gleiche Entwicklungsart der Genitalanlage bei *Phalangium* und *Scorpio* erwiesen ist, sie mit aller Gewissheit auch bei den anderen Arachniden zu finden hoffen; was für eine ganze Reihe einzeln untersuchter Insecten richtig ist, muss für alle zutreffen. In allen diesen Fällen aber finden wir die typische Entwicklung des Cöloms ganz unabhängig von den Genitalanhängen. So bilden sich bei *Loligo* ein Paar Cölomhöhlen, die sich später zu einer in den mittleren Stadien enorm weiten Höhle vereinigen. Indessen liegt die kleine Gruppe Geschlechtszellen unabhängig vom Cölom ganz hinten im Embryo, und erst später erreicht die Pericardial- (Cölom-)höhle die Genital-

anlage, umgiebt sie mit ihrem Epithel, und dann gewinnt das Ganze das Aussehen, als ob die Genitalzellen in der Peritonealwand des Cöloms lägen. Ähnliches wird bei den Insecten beobachtet: am hinteren Ende des Keimstreifens liegt die Genitalanlage; nach vorn davon entsteht eine Reihe paariger Cölomhöhlen, und erst später werden die Geschlechtszellen zu Theilen der Wände dieser Höhlen. In diesem Falle darf man von den Cölomhöhlen denken, was man will, aber gewiss nicht sagen, dass sie durch Auswachsen der Genitalhöhlen gebildet werden, denn bei ihrer Entwicklung stehen die Cölomhöhlen in gar keiner Beziehung zu den Anlagen der Genitaldrüsen. Letztere bleiben (bei *Phalangium*, *Scorpio* und *Loligo*) im Embryo stets eine compacte Masse und erweitern sich erst in der Larve, wenn die Cölomhöhlen schon stark reducirt sind.

In gleicher Weise giebt es auch bei den Wirbelthieren, wo die Bildung der Genitalanlage gewöhnlich dem peritonealen Epithel zugeschrieben wird, Hinweise darauf, dass die primären Genitalzellen nur in diesem Epithel liegen, sich aber nicht aus ihm differenziren; von der selbständigen Entstehung der Genitalzellen sprach NUSSBAUM nach Beobachtungen an *Rana fusca* schon 1880 (vgl. gleichfalls EIGENMANN).

Somit findet die Hypothese, dass das secundäre Mesoderm aus den epithelialen Wänden der Genitaldrüsen entstanden sei, deren Höhlen sich in Cölom verwandelt hätten, in der Embryogenese der Arthropoden und Mollusken keine Bestätigung, da bei ihnen ein typisches Cölom existirt, ohne dass die Genitalzellen sich aus dem peritonealen Epithel entwickeln.

Man könnte behaupten, die mesodermalen Somite mit ihren Höhlen hätten anfänglich die Bedeutung von Genitalgewebe gehabt, sie aber allmählich verloren und wären als Rudimente der Genitalanlage übrig geblieben, die wiederum an einer anderen Stelle auftauchte, wenn nicht die Entwicklung der Genitalzellen aus den Zellen des peritonealen Epithels, das aus mesodermalen Somiten entstanden ist, eins der Grundargumente der Theorie wäre. Indessen ist gerade dieses Argument, wie wir gesehen haben, hinfällig.

Mir scheint es, dass die Entstehung und Bedeutung der Cölomhöhlen der Metazoen genug durch die Functionen selbst, denen sie später dienen, erklärt wird. Bei allen Thieren mit secundärer Leibeshöhle steht diese in Verbindung mit den Nieren und nimmt an ihrer Bildung Theil; bei den Thieren, wo die Cölomhöhle auch im erwachsenen Zustande klar genug ausgeprägt und nicht reducirt ist,

ist sie excretorisch thätig. Die excretorische Bedeutung der Cölohmöhle und ihres Epithels bei den Anneliden steht nach den Arbeiten MEYER's (3) und EISIG's außer Zweifel<sup>1</sup>. Zuerst sprach sich GROBBEN 1888 deutlich genug und kategorisch für die excretorielle Bedeutung der Cölohmöhle überhaupt bei Thieren auf Grundlage seiner vieljährigen genauen Beobachtungen über die peritonealen (pericardialen) Drüsen aus. Ohne in Abrede zu stellen, dass die Cölohmflüssigkeit, wenn sie Zellen und Eiweißstoffe enthält, auch als Vermittlerin bei der Ernährung, besonders aber bei der Athmung der Gewebe dienen kann, schreibt ihr GROBBEN (1) dennoch eine ursprünglich excretorielle Bedeutung zu und behauptet ausdrücklich, allerdings mehr vom morphologischen Standpunkte aus, man dürfe die Cölohmflüssigkeit nicht, wie so oft, Lymphe oder Hämolymphe nennen, d. h. mit der ernährenden Flüssigkeit der Gewebelacunae, die sich in der primären Leibeshöhle bilden, verwechseln.

Diese Anschauung über die physiologische Bedeutung der Cölohmöhle kann auch auf das Auftreten derselben im Embryo erweitert werden. Wir sehen, dass sich bei den Embryonen der Metazoa coelomata zwei Höhlen bilden: das Blutsystem, worin die Nährflüssigkeit circulirt, und das ganz davon abgeschlossene Cölohm, worin sich zwar auch Flüssigkeit ansammelt, aber eine Flüssigkeit, die wohl die Excrete des Embryos enthält. Bei den Embryonen der Cephalopoden unterscheidet sich der Inhalt des Cölohms scharf von dem der Blutgefäße durch den Mangel an Eiweißstoffen. Die Entwicklung der Pericardialhöhle selbst, die in dem mittleren Stadium eine ungeheure Ausbildung erlangt, wird bei den Cephalopoden wohl durch die bedeutende Anhäufung von Flüssigkeit in derselben verursacht, die von den Nierenanlagen bei Fehlen jeglicher embryonaler Excretionsorgane gesammelt wird. Später, wenn die Niere sich schon nach außen öffnet (ich habe dieses allerdings nicht direct beobachtet), fällt die Pericardialhöhle sogleich zusammen und nimmt sehr an Umfang ab. Sie dient hier gleichsam als zeitweilige, embryonale Harnblase.

<sup>1</sup> Bei den Echinodermen, wo die Cölohmöhle und ihr Derivat — das Ambulacralsystem — eine so außergewöhnliche Ausbildung erreichen und ganz speciellen Zwecken dienen, unterse heidetsich die Flüssigkeit in ihnen scharf vom Blute durch die Armuth an Eiweißstoffen, wesswegen auch, wie bei den Embryonen von *Loligo*, auf Schnitten die Gefäße voll körnigen Niederschlages sind, die übrigen Höhlen hingegen leer. Vgl. LANG, Vergleich. Anatomie.

Bei *Peripatus*, den Crustaceen und bei *Phalungium* sind die Cölomhöhlen bei den Embryonen mehr oder weniger bedeutend entwickelt; später reduciren sie sich und im erwachsenen Zustande bestehen ihre Reste als Bestandtheile der Excretionsorgane: Nephridien bei *Peripatus*, Antennen und Coxaldrüsen bei den Crustaceen und *Phalungium*, wo der Rest der Cölomhöhle das sogenannte Endsäckchen bildet. (Bei *Peripatus* und wahrscheinlich auch bei Insecten sind auch einige Theile der Geschlechtsorgane Reste des Cöloms). Man möchte glauben, dass bei der Embryogenese der Arthropoden die schon entwickelten Cölomhöhlen sich in Folge der ausschließlichen Entwicklung nephridialer Organe (Antennen und Coxaldrüsen) oder des Erscheinens neuer Excretionsorgane (Malpighische Gefäße) reduciren.

Die Bedeutung der Cölomhöhlen für die Excretion tritt besonders klar in den Experimenten KOWALEVSKY's über die Excretion bei niederen Thieren hervor. Auf die morphologische Bedeutung dieser Experimente wies ich in einer Mittheilung hin, die ich in der Gesellschaft der Naturforscher in Petersburg im April 1892 machte; diese Mittheilung blieb ungedruckt (außer einem kurzen Résumé im »Wjestnik Jestetwosnanija« desselben Jahres), und da der Inhalt derselben die behandelte Frage direct berührt, so halte ich es für nicht überflüssig, ihn hier anzuführen.

Als Excretionsdrüsen dienen bei den Crustaceen ihre Antennen- und Schalendrüsen, bei den Arachniden die sogenannten Coxaldrüsen. Die Experimente KOWALEVSKY's über die Excretion von injicirten Farbstoffen haben nachgewiesen, dass ihre Excretion durch diese Organe vor sich geht, wobei sich verschiedene Theile derselben nicht in gleicher Weise zu denselben chemischen Stoffen verhalten: in der Schalen- und Antennendrüse hat das Endsäckchen eine saure Reaction der Zellen und sondert das Carmin aus, die Röhre selbst reagirt alkalisch und sondert Indigocarmin aus, wobei sie sich blau färbt. Die entsprechenden physiologischen Theile hat KOWALEVSKY auch in den Coxaldrüsen der Arachniden nachgewiesen.

Als typisches Excretionsorgan der Mollusken (speciell der Lamellibranchiaten) dienen das Bojanussche Organ und die Pericardialdrüse, die analog den oben genannten Drüsen der Arthropoden fungiren. Das Bojanussche Organ scheidet Indigocarmin aus, die Pericardialdrüse bildet den sauren Theil der Niere und scheidet Carmin aus.

Die Function, die bei den Arthropoden von 2 Theilen desselben Organs ausgeführt wird (vom Canale und dem Endsäckchen der Antennen-, Schalen- oder Coxaldrüse), ist bei den Mollusken auf 2 selbständige Organe vertheilt, die in keiner directen Verbindung mit einander stehen. Die Pericardialdrüse der Mollusken, ein Anhang des Pericards, ersetzt gleichsam das Endsäckchen der Niere der Arthropoden.

Es fragt sich, in wie weit man diesen physiologischen Analogien eine morphologische Erklärung geben kann; ob sich, wenn keine Homologie, so doch wenigstens eine allgemeine morphologische Grundlage für diese Organe finden lässt.

Die Excretionsdrüsen der Arthropoden sind nach dem Typus der Nephridien gebaut. Ein helles Licht warf auf sie der Bau und die Entwicklung der Nephridien bei *Peripatus*, die SEDGWICK ausführlich untersucht hat. Hier öffnet sich das proximale Ende des Nephridiums nicht direct in die Körperhöhle, die bei *Peripatus* kein Cöloim ist, sondern in eine geschlossene Blase oder ein Säckchen; die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass dieses Säckchen jederseits ein Rest des Cöloms des entsprechenden Körpersegmentes ist; seine Höhle ist der Rest der Cölomhöhle. Der Lage nach entspricht dieses Bläschen vollkommen dem Endsäckchen der Excretionsdrüse der Crustaceen, wesswegen SEDGWICK auch die Ansicht äußerte, das Endsäckchen der letzteren entspreche dem stark reducirten Reste der Cölomhöhle.

Ich habe in der Coxaldrüse der Phalangiden ihr proximales Ende gefunden, das bis dahin der Aufmerksamkeit der Forscher verborgen geblieben war; es erwies sich, dass auch hier die Drüse mit einem kleinen Säckchen von unregelmäßiger Form endet; dieses homologisirte ich dem Endsäckchen der Drüse der Crustaceen und dem »internal vesicle« der Nephridien von *Peripatus* und wies darauf hin, dass es dem Cölomsomite homolog sei.

