

# Studien über den Körperbau der Anneliden.

Von

**Eduard Meyer**

in Kasan.

---

Mit Tafel 12—17.

---

V.

## Das Mesoderm der Ringelwürmer.

Die vorliegende Arbeit bildet eine Fortsetzung meiner bereits früher veröffentlichten »Studien über den Körperbau der Anneliden«. Die betreffenden Beobachtungen wurden zum Theil noch in jener Zeit in Angriff genommen, als ich mich mit der Untersuchung des Nephridialsystems der Terebelloiden beschäftigte. Der Endzweck derselben war, auf Grund von eigenen, entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen der Beantwortung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Excretionsorgane der Anneliden näher zu treten.

Schon sehr bald jedoch kam ich zur Überzeugung, dass die Kenntnis der ontogenetischen Bildungsweise der Annelidennephridien allein zur Lösung des besagten Problems lange nicht ausreichen würde. Gleich von vorn herein hatte ich mit weit allgemeineren embryologischen Fragen zu rechnen, und zwar vor Allem mit der Entstehung und weiteren Differenzirung des Mesoderms, worüber in der Litteratur die verschiedensten Ansichten herrschten. Daher suchte ich meine Beobachtungen auch auf dieses Gebiet auszudehnen.

Dass ich mich hierbei nicht auf die Entwicklung des Mesoderms und seiner Derivate beschränken konnte, ist selbstverständlich. Die Mesodermfrage kann eben nur von allgemeinerem Standpunkte aus erörtert werden, und so lag es auf der Hand, dass ich bei meinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stets die Gesamtorganisation der Anneliden im Auge behielt. Wenn ich nun aber

hier denjenigen Theil meiner Beobachtungen, welcher sich speciell auf die Entstehung der mesodermalen Gebilde bei den Ringelwürmern bezieht, als selbständige Abhandlung erscheinen lasse, so geschieht es, weil die Frage nach dem Ursprung und der morphologischen Bedeutung des Mesoderms dank ihrer Zugehörigkeit zur Lehre von den Keimblättern im Laufe der Zeit eine gewisse, traditionelle Selbständigkeit erworben hat.

Die Entwicklung der Mesodermgebilde habe ich bei sehr verschiedenen Annelidenlarven studirt, jedoch wähle ich für die nachfolgende, ausführliche Darstellung drei Formen, die drei im System von einander weit abstehenden Wurmgruppen angehören; es sind: *Psymmobranchus* aus der Familie der Serpuliden, als Repräsentant der Sedentarien, *Polygordius* aus der Familie der sogenannten Archanneliden, welche im Meeresschlamm wohnen, und *Lopadorhynchus*, eine pelagische Raubform aus der Familie der Phyllocociden. Diese Wahl war zum Theil eine Folge des Zufalls, indem während meines Aufenthaltes in Neapel in einem Jahre (1885) die *Polygordius*-Larven in außergewöhnlicher Anzahl im Auftriebe erschienen, in einem anderen (1889) *Lopadorhynchus*, während das embryologische Material von *Psymmobranchus* stets in ausreichender Menge leicht zu erhalten ist. Andererseits dienten die erwähnten Formen schon früher als Objecte drei Forschern, nämlich HATSCHKE, KLEINENBERG und SALENSKY, die in sehr wesentlichen Punkten zu ganz verschiedenen empirischen Resultaten und somit auch zu verschiedenen theoretischen Schlüssen gelangt waren. Daher erschien es mir um so interessanter, die Entwicklungsgeschichte dieser Formen durch eigene Anschauung kennen zu lernen und dabei möglicher Weise eine Erklärung für die bestehenden Controversen zu finden. Schließlich bestimmte mich zur Wahl der Objecte noch der Umstand, dass es Repräsentanten nicht nahverwandter Familien waren, in Folge dessen denn auch die Untersuchungsergebnisse jedenfalls mehr Berechtigung auf allgemeinere Schlüsse versprochen.