Und wirklich zeigten die Untersuchungen von LEBEDINSKY, dass sich die Coxaldrüsen der Phalangiden aus den Cölomhöhlen des entsprechenden Somites entwickeln, und dass der Rest des Cölomsäckchens als Bläschen am inneren Ende der Coxaldrüse verbleibt, ganz wie bei *Peripatus* das internal vesicle an den Nephridien.

Die Untersuchungen LEBEDINSKY's lassen keinen Zweifel mehr daran, dass das internal vesicle der Nephridien von *Peripatus*, die Endsäckchen der Antennendrüsen der Crustaceen und der Coxaldrüsen bei *Phalangium* ganz gleichartige Gebilde, nämlich die Reste des Cölomsäckchens des entsprechenden Körpertheils bilden. Gerade dieser erhalten gebliebene Theil der Cölomhöhle bildet bei den Crustaceen (und, wie man nach den Beobachtungen KOWALEVSKY's annehmen darf, bei den Arachniden) den sauren Theil der Excretionsorgane und scheidet Carmin aus; diese Aufgabe kommt folglich dem ursprünglichen Cölomepithel zu.

Das Bojanussche Organ der Mollusken ist gleichfalls nach dem Typus der Nephridien gebaut; aber physiologisch entspricht es in seinem ganzen Umfange der Röhre der Excretionsorgane der Crustaceen; es hat keinen Theil, der dem Endsäckchen entspräche. Das innere Ende des Organs mündet in eine ziemlich weite Höhle, die (bei den Lamellibranchiaten) das Herz und einen Theil des Darmes in sich schließt; dieses sogenannte Pericard ist eben das Cöloim der Mollusken; es ist stärker entwickelt, als bei den Arthropoden, und seine Verbindung mit dem Bojanusschen Organe durch einen Wimpertrichter ist eine primäre Erscheinung, die dem Typus der Nephridien der Anneliden näher steht, als es bei den Nephridien von *Peripatus* und von Arthropoden der Fall ist.

Was aber ist die Pericardialdrüse, der saure, Carmin absondernde Theil der Excretionsorgane der Mollusken? Die Untersuchungen von GROBBEN haben nachgewiesen, dass sie (daher auch ihr Name) ein besonderer Theil des Pericards ist; die Höhle der Drüse communicirt mit der Pericardialhöhle; das Epithel der Drüse geht direct in das Epithel des Pericards über. Auch hier übernimmt die Rolle der Carmin absondernden Organe das Epithel des Cöloms, oder genauer eines Theiles desselben. Bei den Mollusken sind beide Derivate des Cöloms, die eine excretorische Function haben — Niere und Pericardial-

drüse — von einander geschieden. Bei den Arthropoden ist das Cölom auf ein Minimum reducirt worden, und nur kleine epitheliale Bläschen sind übrig geblieben, die eine bestimmte excretorische Function haben (dieselbe, wie die Pericardialdrüse) und als Endsäckchen einen integrierenden Theil der Niere bilden.

Die Richtigkeit dieser Parallele wird durch einzelne Ausnahmen nicht beeinträchtigt; so fand KOWALEVSKY bei *Mysis* kein physiologisch wirkendes Endbläschen an den Antennendrüsen. Bei *Sepia* scheidet die Pericardialdrüse kein Carmin aus, und die Rolle des sauren Theiles der Excretionsorgane übernimmt die Wand des Kiemenherzens. Aber die starke Entwicklung und der charakteristische Bau der Pericardialdrüsen bei den Cephalopoden lässt immerhin in ihnen ein Excretionsorgan erkennen, obgleich ihre Function sich auch im Vergleich mit den Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten verändert hat; statt der Pericardialdrüse übernehmen bei *Sepia* die Zellen des Kiemenherzens die Ausscheidung des Carmins, bei *Mysis* dienen zu dieser Function Gruppen von Zellen an der Basis der Thoraxfüße. KOWALEVSKY, Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. SEDGWICK, The development of the Cape species of *Peripatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. 1888. LEBEDINSKY, Die Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium*. in: Z. Anzeiger. 1892. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie d. Phalangiden. in: Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892. GROBBEN, Morpholog. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat etc. der Cephalopoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd. 1884. Id. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. *ibid.* 7. Bd. 1888.

Die Verbindung des Cöloms mit den Geschlechtsorganen muss ganz secundär sein, und die Ursache der Lagerung und Entwicklung der Genitalzellen in der Wand des Cöloms ist leicht begreiflich: es ist eine bequeme Art für die Genitalzellen, nach außen zu kommen. Nicht nur bei den Anneliden dienen die Nephridien zur Ausleitung der Genitalproducte, können dabei ihre primären Eigenschaften verlieren und sich in specielle Genitalgänge umwandeln; auch bei den Mollusken führen die Genitaldrüsen ihre Producte entweder direct in das Pericard (Cölom), wie bei den Cephalopoden, oder in die Niere, wie bei einigen Lamellibranchiaten, oder endlich durch einen von der Niere getrennten Genitalgang nach außen. Und wie die Nephridien aus Excretionsorganen sich in die Geschlechtsgänge verwandeln können, so konnten auch Theile des Cöloms ihre Bedeutung als Excretionsorgane einbüßen und, um ausschließlich zur Entwicklung der Genitalproducte zu dienen, sich in Genitaldrüsen oder Gonaden umwandeln.

Nach diesem meinem Standpunkte sind die Cölomhöhlen im Embryo gleichsam zeitweilige Reservoirs für die Zerfallproducte, die sich zweifellos in großen Massen bei dem energischen Wachstum und der Zellvermehrung im Embryo bilden. Dieser Standpunkt findet seine Stütze auch in den Erscheinungen während der Furchung. Bei

den Lungenschnecken haben mehrere Autoren (vgl. MEISENHEIMER und bei ihm die fernere Litteratur) zwischen den Blastomeren die Bildung von Höhlen voll Flüssigkeit beschrieben; letztere wird darauf, ähnlich wie aus der Excretionsvacuole der Protozoen, nach außen entleert. Nach der Ausleerung nähern sich die Zellen einander, und dann beginnt die Anhäufung von Flüssigkeit, welche die Blastomeren aus einander schiebt, von Neuem. Dies geht periodisch während der ganzen Furchung vor sich. Die Flüssigkeit in der Furchungshöhle der Blastula rührt von den Tropfen her, die sich zwischen den Blastomeren bilden. Durch Reagentien gerinnt die Flüssigkeit nicht und färbt sich auch durch keinerlei Farbstoff; in den Präparaten sind daher die Höhlen ganz leer. Aus diesem Grunde hält MEISENHEIMER, wie auch andere Autoren, die Flüssigkeit für das Excret der Furchungszellen; die Assimilation des Nährdotters und des Eiweißes, in das das Ei versenkt ist, geht Hand in Hand mit der Anhäufung und Ausstoßung dieses flüssigen Exeretes. Ähnlich verhält sich den Reagentien gegenüber, wie wir gesehen haben, auch die Flüssigkeit im Cölom der Cephalopoden.

Somit ist die Furchungshöhle der Pulmonaten (und einiger anderer Mollusken) eine Höhle zur Aufnahme der Exerete der Furchungszellen. In wie weit man diesen Schluss verallgemeinern und auf die Furchungshöhle anderer Thiere erweitern kann, bleibt natürlich noch eine Frage. Nach den Beobachtungen bei Mollusken aber sind die Bildung von Hohlräumen voll Flüssigkeit bei der Furchung und von Cölohmöhlen im Embryo parallele und analoge Prozesse: in beiden Fällen bilden sich Hand in Hand mit der Absorption von Nährmaterial durch den Embryo in seinen Zellen Zerfallproducte, die sich zeitweilig in eigenen Höhlen anhäufen.

Und somit glaube ich, dass die Cölohmöhlen ursprünglich Excretionsorgane waren; ihr Verhältnis zu den Geschlechtsorganen ist secundär. Wir haben allen Grund zur Annahme, dass die in vielen Fällen beobachtete Entwicklung von Geschlechtselementen aus dem Peritonealepithel eine trügerische Erscheinung ist; aller Wahrscheinlichkeit nach sondern sich die Genitalzellen von den Somazellen schon ganz früh ab und wandern erst secundär in die Wände der Cölohmöhlen ein, wo sie ganz fremde und selbständige Gebilde darstellen. In diesem Falle hat der Versuch, die Cölomsäcke von den Gonaden der Plattwürmer herzuleiten, gar keinen Boden; eher könnte man sie in Verbindung mit den Excretionsorganen der Platyzoen oder der Nemertinen bringen.

Die sogenannten Nephridien der Nemertinen, die im vorderen Körpertheile als 2 mehr oder weniger verzweigte Rohre hinziehen, könnte man als ein wenig differenzirtes Cölom ansehen, das durch eine oder mehrere Öffnungen nach außen mündet. Dem widersprechen freilich embryologische Ergebnisse, wonach sie sich als ectodermale Einstülpungen bilden sollen, doch sind diese Beobachtungen noch lange nicht sicher. Jene Canäle sind mit Ausnahme der äußeren Öffnungen geschlossen: innen mit Wimperepithel ausgekleidet, ziehen sie längs den Seitengefäßen hin und treten mit ihnen in eine eigenthümliche Verbindung. Sie senden nämlich kurze, blinde Zweige aus, die nicht nur dem Seitengefäße eng anliegen, sondern sich sogar hineinstülpen, wobei aber die Höhle des Blutgefäßes und die des Excretionsgefäßes ihre eigenen Wände behalten. In dem blinden Zweige ist das Epithel stärker entwickelt, und am blinden Ende liegt ein Büschel starker Wimpern (Wimperkölbchen). Diese Beziehungen zwischen Excretionsorganen und Blutgefäßen erinnern an die gleichen im Embryo von *Loligo*, wo der pericardiale Theil des Cöloms aus indifferenten, endothelialen Zellen, der Nierentheil aus cylindrischem, drüsenartigem Epithel besteht, das die Äste der Hohlvene umgiebt. Später führt dieses Epithel, indem es an vielen Orten in die Venenhöhle eindringt, zur Bildung der sogenannten Venenanhänge. Es ist interessant, dass bei einigen Nemertinen *Carinina grata* durch Einstülpung vieler Wimperkölbchen in das Seitengefäß gleichfalls lappige, spongiöse Anhänge entstehen. Vgl. BÜRGER. Die Nemertinen. in: Fauna Flora Golf. Neapel 1895.

### Nachtrag.

Hier endet meine russische, 1897 erschienene, Arbeit über die Entwicklung der Cephalopoden. Später habe ich der Cöloomfrage noch den folgenden Artikel gewidmet, der im Herbst 1899 im 30. Bande der Arbeiten der Petersburger Naturforscher-Gesellschaft erschienen ist.

In meiner oben dargelegten Arbeit habe ich die Meinung ausgesprochen, dass die Bildung eines Cöloms im Embryo nicht durch irgend welche phylogenetische Ursachen, sondern rein physiologisch hervorgerufen wird: und zwar ist das Cölom ein Reservoir, worin zeitweilig die Excrete des Embryos angehäuft werden. Zu gleicher Zeit habe ich einige kritische Bemerkungen über die hauptsächlich von ED. MEYER entwickelte Theorie gemacht, wonach das Cölom der höheren Metazoen morphologisch den erweiterten Gonaden der Plattwürmer entsprechen soll.

Nach dem Erscheinen meiner russischen Arbeit ist, so weit ich weiß, in zwei Arbeiten die Frage nach der Bedeutung des Cöloms berührt worden, nämlich der russischen Arbeit von MEYER [Unter-

suchungen über die Entwicklung der Anneliden. in: Arb. Nat. Ges. Kasan 31. Bd. 1898] und einer Arbeit von ZIEGLER (Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. in: Verh. D. Z. Ges. 8. Vers. 1898).

MEYER vertheidigt seine Theorie gegen meine Erwiderungen und unterzieht meine Arbeit einer sehr scharfen Kritik. Da er aber seinen früheren Argumenten nichts wesentlich Neues hinzufügt, so brauche ich auf ihn hier nicht näher einzugehen. Ich will nur darauf hinweisen, dass, wie MEYER selber (pag. 308, 326) sagt, schon KLEINENBERG ihn auf die frühe Differenzirung der Geschlechtszellen bei *Sagitta* unabhängig von der Cölombildung hingewiesen hat, als auf einen Widerspruch gegen die Theorie der Entstehung des Cöloms aus Gonaden; daher kann ich mich nur freuen, dass meine Meinung von diesem hochbegabten, leider zu großem Verluste der Wissenschaft dahingeschiedenen Forscher getheilt wurde. KLEINENBERG zeichnete sich durch die Originalität und Selbständigkeit seiner Meinungen aus, und MEYER ist gewiss mit Recht auf die nahe Bekanntschaft mit einem solchen Menschen stolz; aber leider lässt sich nicht verkennen, dass diese Bekanntschaft sich wenig in seinen Werken ausgeprägt hat. Denn wenn MEYER glaubt, sich aus den factischen Widersprüchen zwischen seiner Theorie und den Thatsachen der Ontogenese der Geschlechtszellen und der Cölomböhlen durch Worte wie <enogenetisch> und <teloblastisch> herauswinden zu können, so zeigt er nur, dass er gänzlich im Netz jener gewöhnlichen Scholastik verwickelt ist, zu der die phylogenetische Zoologie so schnell entartet ist. Zu dieser phylogenetischen Scholastik verhielt sich KLEINENBERG, wie bekannt, mit spöttischem Scepticismus; auf EDUARD MEYER hat dieser Scepticismus aber nicht die nöthige Wirkung ausgeübt.

Ich möchte nur noch hinzufügen, dass, wenn MEYER <die Erweiterung und Metamorphose der Gonadenhöhlen in Segmentaltheile der secundären Leibeshöhle> dadurch erklären will, dass der Chylus aus dem Parenchym in sie zur Ernährung der sich daselbst bildenden Genitalproducte eindringt (pag. 315), es sich doch fragt, woher er weiß, dass im Cölom dieselbe Flüssigkeit steckt, wie in der primären Leibeshöhle und den Blutgefäßen. Dies muss erst bewiesen werden.

Die Arbeit ZIEGLER's hat für mich das wesentliche Interesse, dass der Autor, ohne die Auseinandersetzungen in meiner russischen ein Jahr früher erschienenen Arbeit zu kennen, zu sehr ähnlichen, wenn nicht identischen Anschauungen über die Bedeutung des Cöloms

gekommen ist. Seine Arbeit enthält 1) eine genaue und ausführliche Bestimmung dessen, was man morphologisch als secundäre Leibeshöhle oder Cölom zu verstehen hat — eine durchaus nicht unnötige Definition, wenn man die Unklarheit und Ungenauigkeit in der Trennung des Cöloms vom lymphatischen Systeme, dem Blutgefäßsysteme und überhaupt von der »primären Leibeshöhle« in Betracht zieht, die bis jetzt noch hin und wieder sowohl in speciellen Arbeiten, als auch in Lehrbüchern auftritt (die französischen Autoren sprechen häufig von einer cavité coelomique des Insectes, während die Körperhöhle der Insecten doch kein Cölom ist); 2) giebt ZIEGLER eine ausführliche Beschreibung des heutigen Standes unserer Kenntnisse vom Charakter und der Bedeutung der Körperhöhle aller der Metazoen, wo eine solche überhaupt beobachtet wurde.

In dieser Übersicht finden sich unter Anderem Hinweise und Gedanken ganz ähnlich denen, die ich geäußert habe. So weist auch ZIEGLER auf die Bedeutung der Experimente KOWALEVSKY's über die Excretionsorgane der Wirbellosen für die Bestimmung des morphologischen Charakters dieser Organe hin, indem er die Ähnlichkeit der Function der Pericardialdrüsen der Lamellibranchiaten und des Endsäckchens (Antennen- und Schalendrüse) der Crustaceen durch ihren gemeinsamen Ursprung als Überbleibsel des Cöloms erklärt, was ich schon 1892 ausgesprochen habe (s. oben pag. 210). Auch er vergleicht die nephridialen Excretionsorgane der Arachniden und Crustaceen (Coxal-, Antennen- und Schalendrüsen) mit den Nephridien von *Peripatus*, das Endsäckchen der ersteren mit dem Reste der Cöloiblase, in die sich das Nephridium von *P.* öffnet. Am Schlusse seiner Arbeit geht ZIEGLER zu den Theorien über die Bedeutung und Entstehung des Cöloms bei den Metazoen über und setzt nach einer Erörterung der Enterocöltheorie der Gebrüder HERTWIG und der Theorie von HATSCHKE, BERGH und E. MEYER seine eigene Theorie aus einander. Diese Nephrocöltheorie lautet folgendermaßen: »Die dritte Möglichkeit ist die, dass die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Excretionsorgan war, bestehend aus einem Bläschen (Nephrocöl und einem Ausführungsgang (Nephridium).« . . . »Dieses Excretionsorgan stammte nicht von einem Urdarmdivertikel ab, sondern war auf irgend eine andere Art entstanden, vielleicht aus einem Protonephridium. Der excretorischen Function wegen gewann das Bläschen enge Beziehungen zu den Muskeln und zu den Genitalorganen. Daher dehnte sich das Bläschen beträchtlich aus, berührte die

Gonade und bildete eine Communication mit ihr, worauf die Ausfuhr der Genitalzellen durch das Nephridium der secundären Leibeshöhle erfolgen konnte. Bei der großen Ausdehnung der Blase kamen Organe in ihre Wand zu liegen, die ursprünglich nur benachbart lagen, so Theile der Körpermusculatur oder die Gonade selbst« (pag. 75).

Die Ähnlichkeit dieser Theorie mit meinen Anschauungen liegt auf der Hand. Natürlich habe ich nicht die geringste Prätenſion, dem verdienstvollen Forscher einen Vorwurf aus der Unkenntnis meiner Arbeit zu machen, die in einer ihm fremden Sprache publicirt worden ist, eben so wenig etwaige Prioritätsrechte zu reclamiren, nur bedauere ich, dass die Arbeit ZIEGLER's früher erschienen ist, als ich meine Ansichten, die eine solche Stütze in dieser Arbeit fanden, in einer der westeuropäischen Sprachen publiciren konnte.

In einer Hinsicht jedoch herrscht zwischen mir und ZIEGLER ein wesentlicher Unterschied. ZIEGLER spricht fortwährend nur von der Phylogenese des Cöloms, sagt, dass es aus Excretionsorganen entstanden ist, und bemerkt ausdrücklich, dass dies wohl kaum durch die Embryologie entschieden werden könne. Ich glaube im Gegentheil, dass gerade in der Embryogenese der jetzt lebenden Thiere da, wo die Bildung des Cöloms beobachtet wird (unabhängig von der Entwicklung der Blutgefäße oder parallel damit), diese in engster Verbindung mit der Excretion steht, mit der Anhäufung von Zerfallproducten im Embryo, die ihren Ausdruck gerade in der Bildung des Cöloms findet, als eines Reservoirs für die zeitweilige Anhäufung und Fortschaffung dieser Producte. Als Grundlage dieser Anschauung dienen sowohl meine Beobachtungen über die Entwicklung des Cöloms bei den Cephalopoden, als auch die charakteristischen Erscheinungen bei anderen Mollusken, bei Arthropoden und Vertebraten. Besonders die Entwicklung des Cöloms bei Vertebraten spricht, wie mir scheint, deutlich für dessen excretorische Natur im Embryo.

Bei den Vertebraten erreicht das Cölom zu Beginn der Entwicklung einen bedeutenden Umfang, der später, bei der Bildung der definitiven Excretionsorgane, immer mehr abnimmt, bis es endlich in so fern rudimentär wird, als es von den hineinwachsenden Organen bis zum Verluste des Lumens eingeengt wird (Ventralhöhle, Pleuropericardialhöhle der höheren Wirbelthiere). Die Excretionsorgane (Vorniere, Urniere) bestehen aus Röhren, die weit mit der Körperhöhle communiciren, folglich wie Metanephridien

gebaut sind; die Canälchen der Urniere selbst sind nur Theile des Cöloms, die früher zur Verbindung der Ursegmente und Seitenplatten dienten (bei den Selachiern und Amnioten), und ihre Verbindung mit der Körperhöhle bleibt bei den Selachiern, Gymnophionen und Urodelen zeitlebens bestehen.

Alle diese Eigenthümlichkeiten, die auf die Ähnlichkeit des Cöloms im Embryo der Wirbelthiere mit dem der Anneliden und Mollusken hinweisen, sind ein Grund dafür, ihm dieselbe Function zuzuschreiben. Ein besonderer Hinweis auf seine excretorische Bedeutung liegt aber in seinen Beziehungen zum Blutgefäßsystem. Die Canälchen der Urniere (Mesonephros) treten in enge Verbindung mit den Blutgefäßen durch die Bildung der Malpighischen Körper, einer napfförmigen Ausstülpung des Canälchens, in die eine Arterie eindringt, sich dicht verflacht und so den Glomerulus bildet. Beim Pronephros (Vorniere) hingegen entsteht der Glomerulus nicht in der Wand des Canälchens, sondern direct in der Wand des Cöloms selbst, an den Seiten des ventralen Mesenteriums, den inneren Öffnungen der Pronephros-Canälchen gegenüber. Die excretorische Bedeutung dieses Geflechtes von Blutgefäßen, das die Wand der Körperhöhle vor sich her treibt, unterliegt keinem Zweifel, da der Bau der Malpighischen Körper der Nieren identisch ist. In diesem Falle aber muss die Excretion aus dem Blute in das Cölom vor sich gehen, und erst später treten die Excrete in die sich in die Körperhöhle öffnenden Canäle des Pronephros ein. In frühen Stadien, wenn sich ein functionirender Pronephros bildet, ist das Cölom gleichsam eine Instanz zwischen dem Blutgefäßsystem (Glomerulus), das Stoffe ausscheidet, und den Canälchen, die zu ihrer endgültigen Entfernung dienen. Dieselbe Stellung nimmt bei den erwachsenen Anneliden das Cölom zwischen den Chloragogenzellen (Peritoneal- oder Pericardialdrüsen) und den Nephridien ein.