Außer den drei genannten Formen habe ich die Entwicklung von *Polymnia nebulosa* (*Terebella Meckelii*) vom Ei ab untersucht, doch werde ich diese Beobachtungen in extenso wahrscheinlich erst in meiner Monographie der Terebelloiden veröffentlichen können. Hier will ich von diesen Resultaten, sowie von meinen weniger vollständigen Studien an anderen Annelidenlarven nur in beschränktem Maße zu Vergleichen Gebrauch machen.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner morphologischen Unter-

suchungen an Ringelwürmern habe ich bereits früher (1890) in einer kleineren Schrift, »Die Abstammung der Anneliden«, in allgemeinen Zügen veröffentlicht. Seitdem hatten verschiedene, nicht von mir abhängige Umstände mich an der detaillirten Ausarbeitung des Themas verhindert. Es sind nun inzwischen nicht wenige Abhandlungen erschienen, welche unmittelbar oder indirect die von mir erörterten Fragen berühren; es wurden so manche neuen Thatsachen bekannt, und diese hatten neue Gesichtspunkte zur Folge. Alles das habe ich bei Durchsicht meiner vorhandenen und bei Herstellung frischer Präparate aus dem noch übrig gebliebenen Material so viel als möglich zu berücksichtigen gesucht; doch konnte ich allen neueren Anforderungen nicht gerecht werden, da ich nicht wieder Gelegenheit hatte, durch einen Aufenthalt am Meere mir die etwa nöthigen Untersuchungsobjecte zu verschaffen. So wird denn meine Darstellung in mancher Hinsicht Lücken aufweisen, die mir selbst vielleicht mehr als irgend Jemand fühlbar sind, deren Ausfüllung ich aber vorläufig zukünftigen Beobachtungen anheimstellen muss.

Trotzdem entschließe ich mich dazu, meine Untersuchungen in statu quo zu veröffentlichen, einerseits weil ihre Fortsetzung durch anderweitige Verpflichtungen auf unbestimmte Zeit hinausgeschoben wird, andererseits weil ich gewisse Thatsachen aus der Annelidenentwicklung zu verzeichnen habe, die bisher gar keine oder nur wenig Beachtung gefunden haben, deren Kenntniss jedoch, wie mir scheint, bei Beurtheilung der Frage nach der morphologischen Bedeutung des sogenannten Mesoderms oder mittleren Keimblattes von Nutzen sein kann — einer Frage, die noch lange nicht endgültig entschieden ist, ihrer Wichtigkeit wegen aber nach wie vor ein wohlverdientes Interesse beansprucht.

Meine Abhandlung ist zuerst russisch in den Arbeiten der Kasaner Naturforschergesellschaft (31. Bd. 4. Heft 1898) unter dem Titel »Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden« veröffentlicht worden. Dass sie jetzt hier in deutscher Sprache erscheint und somit einem größeren Leserkreise zugänglich wird, dafür fühle ich mich Herrn Professor DOHRN zu besonderem Danke verpflichtet.

In der Übersetzung habe ich zur leichteren Orientirung im zweiten, allgemeinen Theile die Abschnitte mit Überschriften versehen. Neue Bemerkungen sind als Fußnoten behandelt und zum Unterschiede von den früheren Fußnoten als »Zusätze« bezeichnet worden. In Nachträgen endlich habe ich die wichtigsten, neueren

Abhandlungen berücksichtigt, welche auf die von mir behandelten Fragen einen directeren Bezug haben und während des Druckes oder nach Veröffentlichung der russischen Ausgabe meiner Arbeit erschienen sind.

## Erster Theil.

### Die Mesodermgebilde der Larve von *Psygmobranchus protensus*.

Der allgemeine Entwicklungsgang dieser Form ist von W. SALENSKY (1882) beschrieben worden. Seine Darstellung beginnt mit der Eifurchung, von der er die hauptsächlichsten Stadien erkannt hat: ihr Endresultat ist eine epibolische Gastrula, die sich nachher zu einer typischen Trochophora ausbildet. SALENSKY hat seine Beobachtungen bis zur Umwandlung der Larve in den sich festsetzenden jungen Wurm, der bereits die für die Serpuliden charakteristische Wohnröhre abzusecheiden beginnt, durchgeführt.

Wie bei den meisten Anneliden, deren Entwicklungsgeschichte SALENSKY untersucht hat, so unterscheidet er auch bei *Psygmobranchus* ein Rumpf- und ein Kopfmesoderm. Das erstere soll hier von einem Paar großer Urmesodermzellen ausgehen, die bereits in der Gastrula am hinteren Urmundrande auf der Grenze von Ecto- und Entoderm gelegen seien. Der eigentliche Ursprung der beiden großen Zellen ist dem Autor unbekannt geblieben. Durch Sprossung der Urmesodermzellen entstehen nun wie gewöhnlich die beiden Mesodermstreifen, die in der jungen Trochophora dreieckig werden und sich auf der Bauchseite allmählich zwischen der Bauchmarksanlage und dem Mitteldarm bis zur Mundregion nach vorn ausdehnen. Als erste Anzeichen der Segmentirung treten in ihnen die Borstensackanlagen auf, welche SALENSKY bekanntlich noch vom Mesoderm ableitete. Durch Delamination bilden sich dann in den 3 Paar vordersten Mesodermsoniten, die eben so vielen Borstenbündeln entsprechen, die Cölomhöhlen, begrenzt von der Splanchno- und Somatopleura und auf den Segmentgrenzen von den Dissepimenten, die sich den Borstendrüsen dicht anschmiegen sollen. Auf älteren Stadien unterscheidet SALENSKY im Rumpfmesoderm jederseits 3 Theile: 1) die »Muskelplatten« (plaques musculaires), welche, symmetrisch zu beiden Seiten der Bauchmarksanlage gelegen, auf dem Querschnitte aus je einem großen, an seiner Außenseite Muskelfibrillen

erzeugenden Myoblasten bestehen, aufwärts davon 2) die Borstendrüsen, vorläufig von ovaler Gestalt, und noch mehr dorsalwärts 3) die »Seitenplatten« (plaques latérales). In letzteren ist es SALENSKY, vermuthlich in Folge ungünstiger Conservirung, nicht gelungen, die typische Spaltung in die parietalen und visceralen Mesodermbblätter zu beobachten.

Das »Kopfmesoderm« soll zur Zeit der Umwandlung der Gastrula in die Trochophora als eine besondere, ventral zwischen Ecto- und Entoderm auftretende Zellschicht entstehen. Bei der Larve theile sich dieses Kopfmesoderm sodann in ein Paar symmetrische Platten, in denen später, wahrscheinlich auch durch Delamination, die definitive Kopfhöhle erscheine. Für *Psymmbranchus*, wie auch für die übrigen, von ihm untersuchten Formen, giebt SALENSKY an, dass die secundäre Kopfhöhle früher als die Cölomhöhlen des Rumpfes, und zwar durchaus unabhängig von den letzteren, sich bilde. Von ihren mesodermalen Wandungen liefere die äußere, die sich dem Gehirn und der Haut anlege, die Kopfmuskeln und das parietale Peritoneum, die innere das viscereale Peritoneum und die Muskulatur des Vorderdarmes.

Über die Bildung des Gefäßsystems theilt uns SALENSKY mit, dass zur Zeit der Verwandlung der Larve in die endgültige Form zunächst ein pulsirender Darmsinus erscheine, der durch Auseinanderücken der Splanchnopleura und des entodermalen Dünndarmepithels entstehe.

Die hier in Kürze referirten Resultate hatte SALENSKY fast ausschließlich durch Beobachtungen am frischen Objecte erzielt, wobei, wie er selbst sagt, die unbedeutende Größe und runde Gestalt der jüngeren Embryonen, sowie die geringe Durchsichtigkeit ihrer von feinen, glänzenden, rothen Dotterkörnchen überfüllten Gewebselemente sich als sehr missliche Hindernisse für die Untersuchung erwiesen. Brauchbare Schnitte zu erhalten sei es ihm aber bloß bei älteren Larven, die schon eine längliche Form angenommen hatten, gelungen.

Aus eben denselben Gründen erschien mir die Untersuchung der allerjüngsten Stadien von *Psymmbranchus* sehr wenig Erfolg zu versprechen. Vergeblich versuchte ich bei einfacher Paraffineinbettung gute Schnittserien zu gewinnen. Die feinen Dotterkörnchen, welche durch die Conservirung überaus hart geworden waren, schoben sich beim Schneiden vor dem Messer her und verunstalteten jeden Schnitt. An die Möglichkeit einer doppelten Einbettung aber in Celloidin (oder Photoxylin) und Paraffin, wie ich sie später empfohlen habe,

hatte ich derzeit noch nicht gedacht. Eben so Weniges versprach eine bloße Beobachtung der lebenden Embryonen, und somit zog ich es vor, von der Untersuchung der jüngsten Stadien ganz abzustehen.