Die Bildung des Glomerulus im Pronephros und Mesonephros hat interessante Analogien bei den Wirbellosen<sup>1</sup>. Sie hat den

<sup>1</sup> Dass das Cölom der Wirbelthiere eine excretorische Bedeutung habe, wurde öfters ausgesprochen. So zog M. NUSSBAUM (Über die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. in: Z. Anzeiger 3. Jahrg. 1850) aus der Entdeckung, dass bei den Anuren die Nephrostomen in der Larve mit dem Halse des Harncanals verbunden sind, später sich aber davon trennen und in Verbindung mit den Venen der Niere treten, folgenden Schluss: »bei den Anuren ist zur Zeit der functionirenden Vorniere und während des Zusammenhangs der Wimpertrichter mit dem Halse der Urnierencanäle die Bauchhöhle wie bei den erwachsenen Urodelen ein Excretionsapparat, da die in ihr ent-

Zweck, durch außerordentliche Vergrößerung der Zahl der Gefäße auf einem kleinen Gebiete des Cöloms die Canälchen der Urniere als Derivate desselben betrachtet die Berührungsfläche zweier Höhlen voll Flüssigkeit, der Blut- und der Cölomhöhle, zu vergrößern und dadurch den Stoffwechsel zu erleichtern: sie hätte gar keinen Sinn, wenn die beiden Flüssigkeiten identisch wären. Und wirklich finden wir auch bei den Wirbellosen viele Anpassungen, die die Berührung zwischen Blut- und Excretionshöhle erleichtern: so das Eindringen blinder Zweige der Nephridialeanäle in die Blutgefäße bei den Nemertinen, die Bildung der Pericardialdrüsen bei den Mollusken überhaupt und der Venenanhänge bei den Cephalopoden: überall sind es zahlreiche Wucherungen des Excretionssystems in die Höhlen des Blutgefäßsystems oder umgekehrt. Und gerade bei den Pericardialdrüsen und Venenanhängen handelt es sich um die Vergrößerung der Berührung zwischen Blutgefäßsystem und Cölom und seinen zweifellos excretorischen Derivaten. Den Glomerulus der Vorniere kann man physiologisch mit den blinden Auswüchsen der Nephridien in das

---

haltene Flüssigkeit durch die Wolffschen Gänge, die späteren Ureteren, nach außen abgeführt wird. . . Es vollzieht sich demgemäß im Lauf der Entwicklung bei den anuren Batrachiern ein gewaltiger Functionswechsel der Bauchhöhle«. Den Unterschied im Verhalten der Niere zu der Bauchhöhle bei Uroelen und Anuren vergleicht NUSSBAUM mit dem bei den Würmern, wo die Excretionscanälchen in dem einen Falle blind sind, im anderen sich in die Körperhöhle öffnen. Zugleich aber lässt er den Inhalt der Bauchhöhle ein »sicher lymphähnliches Exsudat« sein, dessen Aufgabe, in das Blut zurückzukehren, bei den Anuren durch die sekundäre Vereinigung der Nephrostomen mit den Venen erleichtert werde. Somit waren seine damaligen Anschauungen in dieser Hinsicht nicht präcis genug. Nach VAN WIJHE Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Sela-chiern, in: Arch. Mikr. Anat. 33. Bd. 1889 sind »Anneliden und Vertebraten segmentirte Thiere, deren Cölomepithel ursprünglich excretorische Function besaß«. In letzter Zeit kam BLES On the openings in the wall of the body cavity of Vertebrates, in: Proc. R. Soc. London Vol. 62 1897, indem er die Existenz der Pori abdominales bei den Wirbelthieren mit dem Mangel oder Vorhandensein der Nephrostomen zusammenstellt, zu dem Schlusse, dass, wo eine Verbindung zwischen der Körperhöhle und der Außenwelt existirt, diese Höhle stets excretorisch fungirt. Desswegen glaubt er, wie auch NUSSBAUM, dass »the body cavity of Fishes and the lower Amphibia it to a great extent an excretory organ, as it certainly is in the early stages of the development of almost all Vertebrates«. Bei den Anuren ist das Cölom »become less an excretory organ and more a lymph reservoir«: bei den höheren Wirbelthieren vergrößert sich seine Verbindung mit dem lymphatischen Systeme pag. 243—246. Diese Anschauung über die Bedeutung der Körperhöhle bei den Wirbelthieren hat auch WIEDERSHEIM in der 4. Auflage seines Grundrisses (1898) angenommen.

Blutgefäßsystem bei den Nemertinen oder mit den Venenanhängen bei den Cephalopoden vergleichen, und dies macht denn auch die Bedeutung des Cöloms der Wirbelthierembryonen als einer Excretionshöhle zweifellos.

Mit der Entwicklung der Malpighischen Körper scheint die Verkleinerung des Cöloms im Vertebratenembryo im Verhältnis zu stehen. Denn anfänglich ist sie geräumig, und die Nephrostomen dienen zur Entfernung der in ihr enthaltenen Flüssigkeit. Die Bildung der Malpighischen Körper aber in den Canälchen des Meso- und Metanephros (der definitiven Niere) erlaubt einem starken Blutstrom, mit der excretorischen Oberfläche in Berührung zu treten, und das Cölom fällt zusammen und verkleinert sich. Jedoch mag da, wo die Nieren auch im erwachsenen Thiere offen durch Nephrostomen mit der Bauchhöhle communiciren (bei einem Theile der Fische und Amphibien), letztere ihre excretorische Natur beibehalten; dies gilt auch da, wo die Bauchhöhle sich direct durch den Porus abdominalis nach außen öffnet (analog communicirt bei den Anneliden das Cölom mit der Außenwelt sowohl durch die Nephridien, als auch direct durch die Poren in der Körperwand, so bei den Oligochäten). Erst wenn die Niere sich ganz von der Körperhöhle emancipirt und die gesammte Excretion durch ihre Harncanäle und Malpighischen Körper ausführt, erst dann verliert das Cölom der Wirbelthiere endgültig seine primäre excretorische Bedeutung; so bei den Anuren und Amnioten, mit Ausschluss vielleicht einiger Schildkröten und Crocodile. Indem es jede Verbindung mit der Außenwelt verliert, erleidet das Cölom der höheren Vertebraten zugleich einen charakteristischen Functionswechsel, d. h. es tritt in Verbindung mit den Lymphgefäßen (NUSSBAUM, BLES).

Diese von mir und von ZIEGLER entwickelte physiologische Theorie des Cöloms wirft auch ein ganz neues Licht auf die wichtigen anatomischen Unterschiede zwischen den zwei charakteristischen Typen der Excretionsorgane der Thiere, den Proto- und den Metanephridien. Ein Protonephridium ist bekanntlich ein einfacher oder verzweigter Canal, der sich nach außen öffnet, innen hingegen geschlossen ist und hier mit einer oder mehreren Zellen endet, die gewöhnlich ein Büschel wimpernder Geißeln tragen. So sind die Excretionsorgane der Plattwürmer, Nemertinen, endoprocten Bryozoen, Anneliden- und Molluskenlarven (ihre »Urnier«) beschaffen. Die Metanephridien sind Canäle, die sowohl nach außen als nach innen offen sind, hier gewöhnlich (mit Ausnahme der Arthro-

poden) durch einen Wimpertrichter. Unter diesen Typus lassen sich die Excretionsorgane der erwachsenen Anneliden, der Mollusken und (zum Theil) Wirbelthiere unterbringen; eben so die von *Peripatus*, der Crustaceen, Arachniden (Sebalen-, Antennen- und Coxaldrüsen). Mein Standpunkt liefert nun für den Unterschied zwischen beiden Typen eine einfache Erklärung. Die Protonephridien liegen nämlich mit ihrem inneren Ende in der primären Leibeshöhle, die mit der Nährflüssigkeit des Organismus angefüllt ist, und werden von dieser Flüssigkeit resp. vom Blute bespült. Dieser für den Organismus so nothwendige Liquor hat keinen directen Weg nach außen. Die Zelle, die das Protonephridium proximal schließt, spielt die Rolle einer Drüsenzelle: durch sie werden die im Blute aufgespeicherten Exerete filtrirt. Im Gegensatz dazu liegen die Metanephridien mit ihrem inneren Ende in der secundären Leibeshöhle (Cölom): in dieser häufen sich nach meiner Ansicht die Exerete an, und die Metanephridien gewähren ihnen durch ihre weite Öffnung einen directen Ausweg<sup>1</sup>. Durch das Protonephridium wird das Blut filtrirt; durch das Metanephridium der Inhalt des Cöloms, der selbst schon einen excretorischen Charakter trägt, nach außen entleert. Im letzteren Falle wird das Blut an der Berührungsfläche der Bluthöhle mit dem Cölom filtrirt, nämlich durch die epithelialen drüsigen oder excretorischen Gebilde: die Chloragogenzellen, die Peritoneal- und Pericardialdrüsen, die Malpighischen Körper (Glomeruli des Pronephros) etc. Diese Erklärung ergibt sich eigentlich von selbst aus der Annahme der excretorischen Natur des Cöloms; aber weder ich habe sie in all ihrer Einfachheit erkannt, als ich das letzte Capitel meiner Arbeit schrieb, noch weist ZIEGLER darauf hin. Mir kamen diese Gedanken später, und ich entwickelte sie erst im Herbst 1898 in Vorträgen vor der Petersburger Naturforschergesellschaft und Moskauer Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft.

Wenn das Cölom, das beim Embryo gut entwickelt ist, später atrophirt, so sind die nephridialen Excretionsorgane geschlossen; hierher gehören die Excretionsdrüsen der Crustaceen und Arachniden, deren Endsäckchen ein Überbleibsel des Cöloms ist, in das

<sup>1</sup> Demzufolge wäre die nutritive Bedeutung der Cölomflüssigkeit bei Anneliden (nämlich was die Entwicklung der Geschlechtszellen betrifft) vielleicht als eine secundäre Anpassung aufzufassen; so sehen wir z. B. bei den Daphniden, dass sich eiweißhaltige Flüssigkeit für die Ernährung des Embryos selbst außerhalb desselben, im sog. Brutraum ansammeln kann.

sich also auch hier die Nephridien öffnen. Die Filtration des Blutes in einem solchen Endsäckchen geschieht immerhin in das Cölom. Eben so sehen wir in der Entwicklung der 3 Excretionssysteme bei den Wirbelthieren — Pro-, Meso- und Metanephros — gleichsam eine Rückkehr vom Cölom und den sich darin öffnenden Metanephridien (Pro- und Mesonephros) zu den Protonephridien, die das Blut direct (durch die Malpighischen Körper und die Wandungen der Röhren) filtriren. Der Unterschied zwischen den Protonephridien, z. B. der Planarien, und dem Metanephros eines Wirbelthieres besteht darin, dass jene ein reich verzweigtes Netz innen geschlossener Canäle bilden, die sich zwischen allen Organen verbreiten und die Excrete direct an ihrem Bildungsorte aufnehmen. Beim Metanephros sind die Canäle aber zu einer compacten Masse vereinigt und werden reich von Blutgefäßen durchsetzt, wobei in jedem Canälchen das Blutgefäß ein besonders großes Berührungsfeld durch das Malpighische Körperchen bildet. Dieser Unterschied zwischen den Turbellarien und Wirbelthieren wird augenscheinlich durch die Entwicklung des Blutgefäßsystems und seinen Bewegungsmechanismus bedingt, der die Sammlung von Excreten am Orte ihrer Bildung unnütz macht und das ganze Blut mit seinen Zerfallprodukten durch den filtrirenden Apparat — die Niere — treibt.

Andererseits kann sich auch das Protonephridium im Baue dem Metanephridium nähern. Als Beispiel diene die Urniere bei *Limax*, die MEISENHEIMER ausgezeichnet untersucht hat (Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. 2. Th. in: Zeit. Wiss. Z. 63. Bd. 1898). Hier bilden die Urnieren gleichfalls Röhren, die innen geschlossen sind, aber nicht durch eine Zelle, wie bei den Platoden, sondern durch mehrere mit einander verbundene Zellen, die lange Wimperhaare tragen und am proximalen Ende der Urniere eine Kappe oder Blase bilden. In dieser Form hat die Urniere von *Limax* — ein typisches Protonephridium — schon einige Ähnlichkeit mit der Antennen- oder Coxaldrüse, die gleichfalls innen mit einem allerdings wimperlosen Säckchen abschließt, folglich mit einem reducirten Metanephridium.

Der Bau der Urniere von *Limax* kann als schöne Illustration der hypothetischen Entwicklungsweise des Metanephridiums und Cöloms aus dem Protonephridium dienen, wovon ZIEGLER spricht. Stellt man sich ihre Kappe aus Wimperzellen vergrößert vor, so erhält man das Endbläschen des Metanephridiums der Arthropoden, den Cölomsack. Nun aber halte ich es für überflüssig, zu dieser

Hypothese, gleichwie zu der oben pag. 214 ausgedrückten Annahme von der Möglichkeit einer Entwicklung des Cöloms aus den großen Längscanälen der Excretionsorgane bei den Plattwürmern und Nematoden zu greifen. Mir erscheint als die wahrscheinlichste Entwicklungsart des Cöloms die, welche sich factisch meist im Embryo der Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten (mit Ausschluss von *Amphioxus*) beobachten lässt; nämlich die Ursache der Bildung des Cöloms ist die Ansammlung von Excretionsflüssigkeit im compacten embryonalen Mesoderm. Die dieser Ansammlung benachbarten Zellen werden zu einem Endothel oder Epithel und bilden die Auskleidung des Cöloms, die so charakteristisch dafür ist und zum Abschluss und zur Verhütung der Vermischung der beiden Flüssigkeiten im Körper dient: der Nährflüssigkeit (Lymphe. Blut) in der primären Leibeshöhle und den daraus entstandenen Blutgefäßen, und der excretorischen im Cölom. Mit der Bildung der Nephridien wird der Flüssigkeit im Cölom der Weg nach außen eröffnet, und später bildet sich an den Berührungsflächen der Leibeshöhle mit dem Cölom ein Organsystem zur besseren Reinigung und Filtration des Blutes. Mir scheint es somit, dass die Entwicklung des Cöloms und der Metanephridien unabhängig von den Protonephridien vor sich gehen konnte, wie dies auch jetzt noch, z. B. im Embryo der Anneliden und Mollusken, geschieht.

Somit kann man für die Hauptgruppen der Thierwelt folgendes Schema der allmählichen Entwicklung der Excretionsorgane aufstellen:

1) Organismen ohne Blutkreislauf und Körperhöhle; Excretion durch Canalisation des Organismus. Hierher gehören vor Allem die Platen. Bei ihnen genügen (im Gegensatz zu den Cölenteraten) die epithelialen Flächen des Körpers im Verhältnis zu seiner Masse nicht für die Entleerung der Excrete. Alle Organe liegen in einem Mesenchym, in dem die Flüssigkeit gar nicht oder nur ungenügend circulirt. In Folge dessen häufen sich die Excrete jeder Zelle um sie herum an. Zur Verhütung einer solchen Selbstvergiftung ist der Plattwurm so zu sagen drainirt, nämlich von einem Netze von Canälen durchzogen, das die Excrete der Gewebe aufammelt und entfernt. Die dünnsten Verästelungen dieser Canäle enden blind mit Zellen, welche die Excrete aufsaugen und in die Canäle leiten. Dieses Excretionssystem könnte man decentralisirt nennen.

Das System der innen geschlossenen Excretionscanäle, die durch die Thätigkeit ihrer Zellen die Excrete aus den Räumen zwischen

den Geweben (Platoden) oder aus der primären Körperhöhle (endoprocte Bryozoen, Rotatorien, Anneliden- und Molluskenlarven) aufnehmen, bildet die Protonephridien.

2) Organismen mit Blutgefäßsystem und besonderer Höhle oder Höhlen, in denen sich Wasser und die aus dem Blute ausgeschiedenen Excrete anhäufen — secundäre Leibeshöhle, Cölom. Am vollständigsten ist dieser Typus bei den Anneliden und den Embryonen der Arthropoden, Mollusken, Vertebraten ausgeprägt. An der Berührungsfäche der Ernährungs- und Excretionshöhle bilden sich Anpassungen zum leichteren Übergang der Excrete aus dem Blute in das Cölom: Drüsenepithel, Faltenbildung (Pericardialdrüsen), starke Vascularisirung (Glomerulus des Pronephros). Zur Entfernung der Excrete aus dem Cölom dienen die Metanephridien, d. h. Röhren, die einerseits offen mit dem Cölom communiciren, andererseits einzeln oder durch einen gemeinsamen Gang nach außen münden. Am besten sind die Metanephridien bei den Anneliden, Mollusken und den Embryonen der Wirbelthiere entwickelt<sup>1</sup>.

3) Die Nephridialröhren, die zur Ableitung der Excrete aus dem Cölom dienen, nehmen auch selbst durch ihre Wände an der Excretion Theil; man kann einen Unterschied (Arbeitstheilung) zwischen der Function der Canäle und der drüsigen Wände des Cöloms constataren. Dieses 3. Stadium der Excretionsorgane wird erreicht, wenn beim 2. Typus der Excretionseanal (Metanephridium) das Übergewicht über das Cölom erlangt und die Function des Cöloms zurückdrängt. Dies wird durch die Vermehrung und Vergrößerung der Nephridialcanäle, die Entwicklung von Drüsenepithel und die stärkere Vascularisation der Canäle erreicht. Beide letztere Vorgänge kommen

<sup>1</sup> Sehr eigenthümlich sind die Excretionsorgane der Nemertinen nach BÜRGER (Fauna Flora Golf. Neapel 1895): sie bestehen aus verzweigten, innen geschlossenen Röhren — folglich sind es Protonephridien, wie bei den Platoden. Aber die Nemertinen haben ein Blutgefäßsystem — und das ändert sogleich den Bau der Protonephridien: sie sind nicht mehr über den ganzen Körper verstreut, sondern liegen nur vorn und begleiten die Seitengefäße; ihre blinden Zweige, die wie bei den Platoden mit Wimperzellen enden, liegen den Blutgefäßen an oder stülpen sich in sie ein. Und während bei den Platoden die Protonephridien durch ihre Endzellen die Excrete direct aus den Geweben sammeln, häufen sich bei den Nemertinen, trotz desselben principiellen Baues des Excretionssystems, die Excrete zuerst im Blute an und werden erst dann durch Protonephridien ausgeschieden. Die Höhle der Nephridialcanäle der Nemertinen entspricht physiologisch dem Cölom der Anneliden, die Excretionszellen spielen die Rolle von Chloragogenzellen. Die Ähnlichkeit wird noch auffälliger, wenn wir zum Vergleich *Clepsine* heranziehen, wo das Cölom verzweigte Canäle bildet.

schon in den Metanephridien der Anneliden vor. Bei den höheren Metazoen aber beobachtet man im Verein damit eine Reduction der eigentlichen Excretionshöhle oder des Cöloms. Den Anneliden am nächsten stehen in dieser Hinsicht die Mollusken mit ihren Pericardialdrüsen, ihrem Cölom (Pericard) und ihren Nephridien (Nieren). Bei den Arthropoden (Crustaceen, besonders Arachniden) entwickelt sich das Cölom im Embryo typisch; jedoch entsteht dabei und wird relativ groß nur ein Nephridienpaar als sehr lange, zu einem Knäuel aufgerollte Röhren mit drüsigem Excretionsepithel (Antennendrüsen, Coxaldrüsen); in Verbindung mit diesen Röhren persistirt ein Rest des Cöloms des betreffenden Segmentes, während das ganze übrige Cölom atrophirt<sup>1</sup>. Bei den Embryonen der Wirbelthiere bildet sich ein typisches excretorisches Cölom mit Metanephridien. Darauf nehmen die Canäle der letzteren an Zahl zu und vascularisiren sich durch Bildung von Malpighischen Körpern bedeutend. Das Blut, das die Nephridialecanäle bespült, wird in ihnen selbst gereinigt; dies führt vor Allem eine Verkleinerung des Cöloms und endlich seine völlige Ablösung vom Excretionsapparat nach sich. So lange das Cölom seine Verbindung mit den Nierencanälen durch die Nephrostomen noch bewahrt, oder seine secundäre Verbindung mit der Außenwelt durch die Pori abdominales existirt, verliert es noch nicht vollständig seine excretorische Natur. Bei den meisten Wirbelthieren hingegen wechselt es in charakteristischer Weise seine Function, indem es nachträglich sich mit dem Lymphapparat, d. h. mit der primären Leibeshöhle, verbindet. Besonders deutlich wird dieser Übergang bei den Amuren, wo die inneren Öffnungen der Harnecanäle (Nephrostomen) in der Larve noch mit der Leibeshöhle communiciren, später

<sup>1</sup> Das Endsäckchen der Crustaceen lässt sich als Rudiment des Cöloms bis jetzt nur vergleichend anatomisch betrachten; embryologische Beweise für diese Ansicht fehlen noch. Um so mehr Beachtung verdient die Angabe von MAUPAS (Sur le *Belisarius Viguieri*, nouveau Copépoде d'eau douce. in: Compt. Rend. Tome 115 1892), wonach bei einem Copepoden die Schalendrüse innen mit einem Wimpertrichter endet (s'évase en un large entonnoir dans lequel un appareil vibratoire oscille rapidement). Der Autor selbst sieht dies als Beweis für den nephridialen Charakter der Excretionsdrüse der Crustaceen an. Vielleicht haben wir wirklich hier einen Bau ähnlich dem der Nephridien von *Peripatus*. Das Sonderbarste an dieser Beobachtung aber — wenn sie richtig ist — wäre (was der Autor selbst nicht erwähnt), dass hier, so weit ich weiß, zum 1. Male typisches Wimperepithel bei den Arthropoden vorläge. Dies ist so neu und unerwartet, dass wir trotz dem Namen von MAUPAS unwillkürlich uns hiergegen vorsichtig verhalten müssen.

dagegen sich von den Harneanälen trennen und sich in die Nierenvenen öffnen (NUSSBAUM). Der Inhalt der Bauchhöhle, der anfänglich durch die Nephrostomen nach außen abfloss, kehrt jetzt mit ihrer Hilfe in das Blutgefäßsystem zurück, wie es der Inhalt der Lymphräume thut.

Dies allgemeine vergleichend-anatomische Schema der Excretionsorgane bei den Thieren hat natürlich keine absolute Bedeutung; es giebt Gruppen, wo die Auscheidung der Exerete auf anderen Wegen erfolgt. In einigen Fällen bestehen Excretionsorgane sui generis, z. B. die riesigen Zellen der Seitenlinie von *Ascaris*, die übrigens vielleicht nur veränderte Protonephridien sind. Bei anderen atrophirt das Excretionssystem, nachdem es sich nach einem der angeführten Typen angelegt hat, und wird von secundären Organen ersetzt; so bei den Insecten, wo die Cölohmöhlen des Embryos atrophiren, bevor sie noch Nephridialorgane gebildet haben, und Derivate des Darmes (Malpighische Gefäße) an ihre Stelle treten. Für die meisten Metazoen aber ist das obige Schema charakteristisch.

Ich will noch hinzufügen, dass dieses Schema durchaus keine phylogenetische Bedeutung hat. Ich sehe keine Gründe dafür, wesswegen Protonephridien, Cölom und Metanephridien bei der Gleichheit der physiologischen Processe aller Thiere sich nicht selbständig und in jedem Typus unabhängig entwickelt haben könnten. Schlüsse über die gegenseitige Verwandtschaft der Thiere auf Grund ihrer Excretionsorgane — denen in den letzten zwei Decennien eine solche Bedeutung beigemessen wurde — zu ziehen, liegt nicht mehr Grund vor, als z. B. auf Grund der Augen. Wenn die Ähnlichkeit im Bau des dioptrischen Apparates des Auges bei den Wirbelthieren und Cephalopoden auf Convergenz beruht, warum könnten Cölom und Nephridien verschiedener Typen von Metazoen nicht auch in jedem Falle selbständig entstanden sein<sup>1</sup>?