Meine Beobachtungen beginnen mit der unsegmentirten Trochophora, wo in Folge des allmählichen Schwindens der leidigen Dotterkörnchen die Gewebe durchsichtiger werden. Dadurch wird einerseits die Untersuchung sowohl *intra vitam*, als auch an gefärbten Totopräparaten viel leichter, andererseits aber werden die Gewebe homogener, so dass man beim Schneiden der Larven von nun an auf keine besonderen Hindernisse mehr stößt.

Als gutes Fixirmittel erwies sich das Gemisch von Kupfervitriol und Sublimat, wie es in der Zoologischen Station zu Neapel zur Conservirung der Siphonophoren angewandt wird<sup>1</sup>. Es hat den Vorzug, die Larven in ausgestrecktem Zustande zu fixiren; auch treten nachher die Zellgrenzen in den Geweben sehr deutlich hervor. Leider büßen aber solche Objecte nach längerer Aufbewahrung in Alcohol ihre Tinctionsfähigkeit fast ganz ein. Daher habe ich die Larven, nachdem sie binnen 24 Stunden in Alcohol von allmählich gesteigerter Stärke ausgewaschen waren, gleich am folgenden Tage mit Salzsäurecarmin gefärbt. In Paraffin eingebettet, wurden sie in Schnitte von 3  $\mu$  zerlegt; eine so geringe Dicke derselben ist hier wegen der Kleinheit des Objectes und seiner Elemente durchaus nothwendig.

Die Resultate meiner Beobachtungen an der *Psymmobranchus*-Larve, so weit sie sich auf die Ausbildung der äußeren Körperform und Entwicklung einiger inneren Organe (Nervensystem, Darmeanal, Excretionsorgane) beziehen, habe ich schon in einer früheren Studie (1888) veröffentlicht, wo die mesodermalen Gebilde nur ganz cursorisch Berücksichtigung fanden. Da ich die Absicht hatte, das Mesoderm der genannten Form schon in einer der folgenden Lieferungen derselben Zeitschrift eingehend zu behandeln, so gab ich damals gleich alle Abbildungen (Taf. 23 u. 24, Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd.), die ich zur Illustration der Entwicklungsgeschichte von *Psymmobranchus* bestimmt hatte. Dieselben von Neuem abdrucken zu lassen, würde überflüssige Kosten verursachen, und so bitte ich den Leser vorliegender Arbeit, sich der angeführten Tafeln zu be-

<sup>1</sup> »Miscela di rame e sublimato.« s. LO BIANCO, SALVATORE. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 10. Bd. 1890 p. 443.

dienen, was ja bei der allgemeinen Verbreitung der Neapler »Mittheilungen« wohl kaum mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft sein dürfte.

Bei der jungen, noch fast kugelrunden Trochophora von *Psygmorebranchus* (Taf. 23 Fig. 1) bildet das sog. Mesoderm kein einheitliches Keimblatt. Zu seinen Bestandtheilen gehören: 1) die typischen Mesodermstreifen (*P*), die dem Entoderm ventral anliegen; 2) eine ziemlich bedeutende Anzahl von Zellen, welche, im Ecto- und Entoderm vertheilt, ein lockeres Gewebe darstellen (*Py*, *KPy*), das ich embryonales Mesenchym<sup>1</sup> nennen will, und 3) eine Reihe bereits functionirender, primärer Larvenmuskeln (*Klm'*, *Klm''*). Zum Mesoderm rechnet man gewöhnlich noch die larvalen Excretionsorgane oder sog. Kopfnieren (*LN*). Dicht unter dem Ectoderm befindet sich außerdem im Rumpf der Larve ein Paar großer Zellen, welche die Nierenschlauchanlagen der definitiven Nephridien (*N'S*) repräsentiren.