1) Wenn wir das Cölom als eine Excretionshöhle betrachten, so erhalten wir eine neue Erklärung für die Ansicht, die zuerst von BÜTSCHLI (Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theils der Metazoen. in: Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883) und darauf von SCHIMKEWITSCH (Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Thieren. in: Z. Anzeiger 8. Bd. 1885) ausgesprochen wurde, wonach das Herz vieler Thiere in dem Zwischenraum zwischen den Cölohmöhlen ein Rest der primären Leibeshöhle ist. Wenn das Cölom ein Reservoir für die Exerete des Embryos darstellt, so ist es leicht verständlich, dass es an der Bildung des Blutgefäßsystems keinen Antheil nimmt, sondern damit nur im Falle seiner Zerstörung (Arthropoden) in Verbindung tritt.

Litteraturverzeichnis<sup>1</sup>.

- Beneden, van, Über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei den Säugethieren. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 709.
- Bobretzky, 1. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. in: Arch. Mikr. Anat. 13. Bd. 1877.
- 2. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau 24. Bd. 1877. [Russisch.]
- Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocéphala*. in: Sitz.Ber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1893; auch: Zellen-Studien. in: Jena Zeit. Naturw. 24. Bd. 1890.
- Brauer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. in: Zeit. Wiss. Z. 57. u. 59. Bd. 1894 u. 1895
- Brooks, The development of the Squid (*Loligo Pealii*). in: Anniversary Mem. Boston Soc. N. H. 1880.
- Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes. in: La Cellule Tome 1 1885 pag. 219.
- Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. in: Ann. Sc. N. (5) Tome 5 1866.
- Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. 1. Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen. in: Bibl. Z. Heft 19 1896.
- Davenport, Studies in morphogenesis; on the development of the cerata in *Acolis*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 24 1893.
- Eigenmann, On the precocious segregation of the sex-cells in *Micrometrus aggregatus*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 5 1891.
- Eisig, Monographie der Capitelliden. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.
- Erlanger, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. 2. Theil. in: Morph. Jahrb. 17. Bd. 1891.
- Faussek, 1. Über den sogenannten »weißen Körper«, sowie über die embryonale Entwicklung desselben, der Cerebralganglien und des Knorpels bei Cephalopoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 12 1893.

Oben pag. 212 habe ich darauf hingewiesen, dass die zeitweilige Anhäufung der Excretionsflüssigkeit in Reservoirren — worauf die Bildung des Cöloms im Embryo der Metazoa coelomata zurückgeführt werden kann — demselben Vorgange bei der Furchung der Pulmonaten und einiger anderer Thiere analog sein mag. Ich kann jetzt noch ein anderes Beispiel anführen, nämlich die Ansammlung von Flüssigkeit in der Blase des Blasenstadiums der Cestoden, die beim *Echinococcus* geradezu enorm wird. Die Flüssigkeit des *Echinococcus* enthält kein Eiweiß, wohl aber Leucin, Tyrosin und giftige Producte des Stoffwechsels, ist also gewiss ein Excret, selbst wenn ihr Producte der Thätigkeit nicht des Parasiten, sondern des Wirthes beigemischt wären.

<sup>1</sup> In dieses Verzeichnis sind die Werke nicht aufgenommen, die im Text bereits vollständig citirt sind.

- Faussek, 2. Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Phalangiden. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 22. Bd. 1891. [Russisch.]
- Fol, Etudes sur le développement des Mollusques. 3. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. in: Arch. Z. Expér. Tome 8 1879—80.
- Girod, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. *ibid.* Tome 10 1882.
- Grenacher, 1. Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.
- 2. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. 1. Retina der Cephalopoden. in: Abh. Nat. Ges. Halle 16. Bd. 1884.
- Grobben, 1. Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. in: Sitz.Ber. Akad. Wien Math. Nat. Cl. 97. Bd. 1889.
- 2. Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. in: Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd. 1884.
- Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
- Hjort, Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienskospung. in: Anat. Anzeiger 10. Bd. 1895, und: Kimbladstudier paa Grundlag af Ascidiernes Udvikling. in: Norske Nordhavs-Exped. 1876—78. 23. Fasc. No. 5 1896.
- Hoyle, On a tract of modified epithelium in the embryo of *Sepia*. in: Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh Vol. 10 1888—89.
- Jatta, Sopra l'organo dell' imbuto nei Cefalopodi. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 7 1893.
- Johnson, Amitosis in the embryonal envelopes of the Skorpion. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 22 1891—92.
- Joubin, 1. Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 10 1892—93.
- 2. Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires. Glande salivaire des Céphalopodes. *ibid.* Tome 5bis 1887—1890.
- Kennel, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* und *Peripatus torquatus*. 2. Theil. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 8. Bd. 1888.
- Klaatsch, Zur Kenntnis der Beteiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. in: Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894.
- Kölliker, 1. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1843.
- 2. Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. in: Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. 1884.
- Korotneff, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. *ibid.* 41. Bd. 1885.
- Korschelt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. in: Festschrift für Leuckart Leipzig 1892.
- Kowalevsky, Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.
- Kowalevsky & Marion, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 1 1883.
- Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monogr. 1884.
- Lankester, Observations on the development of Cephalopoda. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875.

- Lenhossék, Zur Kenntniss der Netzhaut der Cephalopoden. in: Zeit. Wiss. Z. 58. Bd. 1894.
- Maas, Über die erste Differenzirung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. in: Verh. D. Z. Ges. 3. Vers. 1894.
- Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. in: Zeit. Wiss. Z. 62. Bd. 1896.
- Meyer, 1. Über die Segmental- und Geschlechtsorgane des *Lopadorhynchus*. in: Prot. Biol. Abth. Nat. Ges. Warschau für 1889—90. [Russisch.]
- 2. Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. in: Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.
- 3. Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1887.
- Nussbaum, 1. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. in: Arch. Mikr. Anat. 41. Bd. 1893.
- 2. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. ibid. 18. Bd. 1880.
- Pedaschenko, Entwicklung des Nervensystems, der Genitalzellen und das Dorsalorgan bei *Lernaea branchialis*. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 27. Bd. 1897. [Russisch.]
- Rath, vom, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. in: Zeit. Wiss. Z. 60. Bd. 1895.
- Reichenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. in: Abh. Senckenb. Nat. Ges. Frankfurt 1886.
- Schalfejeff, Über die Entwicklung von *Limax agrestis* im Ei. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 19. Bd. 1888. [Russisch.]
- Schmidt, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. 1. Die Entwicklung des Nervensystems. Dorpat 1891.
- Simroth, Über die einfachen Farben im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.
- Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (*Sepia officinalis*). in: Ann. Se. N. (7) Tome 6 1888.
- Vigelius, Über das Exeretionssystem der Cephalopoden. in: Niederl. Arch. Z. 5. Bd. 1880.
- Wagner, Untersuchungen über die Entwicklung der Arthropoden. Einige Beobachtungen über die Entwicklung von *Neomysis vulgaris*. in: Arb. Petersburger Nat. Ges. 26. Bd. 1896. [Russisch.]
- Watase, 1. Studies on Cephalopods. 1. Cleavage of the ovum. in: Journ. Morph. Boston Vol. 4 1891.
- 2. Observations on the development of Cephalopods. Homology of the germ layers. in: Stud. Biol. Lab. Hopkins Univ. Vol. 4 1887—90.
- Wilson, The development of *Manicina areolata*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 2 1889.
- Ziegler, 1. Die biologische Bedeutung der amitotischen (directen) Kerntheilung im Thierreich. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.
- 2. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. in: Arch. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887.
- 3. Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere. in: Ber. Nat. Ges. Freiburg S. Bd. 1894.

## Erklärung der Abbildungen

## auf Tafel 6—10.

Wo nicht näher bezeichnet, sind die Abbildungen von *Loligo*.

## Tafel 6.

- Fig. 1 u. 2. Schematische Darstellung der Entwicklung der Ganglien. 1. Embryo von unten, 2. von der Seite. *g.c.* Kopfganglion, *g.p.* Pedalganglion, *g.v.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *Inf.* vordere Trichterfalten, *St* Mund.
- Fig. 3. Schematische Darstellung der Entwicklung des Blutgefäßsystems und Cöloms auf Querschnitten von hinten nach vorn (A, B, C, D). *D* Dotter, *H.O.* Hoyle's Organ, *Sch.dr.* Schalendrüse, *Mn.* Mantel, *Br.* Kiemen, *Sin.p.* hinterer Blutsinus, *C* Herzanlage, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *a.c.br.* Anlage der Kiemenarterie und des Kiemenherzens, *Coel.* Cölom, *Int.* Darm. In Fig. B u. C sieht man den Pericardialtheil des Cöloms, der sich in Fig. D (*Coel.P.*) mit der Anlage der Nierensäcke oder dem Nierentheil des Cöloms (*Coel.N.*) verbindet.
- Fig. 4. Weitere Ausbildung des Blutgefäßsystems und Cöloms in einem wesentlich älteren Embryo, ebenfalls auf Querschnitten von hinten (A) nach vorn. In Fig. A sieht man das hintere Ende der Pericardialhöhle (*P*), die schon einen weiten Raum zwischen den Blutgefäßen einnimmt. In Fig. B ist sie mit feinen blauen, das hintere Ende der Nierenanlage *N* mit dicken blauen Linien angegeben. In Fig. D sind die Nieren und Pericardialanlagen durch die Kiemenvene von einander getrennt, in Fig. E nach außen von der Kiemenvene durch einen weiten Canal mit einander verbunden, in Fig. F wieder von einander getrennt. Buchstaben wie in der vorhergehenden Figur, außerdem: *P.dr.* Pericardialdrüse, *m.v.* die vom hinteren Blutsinus (Fig. B) austretende Mantelvene, *atr.* Vorhof (Atrium), *a.br.* Kiemenarterie.
- Fig. 5. Schematische Sagittalschnitte zur Demonstration der Beziehungen des hinteren Blutsinus zum Pericard in drei Stadien A, B u. C. *D* Dotter, *Sch.dr.* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *Sin.p.* hinterer Blutsinus, *Int.* Darm, *v.c.* Hohlvene, *inf.* Trichter, *C* Herz, *P* Pericard, *c.v.* Kiemenherz, *Hep.* Leber, *a.b.* Kiemenarterie, *N* Niere, *G.visc.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *G.ped.* Pedalganglion. Fig. A ist ein medianer, B und C sind seitliche Sagittalschnitte.
- Fig. 6—11 sind Objecte, die mit Picro-Salpeter-Säure conservirt und mit Hämalau gefärbt wurden.
- Fig. 6. Keimscheibe, in der Mitte einschichtig, an der Peripherie bildet sich das Mesoderm (*Mes*); *Ent* Entodermzelle. Vergr. 142.
- Fig. 7. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. *Ent* Entodermzelle, deren Kern schon deformirt wird.
- Fig. 8. Hälfte eines Schnittes durch die Keimscheibe, zeigt die Überwachsung der peripherischen Entodermzellen durch den Keimscheibenrand. *Ect.*

einschichtiges Ectoderm im Centrum der Scheibe, *Mes* Mesoderm, *Ent* Entoderm. Vergr. 142.