Wie erwähnt, schmiegen sich die Mesodermstreifen der Mitteldarmanlage ventral dicht an, und hierin bildet die Larve von *Psygmorebranchus* den meisten übrigen Annelidenlarven gegenüber, bei denen sich die Mesodermstreifen an das Ectoderm anlehnen, eine für die Untersuchung sehr erwünschte Ausnahme. Diese Eigenthümlichkeit begünstigt in hohem Maße die Beobachtung derjenigen Gewebeelemente oder -Anlagen, die zum äußeren Keimblatt in engerer Beziehung stehen, und lässt zugleich das Verhältnis derselben zu den sich differenzirenden Mesodermstreifen um so deutlicher erkennen, als zwischen diesen und jenen, anfangs wenigstens, sich die ziemlich geräumige primäre Leibeshöhle befindet. Auf Fig. 1 erscheint zwar die primäre Leibeshöhle (*LH*) in Folge des Druckes des Deckgläschens auf die Larve ein wenig weiter als im normalen Zustande; doch ist sie auch ohne diesen Druck, sowohl im Kopf- als im Rumpfabscnitte der gefärbten und aufgehellten Trochophora, stets ganz deutlich zu unterscheiden.

Die Mesodermstreifen erscheinen im bezeichneten Stadium als ein Paar längliche, solide, vielzellige Platten, welche hinten gegen einander convergiren und dort mit ihren Polzellen, den sogenannten Urmesoblasten, endigen (*MP* Taf. 23 Fig. 1; Taf. 24

<sup>1</sup> In meiner Studie über »Die Körperform der Serpulaceen und Hermellen« (1888) hatte ich dieses Gewebe Parenchym genannt; doch habe ich nachher (1890) letztere Benennung zu Gunsten der wirklich mehr zutreffenden, älteren, von den Gebrüdern HERTWIG eingeführten Bezeichnung wieder aufgegeben.

Fig. 2). Vorläufig erstrecken sich die beiden Zellplatten nach vorn noch nicht bis in die Region des Mundes oder der oralen Wimperringe. Ihre Elemente erweisen sich auf Schnitten als polygonale, dicht an einander gefügte Zellen mit feinkörnigem Protoplasma und relativ großem, hohlem Kern, der gewöhnlich mit einem scharf hervortretenden Nucleolus versehen ist (Taf. 24 Fig. 3 *P''*). Die beiden Endzellen unterscheiden sich von ihnen hauptsächlich durch ihre bedeutenderen Dimensionen und einen noch helleren Kern.

Im Gegensatz zu den eben beschriebenen Elementen zeichnen sich die noch nicht differenzierten Zellen des embryonalen Mesenchyms durch einen meist viel kleineren, helleren Plasmakörper von unregelmäßiger Gestalt und einen ebenfalls kleineren, aber gewöhnlich ganz dunklen, chromatinreichen Kern aus. Wie bereits erwähnt, bilden die Mesenchymzellen keine compacte Schicht, sondern sind einzeln oder in Gruppen an der Innenseite der Larvenhaut oder an der Oberfläche der Darmanlage vertheilt. Topographisch lässt sich ein laterales und ein mediales Mesenchym unterscheiden und ferner, nach seinem Vorkommen in den beiden Hauptregionen der Larve, ein Rumpf- und ein Kopfmesenchym.

Das laterale Rumpfmesenchym (*lPy*) breitet sich auf beiden Seiten dicht unter der lateralen Körperwand als lockere Zellschicht aus. Es beginnt am hinteren Körperende mit einigen größeren Zellen (*Py*), die seitlich hinter den beiden Urmesoblasten und ventral unmittelbar vor den einzelligen Anldrüsen (*Adr*) liegen. Allmählich breiter werdend, ziehen diese zwei Streifen mesenchymatösen Gewebes bis in die Region der oralen Wimperringe hin und schließen sich unterwegs verschiedenen Ectodermgebilden (Borstendrüsen, lateralen Kragelappen etc.) von innen her fest an (Taf. 23 Fig. 1, 2; Taf. 24 Fig. 1—7, 22, 23).

In der präoralen Region der Larve findet man unter der Haut viel weniger solche Mesenchymzellen. Sie sammeln sich hier hauptsächlich an der Innenseite des Prototrochs und der Scheitelplatte an und bilden in ihrer Gesamtheit das laterale Kopfmesenchym (*lKPy*).

Das mediale Rumpfmesenchym (*mPy*) beginnt hinten, vor den Anldrüsen, auch mit wenigen Zellen und erstreckt sich von hier aus nach vorn als schmaler Streifen, der dicht unter dem Darne längs der ventralen Medianlinie sich zwischen die beiden Hälften der Bauchmarksanlage und die Mesodermstreifen einschicht. Vorn im Rumpf werden auch diese Elemente zahlreicher, und so

wird die Schicht breiter. Dabei geräth ein Theil der Zellen zwischen die Mesodermstreifen und die Mitteldarmlage, wird von den ersteren an das Entoderm gepresst und bildet somit ein besonderes Darmmesenchym.

Noch mehr nach vorn umgreifen die Mesenchymzellen in recht ansehnlicher Anzahl das Stomodäum und sammeln sich davor zu dem etwas compacteren, präoralen medialen Kopfmesenchym (*mKPy*, Taf. 23 Fig. 3, 4; Taf. 24 Fig. 1—11, 23) an.

Die dargestellten Beziehungen der Mesodermstreifen zu den Schichten des embryonalen Mesenchyms bleiben auch in den folgenden Stadien der Hauptsache nach dieselben. Die nächsten Veränderungen bestehen vor Allem in einer Vermehrung der Elemente in den mesodermalen Geweben; dann aber werden, hauptsächlich durch das Auftreten der inneren und äußeren Metamerie, bedeutendere Umgestaltungen bemerkbar. Bevor wir jedoch auf diese Erscheinungen näher eingehen, wollen wir zuerst noch die larvalen Muskeln betrachten.

Von functionirenden Larvenmuskeln des mesenchymatösen Typus besitzt die junge Trochophora von *Psygmorebranchus* ein ventrales und ein dorsales Paar primärer Längsmuskeln und den präoralen Ringmuskel des Prototrochs.

Die beiden ventralen Längsmuskeln der Larve bestehen je aus einer langen Muskelzelle, die frei durch die primäre Leibeshöhle zieht. Vorn ist sie an der entsprechenden Hälfte der Scheitelplatte befestigt, wo sich ihr noch einige kleinere Muskelemente anschließen, während sie hinten sich am unteren Theile der Seitenlinie, im Bereiche des lateralen Rumpfmesenchyms, inserirt. In der Mitte der langen Zelle liegt das Plasma mit dem dunkeln, länglich ovalen Kern (*Klm'*, Taf. 23 Fig. 1—3).

Die Zellen, aus denen sich die beiden dorsalen Längsmuskeln zusammensetzen, sind weniger in die Länge gezogen; es sind deren jederseits zwei. Die eine von ihnen ist spindelförmig, mit ihrem hinteren Fortsatze im oberen Theile des lateralen Rumpfmesenchyms angeheftet und erreicht mit ihrem vorderen, meist gabelig gespaltenen Ansläufer den Hinterrand des präoralen Wimperkranzes. Die zweite Zelle sitzt mit ihrem Plasmakörper der ersten in der Mitte, d. h. an der Stelle auf, wo sich ihr Plasma mit dem Zellkern befindet, und sendet von hier aus einen Fortsatz in den Kopf hinein, der am vorderen Prototrochrande seine Anheftung findet (*Klm''*).

Der Ringmuskel des Prototrochs ist nur wenig ausgebildet: er besteht aus einigen Spindelzellen, in der Mitte mit je einem länglichen, dunklen Kern.

Was nun die Larvennieren ( $LN$ ) und die einzelligen Nierenschlauchanlagen der definitiven Nephridien ( $N^1S$ ) betrifft, zu denen sich etwas später 2 Paare solcher, jedoch vergänglicher Anlagen ( $N^{II}S$ ,  $N^{III}S$ ) gesellen, so habe ich ihr Schicksal bereits 1888 ausführlich beschrieben.