- Fig. 9. Ein Theil desselben Schnittes. Vergr. 305. Der Keimscheibenrand überwächst eine Entodermzelle (*Ent*).
- Fig. 10. Rand der Keimscheibe. *Ent*. Entoderm. Die Keimscheibe hat sich etwas vom Dotter abgelöst, und man sieht um den Dotter die dünne Protoplasmaschicht. Vergr. 305.
- Fig. 11. Etwas ältere Keimscheibe. In der Mitte einschichtiges Ectoderm. An der Peripherie das Mesoderm, das sich auf einer Seite vom Dotter abgelöst hat. Die Entodermzellen werden zur Hülle des Dotterorgans. *Dot.k.* Kerne dieser Hülle, also der ehemaligen Entodermzellen. Vergr. 142.
- Fig. 12. Ein Theil eines Sagittalschnittes in dem Stadium, das der Bildung der Mitteldarmanlage vorhergeht. *Sch* Schalendrüse, *Mn* kleine Ausstülpung, an deren Stelle sich später die Mantelanlage bildet. Vergr. 142.
- Fig. 13. Theil desselben Schnittes (bei Vergr. 305), nämlich die Stelle, wo später die Mitteldarmanlage entsteht. *Mn* Bildungsstelle des Mantels, *Mes* Haufen von Mesodermzellen, *Dot.k.* Kern der Dotterhülle.

#### Tafel 7.

- Fig. 14. Sagittalschnitt durch einen Embryo im Stadium der Anlage des Mitteldarmes. *St* Stomodäum, *Sch* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *D.a* Zellen des Mitteldarmes. Vergr. 142.
- Fig. 15. Theil desselben Schnittes bei Vergr. 305. *Mn* Mantelanlage, *D.a* Mitteldarmanlage, *D.k.* Kern der Dotterhülle.
- Fig. 16 und 17. Bildung des Mitteldarmes. Sagittalschnitte. *Mn* Mantel, *D.a* Anlage des Mitteldarmes, *D.k.* Kerne der Dotterhülle. Vergr. 305.
- Fig. 18. Späteres Stadium. Sagittalschnitt. *Mn* Mantel, *D.a.* Mitteldarmanlage. Vergr. 305.
- Fig. 19. Mitteldarmbildung. Sagittalschnitt. *Sch* Schalendrüse, *Mn* Mantel, *D.a.* Anlage von Mitteldarm und Tintenbeutel (*tb*), *a* Anus. Vergr. 142.
- Fig. 20. Schematischer Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos hinter dem Mund zur Zeit der Bildung der Kopfganglien. *Oc* Auge, *Ect.pl.* Ectodermverdickung der Kopflappen, von der sich das Cerebralganglion entwickelt. Vergr. 142.
- Fig. 21. Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos zur Zeit der Entwicklung der Cerebralganglien. *St* Stelle der Einstülpung des Vorderdarmes, *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Cerebr.g.* Anlage des Cerebralganglions. Vergr. 142.
- Fig. 22. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. *Ect.pl.* Ectodermverdickung, *Cerebr.g.* Anlage des Cerebralganglions, *D.k.* Kern der Dotterhülle in Theilung.
- Fig. 23. Etwas schräger Querschnitt durch den Kopf. *St* Vorderdarm, *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Oc* Auge, *Cerebr.g.* Cerebralganglion. Vergr. 142.
- Fig. 24. Unterer Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Verbiindung des Kopfganglions (*cerebr.g.*) mit der Ectodermverdickung des Kopflappens (*Ect.pl.*).
- Fig. 25 und 26. Querschnitte durch die Bildungsstelle des Pedalganglions.

- Fig. 25 näher zur Otocyste als Fig. 26. *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Ped.g.* Pedalganglion, *V.Tr.* vordere Trichterfalte, *Oe* Auge. Vergr. 142.
- Fig. 27. Querschnitt durch die Stelle, wo die Anlage des Pedalganglions dem Vorderrand der Otocyste anliegt. In *Ot* sieht man einige Zellen der tangential getroffenen Vorderwand der Otocyste. *Ped.g.* das von der Ectodermverdickung des Kopflappens sich ablösende Pedalganglion. Vergr. 142.
- Fig. 28. Ein Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Dieselben Buchstaben.
- Fig. 29. Schematisirter Querschnitt eines noch älteren Embryos. Der Schnitt ist etwas schräg, so dass er das Auge (*Oe*) und die Anlage eines Armes (*Br*) zeigt. *St* Stomodäum, *Ect.pl.* Ectodermverdickung des Kopflappens, *Cerebr.g.* Cerebralganglion, *Ped.g.* Pedalganglion. Vergr. 142.
- Fig. 30 und 31. Zwei Sagittalschnitte (ein dazwischenliegender ist weggelassen) durch die Anlage der Otocyste (*Ot*) und des Visceralganglions (*visc.g.*). Zellenproliferation des Ectoderms gleich hinter der Otocyste; Abspaltung eines Zellenstreifens von der Ectodermverdickung. Vergr. 305.

## Tafel 8.

- Fig. 32. Dasselbe, etwas später. Anlage des Visceralganglions als Zellhaufen unmittelbar hinter der Otocyste und als dünner sich vom Ectoderm abspaltender Zellstreifen. Vergr. 305.
- Fig. 33. Sagittalschnitt durch das Visceralganglion in späterem Stadium; der Schnitt hat die hintere Trichterfalte mit darin liegenden Haufen von Mesodermzellen (*Mes*) getroffen. *Ot* Otocyste, *Visc.g.* Visceralganglion. Vergr. 71.
- Fig. 34. Sagittalschnitt nach außen von der Otocyste, zeigt die Verbindung des Visceralganglions mit dem Pedalganglion (*Ped.g.*). *Ot* die etwa angeschnittene Otocystenwand, worüber das Pedalganglion sich mit dem Visceralganglion (*Visc.g.*) vereinigt, *Inf.* Trichter (hintere Trichterfalte). Vergr. 71.
- Fig. 35. Visceralganglion in einem späteren Stadium. Sagittalschnitt. Das Ganglion wird kürzer und wandert auf die obere Seite der Otocyste. *Inf.* Trichter. Vergr. 71.
- Fig. 36. Noch etwas späteres Stadium. *n, n* die zu Nerven werdenden Auswüchse des Visceralganglions. Vergr. 71.
- Fig. 37. Ein noch späteres Stadium. Visceralganglion mit seinen Nerven. *n.v.* Visceralnerv, *n.p.i.* hinterer Trichternerv, *H* Leber. Vergr. 71.
- Fig. 38. Einer von den äußersten Sagittalschnitten, geht durch den Kopf und den seitlichen Theil des Trichters, hat den Körper aber nur eben getroffen. *Ot* angeschnittene Otocyste, *g.v.* Visceralganglion, *Ect.* Zellstreifen von ihm zur äußeren Ectodermverdickung, *Ect'* Ectodermverdickung an der dem Trichter zugewandten Kopfseite. Vergr. 71.
- Fig. 39, 40, 41. Querschnitte durch den Embryo während der Entwicklung des Blutgefäßsystems und Cöloms. Fig. 39 näher zum hinteren Körperende, Fig. 40 u. 41 in der Darmgegend. *Sin.post* hinterer Blutsinus, *Hoyle.org.* Hoyle's Organ, *Mn* Mantelanlage, *Dot.* und *D.* Dotter, *Br*

Kiemen, *V.C* Schenkel der Hohlvene, *C.v.* Kiemenherz, *C* Herzanlage, *Coel.peric.* oder *Coel.p.* Pericardialtheil, *Coel.N.* Nierentheil des Cöloms, *Int.* Darm. Vergr. 71.

- Fig. 42 und 43. Querschnitte durch einen bedeutend älteren Embryo, Fig. 42 weiter hinten als Fig. 43. *Sch.dr.* Schalendrüse, *D* Dotter, *Mn* Mantel, *C* Herzanlage (auf Fig. 43 vom Schnitte nur berührt), *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *C.v.* Kiemenherz, *v.br.* Kiemenvene, *Per.* Pericard, *Per.dr.* Anlage der Pericardialdrüse, *N* Niere, *Sin.p.* hinterer Blutsinus. Vergr. 142.
- Fig. 44. Entwicklung der Pericardialdrüse. Theil des in Fig. 42 abgebildeten Präparates bei Vergr. 305. Dieselben Buchstaben.
- Fig. 45. Querschnitt durch den hinteren Theil eines jüngeren Embryos, wenn der Mitteldarm und die Kiemen auftreten. *Br* Kiemenanlage, *Gen.* Genitalzellen, *D.* Dotter. Sublimat mit Essigsäure; Carmalaun. Vergr. 142.
- Fig. 46. Dasselbe. Chromsäure, Hämalun. Vergr. 142.
- Fig. 47. Querschnitt durch einen Embryo von *Sepia*, dessen Pericard die mesodermale Brücke zwischen der Körperwand und der Wand des hinteren Blutsinus (*Sin.p.*) durchbricht. Im unteren Theile der Brücke verläuft die hintere Aorta (*a.p.*), im oberen Theile liegen die wenig auffälligen Genitalzellen (*Gen.*). *C.v.* Kiemenherz, an einer Seite nur wenig getroffen, *Sch.dr.* Schalendrüse. Vergr. 71.
- Fig. 48. Weiterbildung des Cöloms (vgl. Fig. 42). *C* Herz, *c.v.* Kiemenherz, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *P* Pericard, *Per.dr.* Pericardialdrüse. Vergr. 142.
- Fig. 49 und 50. Ein späteres Stadium. In Fig. 49 (Vergr. 71) geht der Schnitt durch die Verbindungsstelle von Niere (*N*) und Pericard (*P*), in Fig. 50 (Vergr. 142) durch die vorderen Enden der Nierensäcke, die vorn weiter reichen als das Pericard. *m.d.* Depressor infundibuli, *mh* Mantelhöhle, *Mn* Mantel, *v.c.* Schenkel der Hohlvene, *Br.* Kieme, *H* Leber, *Int* Darm, *T* Anlage des Tintenbeutels.
- Tafel 9.**
- Fig. 51 und 52. Weiterbildung des hinteren Blutsinus. Sagittalschnitte. Fig. 51 schematisirt. *Sin.post.* hinterer Blutsinus, *V.abd.* Abdominalvene, *Dot.* Dotter, *Gen.* Genitalanlage, *Per.* Pericard, *C* Herz, *a.p.* hintere Aorta, *v.c.* Hohlvene, *Int.* Darm. Vergr. 142.
- Fig. 53. Querschnitt in der Otocystengegend, der den hinteren Theil der Augentiele (*Aug.st.*) trifft. *Mes.* Mesodermzellen, aus denen die großen Zellen des Augensinus entstehen, *Dot.* Dotter, *G.visc.* Visceralganglion, *Ot* Otocyste, *Inf.* Trichter. Vergr. 142.
- Fig. 54—57 nach Präparaten von *Sepia officinalis*. Färbung mit Hämalun und Orange G.
- Fig. 54. Theil des Blutsinus um Auge und Ganglion opticum (*g.opt.*) zwischen diesem und dem Ganglion pedale (*g.ped.*). Im Sinus kleine Zellen mit langen Ausläufern. Vergr. 305.
- Fig. 55. Theil des Augensinus mit großen und kleinen Zellen. *g.opt.* Ganglion opticum. Vergr. 305.