Sobald der Rumpf der Trochophora, die anfangs fast halbkugelig war, in die Kegelform überzugehen beginnt (Taf. 23 Fig. 2), machen sich auch die Anzeichen der Metamerie bemerkbar. Im Ectoderm der Seitenlinien zeigen sich 4 Paar compacte, rundliche Zellgruppen, die ein wenig nach innen in die primäre Leibeshöhle vorspringen; es sind die hämalen Chätopodanlagen der ersten 4 Rumpfsegmente, von denen sich das vorderste Paar ( $hP^1$ ) später in die Kopfkienstützen verwandelt, die übrigen 3 Paare ( $BB^{1-3}$ ) aber zu echten Borstensäcken werden.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der eben erwähnten, ectodermalen Anlagen zerfallen die Mesodermstreifen in entsprechende Paare solider Mesodermsomite ( $P^{1-IV}$ ), zu denen bald noch ein 5. Paar ( $P^V$ ) hinzutritt. Die Endabschnitte der Mesodermstreifen ( $P$ ) mit ihren Urmesoblasten ( $MP$ ) gliedern erst sehr viel später neue Somitpaare von sich ab (Taf. 23 Fig. 2—5; Taf. 24 Fig. 23—26).

Und jetzt erst, nachdem die ersten 5 Paar Mesodermsomite gebildet sind, entstehen auf der Oberfläche des Rumpfkegels die intersegmentalen Ringfurchen, womit die Segmentirung des Körpers auch äußerlich in Erscheinung tritt. Die Zahl der Segmente bleibt vorläufig stationär, bis sich die Larve festgesetzt hat und allmählich die definitive Wurmform erreicht.

Das Wachsthum der Mesodermstreifen beruht gewiss nicht allein auf Abknospung neuer Zellen von den Urmesoblasten, sondern jedenfalls auch in nicht geringem Maße auf selbständiger Vermehrung der Elemente in allen Theilen der Streifen und ihrer Theile, der Somite. Darauf scheinen mir auch an verschiedenen Stellen beobachtete, stark vergrößerte Zellkerne hinzudeuten, welche vermuthlich vor ihrer Theilung bedeutend gewachsen sind (Taf. 24 Fig. 4—6, 23—26).

Wie es scheint, kommt bei der Segmentirung der Mesodermstreifen gewissen Elementen des embryonalen Mesenchyms eine bedingende Rolle zu. Wenn sich nämlich die Mesodermstreifen in ihre

metameren Abschnitte gliedern, so treten sowohl im lateralen, als auch im medialen Mesenchym Zellen auf und erheben sich, den zukünftigen Segmentgrenzen entsprechend, von der Körperwand in regelmäßigen Intervallen nach innen; indem sie sich senkrecht gegen die Mesodermstreifen stemmen und radiär in die Länge wachsen, geben sie möglicher Weise den Anstoß zur Somitbildung. Aus den beschriebenen Mesenchymzellen entstehen nachher die Dissepimentmuskeln (*Dm*, Taf. 23 Fig. 3—5; Taf. 24 Fig. 24—26).

Zur selben Zeit geht im lateralen Mesenchym noch eine andere Veränderung vor, die ein Längenwachsthum der larvalen Längsmuskeln<sup>1</sup> zur Folge hat. Im unteren Theil der besagten Zellschicht treten jederseits spindelförmige Zellen hervor und schließen sich in longitudinaler Richtung den hinteren Enden der ventralen Trochophoramuskeln an, um sie bis an das Ende des Rumpfkegels hin zu verlängern (*Llm*). Ein ähnlicher Vorgang, jedoch in bedeutend geringerem Maße, findet nun auch im oberen Theile des lateralen Mesenchyms statt, wo sich einige Spindelzellen den larvalen Rückenmuskeln beigesellen (Taf. 23 Fig. 3, 5; Taf. 24 Fig. 8, 25).

Bei der weiteren Entwicklung wachsen die Borstendrüsen kolbenförmig ins Innere vor und drängen sich derart in die noch soliden Mesodermsomite hinein, dass die gegenseitige Abgrenzung dieser zweierlei Gebilde auf Totopräparaten, besonders aber am lebenden Objecte, äußerst schwer zu erkennen ist (*BB*<sup>1-5</sup>, Taf. 23 Fig. 4). In diesem Umstande liegt gewiss auch die Ursache dafür, dass die Borstendrüsen früher vom Mesoderm abgeleitet wurden. Bei ihrem Vorwachsen ins Innere nehmen sowohl die hämalen Borstensäcke als auch die neuralen Hakendrüsen (*HW*<sup>1-3</sup>) einen Theil des lateralen Mesenchyms mit sich und versehen sich auf diese Weise mit dem Zellmaterial, das später die Chätopodmuskeln liefert.