- Fig. 56 und 57. Die großen Zellen des Augensinus. Vergr. 305.
- Fig. 58. Hüllen des äußeren Dottersackes. *Ect.* Ectodermhülle, *D.m.* Entodermhülle, *Deg.n.* Reste der degenerirten Kerne, die sich stark mit Hämalaun färben. Vergr. 305.
- Fig. 59. Dasselbe. *Dot.k.* metamorphosirte Kerne der Dotterhülle (blasse Kerne). Sublimat mit Essigsäure. Carmalaun. Vergr. 305.
- Fig. 60. a) Zellen der Ectodermhülle des äußeren Dottersackes. b) Kerne der inneren Entodermhülle desselben. Vergr. 580.
- Fig. 61. Kern der Dotterhülle vor seinem gänzlichen Zerfall. Diffus mit Hämalaun tingirt. Vergr. 580.
- Fig. 62. Sagittalschnitt durch das hintere Ende des inneren Dotterorgans. Verdickung der Plasmaschicht der Dotterhülle (*D.m.*) und Vergrößerung der Zahl und Dimensionen ihrer Kerne. *Dot.* Dotter. Hämalaun. Vergr. 305.
- Fig. 63. Sagittalschnitt durch das hintere Ende des inneren Dotters. *Dot.* Dotter, *D.m.* die aus der Verdickung der Plasmaschicht entstandene körnige Masse mit großen metamorphosirten Kernen, *P* Pericardialraum, *Sin.p.* (*v.abd.*) der hintere Sinus, der in die Abdominalvene übergeht, *Schlz.* zerrissene Schleimzellen in der Epidermis. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 64. Dasselbe. Verschiedene Stadien der Kerndegeneration. Die hellen Flecken (Spuren von verschwundenen Kernen) noch mit Nucleolis. *Dot.m.* körnige Masse mit Kernen, *Dot.* Dotter. Hämalaun u. Orange G. Vergr. 305.
- Fig. 65. Frontalschnitt durch die hintere Abtheilung des inneren Dotters. Man sieht seine beiden Lappen voll körniger Masse und Kernen in verschiedenen Stadien der directen Theilung und der Degeneration. *Mes.* Mesodermzellen. Perényis Gemisch. Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 66. Theil eines Frontalschnittes durch die hintere Abtheilung des inneren Dotters. *Dot.* Dotter, *D.m.* körnige Masse mit großen Kernen. Perényis Gemisch. Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 67. Kern aus der körnigen Masse in directer Theilung. Hämalaun und Eosin. Vergr. 580.
- Fig. 68. Gruppe von Kernen derselben körnigen Masse. Vergr. 305.
- Fig. 69. Innere Hülle des Dotterorgans im letzten Stadium (fast ohne äußeren Dottersack). Plasmaschicht der Hülle viel dicker, Kerne rundlich. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 70. Dasselbe. Dotterhülle in Flächenansicht. Plasmaschicht ohne Zellgrenzen mit großen, runden Kernen. Vergr. 305.
- Fig. 71. Entwicklung der Chromatophoren. Mantelrand im Sagittalschnitt. *a* die äußere, *b* die innere Fläche des Mantels. Ectodermzellen noch nicht differenzirt. *Chr.* Chromatophore, *Mes.* Mesodermzellen, aus denen die Mantelmusculatur entsteht. Hämalaun u. Orange G. Vergr. 305.
- Fig. 72. Späteres Stadium. Mantelrand. *Ep.* Epidermis der Außenfläche des Mantels: Zellen des Cylinderepithels des Ectoderms; die leeren Räume dazwischen entsprechen zerrissenen Schleimzellen. *Ep'.* Epidermis der inneren Mantelfläche (flaches Epithel), *Musc.* die Muskelschicht des Mantels, *Chr.* Chromatophore. Vergr. 610.

- Fig. 73. Theil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo von *Loligo marmorae*, um das hohe Cylinderepithel von Hoyles Organ (*Hoyle.O.*) zu zeigen. *D.m* hinteres Ende des inneren Dotters, *P.* Pericard. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure. Vergr. 142.
- Fig. 74. Theil eines Sagittalschnittes durch den hinteren erweiterten Theil von Hoyles Organ (*Hoyle.O.*). Seine Zellen voll stark mit Eosin gefärbten Körnchen. Hämalan und Eosin. Vergr. 305.
- Fig. 75—77. Entwicklung des Kiemenherzens. *Per.dr.* Pericardialdrüse, *P.* äußere Hülle des Kiemenherzens (Kerne des Peritonealepithels).
- Fig. 75. Embryo der 2. Periode. Die Endothelzellen des Kiemenherzens wachsen. Hämalan und Orange G. Vergr. 305.
- Fig. 76. Etwas älterer Embryo. Bildung von großen Zellen an der inneren Fläche des Kiemenherzens. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 77. Reifer Embryo fast ohne äußeren Dottersack. Kiemenherzwandung durch die Bildung vieler großer Zellen stark verdickt. Perényis Gemisch, Grenachers Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 78—82. Schleimige Metamorphose des ectodermalen Hautepithels.
- Fig. 78. Auftreten der Schleimzellen (*Sch*) zwischen den Flimmerzellen der Haut. Jene sind zerrissen und leer. *Mes.* Mesodermis der Haut. Nach einem Präparate von *Loligo marmorae*. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.
- Fig. 79. Allgemeine Ansicht der Haut in späteren Stadien. Theil der Mantelwandung. Schleimige Metamorphose des Epithels der Außenfläche (*Sch*): Zellen bis auf die Wandungen zerstört. *Ep'*. flaches Epithel der Innenfläche, *Mus.* die Muskelschicht des Mantels. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 142.
- Fig. 80. Theil der Haut eines älteren Embryos. *Ep.* die unveränderten Flimmerzellen; die leeren Räume dazwischen entsprechen den zerrissenen und entleerten Schleimzellen. *Sch.* zerstörte Schleimzellen, *Ep'*. flaches Epithel der unteren Manteloberfläche. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 81. Theil des Mantels nach demselben Präparate wie Fig. 80. *Sch.* zerstörte Schleimzellen. *Ep.* unmetamorphosirte Ectodermzellen, darunter eine Mitose. Allem Anscheine nach ist diese Zellgruppe der Herd für die Regeneration des degenerirten Ectoderms. *Ep'*. flaches Epithel der inneren Mantelfläche, *Mus.* Muskelschicht des Mantels, *v.* Gefäß im Mantel. Vergr. 305.
- Fig. 82. Frontalschnitt durch den Mantelrand. Innenfläche mit flachem Epithel *Ep'*. Am Rande werden die Epithelzellen allmählich cylindrisch. Außen ist das Epithel zerstört. Die Regeneration des Epithels mag vom Rande aus stattfinden.

## Tafel 10.

Fig. 83—90. Entwicklung des Auges.

- Fig. 83. Querschnitt durch die Vorderwand der Augenblase, aus der sich Corpus epitheliale und Linse entwickeln. In der Mitte der inneren Zellschicht großkernige Zellen (*c.ep.*) als Anlage des Cp. epitheliale. Piero-Salp.-Säure, Hämalan. Vergr. 305.

- Fig. 84. Frontalschnitt zur Demonstration der Entwicklung der Linse (*L*). Von der Peripherie aus werden die großen Zellen der Anlage des Cp. epitheliale von den kleinen Zellen unwachsen (*c.ep.*). *Ir.* Anlage der Iris. Perényis Gemisch. Borax-Carmin. Vergr. 305.
- Fig. 85. Frontalschnitt durch einen Embryo von *Loligo marmorae*. *Ir.* Iris, *L.* Linse, *C.ep.* Cp. epitheliale. Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.
- Fig. 86. Querschnitt durch einen Embryo von *Sepia*. *L.* Linse, *C.ep.* Cp. epitheliale. Näher zur Linse liegen die primitiven großen Zellen des letzteren, weiter die sie von der Peripherie unwachsenden kleinen Zellen, von denen die in die Linsensubstanz übergehenden Fäden ausgehen. *aw* Zellen der Außenwand des Cp. epitheliale, d. i. des äußeren Blattes der Vorderwand der Augenblase. Hämalaun und Orange G. Vergr. 305.
- Fig. 87. Querschnitt durch das Auge eines alten Embryo von *Sepia*. *ASt.* ehemalige Wand des Augensoteles, deren Ectodermverdickungen zum »weißen Körper« werden. *cb* mesodermale Anlage des weißen Körpers, *Pl.* Hautfalte, unwächst Augensoteles und Armwurzeln und wird zur Cornea, *Ir.* Iris, *C.ep.* Cp. epitheliale, *R.* Retina. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 71.
- Fig. 88. Theil desselben Präparates bei Vergr. 305. Corpus epitheliale. *R.* Retina, *C.ep.c.* die centralen großen Zellen des Cp. epitheliale, *C.ep.p.* periphere kleine Zellen desselben, die wie eine Falte des ehemaligen inneren Blattes der vorderen Wand der Augenblase aussehen, *aw.* Zellen der äußeren Wand des Cp. epitheliale (des äußeren Blattes der vorderen Wand der Augenblase).
- Fig. 89. Dasselbe. Mehrere große Zellen des Cp. epitheliale (*c.ep.c.*), die feine Auswüchse zur Linse aussenden. *aw.* die äußere Wand des Cp. epitheliale. Vergr. 305.
- Fig. 90. Frontalschnitt durch einen Embryo von *Loligo marmorae*. Theil der Augenretina. *Rh.* die sich bildenden Stäbchen. Proximal ist die Zellschicht (Kernschicht) der Retina von der feinen Membran (*M*) begrenzt, durch die die Enden der Retinazellen hindurch zu gehen beginnen (im unteren Theile der Figur, *R*). Kleinenbergs Gemisch mit etwas Osmiumsäure, Carmalaun. Vergr. 305.
- Fig. 91. Sagittalschnitt durch den hinteren Theil eines reifen Embryos. Pericardialhöhle (*Per.*) viel kleiner geworden; der von ihr früher eingenommene Raum von Dotter erfüllt (*D*). Genitalanlage (*Gen.*) zwischen Dotter und Körperwand. *C.* Herz, *Ventr.* Magen, *Ep.* degenerirtes Hautepithel, *Hoyl.org.* Hoyles Organ. Vergr. 71.
- Fig. 92. Sagittalschnitt durch einen reifen Embryo. Äußerer Dottersack ganz klein geworden. *D.* Dotter, *Dm.* innere Dotterhaut, *Mes.* Mesodermzellen in dem viel kleiner gewordenen Raume zwischen der äußeren und inneren Dotterhaut. Perényis Gemisch, Borax-Carmin. Vergr. 71.
- Fig. 93. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Sepia* aus der 3. Periode. *Aug.f.* Hautfalte, die die Augensoteles unwachsen hat, *Oc.* Auge, *Aug.St.* Ectodermverdickung der Wand des ehemaligen Augensoteles (Theil der ectodermalen Anlage des weißen Körpers), *Mes.* mutmaßliche mesodermale Anlage des weißen Körpers, *Sin.* Blutsinus um das Auge, *g.opt.* Ganglion opticum. Vergr. 71.

## Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. 237

- Fig. 94. Querschnitt durch das hintere Körperende eines Embryos von *Loligo* aus der 3. Periode. *D.* Dotter, *Sin. post.* hinterer Blutsinus, *Gen.* Genitalanlage, *Per.* Pericard, *C.v.* Kiemenherz (der etwas schiefe Schnitt hat es nur an einer Seite getroffen), *Mn.* Mantel, *L.w.* Leibeshöhle, *a.p.* hintere Aorta, *v.l.* hintere Seitenvenen. Vergr. 71.
- Fig. 95. Querschnitt durch einen Embryo der 3. Periode. *N.N.* die vorderen Enden der beiden Nieren mit ihrer Scheidewand; später fließen sie zusammen. *Hep.* Leber, *v.c.* Vena cava, *G.Spl.* Gangl. splanchnicum. Vergr. 305.
- Fig. 96. Ein eben ausgeschlüpfter *Loligo*. Kiemenherz (*c.v.*) im Sagittalschnitt; seine Wand wird durch die Vermehrung der großen Zellen, in deren Vacuolen blasse homogene Einschlüsse liegen, stark verdickt. *v.c.* Vena cava, durch Klappen (*valv.c.v.*) vom Kiemenherzen abgeschlossen, *N.* hinteres Nierenende, *Per.* Pericard. Hämalaun und Orange G. Vergr. 305.











Fig. 32-48. Anatomical structures of various organisms, showing internal and external features.