Schon jetzt sind in den Somiten die Myoblasten der definitiven Längsmuskulatur (*mm*, *hm*, Taf. 23 Fig. 5) in Folge ihrer recht ansehnlichen Größe gut erkennbar, doch tritt ihre Umwandlung

<sup>1</sup> Früher unterschied ich larvale Längsmuskeln des Kopfes oder Prosomas (*Klm'*, *Klm''*) und des Rumpfes oder Metasomas (*Llm*); doch ist das nicht richtig, weil die letzteren eine einfache Fortsetzung der ersteren vorstellen, diese aber mit dem einen Ende in der präoralen, mit dem anderen in der postoralen Region der Trochophora ihre Anheftung haben und somit sowohl dem Kopf als auch dem Rumpf der Larve angehören.

in functionirende Muskelzellen erst nach dem Erscheinen der Cölomhöhlen deutlich hervor.

Die secundäre Leibeshöhle entsteht, wie gewöhnlich, durch Delamination, in einem jeden der paarigen, metameren Mesoderm-somite gesondert. Dabei beginnt dieser Vorgang bei *Psymmobranchus*, wie wahrscheinlich noch bei vielen anderen Anneliden, nicht im vordersten Somitpaare, welches vorläufig noch compact bleibt (*P*<sup>I</sup>, Taf. 24 Fig. 27, 28), sondern vom zweiten Paare ab, und zwar fast gleichzeitig in allen folgenden Segmenten der Larve (*P*<sup>I-V</sup>).

Nur das fünfte Paar Mesoderm-somite, das ja auch später gebildet wurde, bleibt in dieser Hinsicht ein wenig zurück.

Die Wandungen der so entstandenen, paarigen und metameren Cölomsäcke rücken dann aus einander, werden dünner und liefern das Peritonealepithel, welches alle inneren Organe einhüllt. Zugleich werden die Mesenchymelemente an diejenigen Anlagen, an welche sie sich von vorn herein angelehnt hatten, fest angepresst und lassen sich in Folge dessen allmählich immer schwerer von den Zellen des sie bedeckenden Peritoneums unterscheiden.

Die Mesenchymelemente, die sich als Muskelzellen schon früher zwischen die einzelnen Somite scheidend eingedrängt hatten, werden nun von den hinteren und vorderen Epithelwänden der auf einander folgenden Cölomsäcke eingeschlossen und bilden mit diesen die Dissepimente. Die Zellen des medialen Mesenchyms, die an das Entoderm gepresst wurden, werden später zur Muskulatur des Darmes, während die übrigen Elemente dieser Schicht, welche in der Sagittalebene über und unter den Darm zu liegen kamen, zwischen die medialen Wände der Cölomsäcke ein und desselben Paares gerathen und Muskelzellen der Darmmesenterien liefern. Die Elemente der lateralen Mesenchymlagen endlich, die sich keinen besonderen Organen beigesellt hatten, bleiben einstweilen, vom Peritoneum bedeckt, an der Innenseite der Larvenhaut liegen, um dann später hauptsächlich der Ringmuskulatur des Körpers den Ursprung zu geben (Taf. 24 Fig. 13—15, 27—29).

Die secundäre, d. i. definitive Längsmuskulatur besteht beim erwachsenen *Psymmobranchus*, wie bei den meisten Polychäten, aus einem ventralen und einem dorsalen Paare breiter Muskelbänder, die sich innerhalb der Ringmuskelschicht vom vorderen bis zum hinteren Körperende ununterbrochen fortsetzen. Während ihrer Entwicklung aber zeigt die besagte Körpermuskulatur eine deutliche Metamerie. Die betreffenden Myoblasten, welche schon oben

erwähnt wurden, werden nämlich zuerst als je vier große Zellen in jedem Somite erkennbar, von denen jedes Mal zwei ventral und zwei dorsal von der Seitenlinie zu liegen kommen (*nm*, *lm*, Taf. 23 Fig. 5; Taf. 24 Fig. 29). Von den benachbarten Elementen der peritonealen Cölomsackwandungen, mit denen sie ein continuirliches Epithel bilden, unterscheiden sich die besagten Muskelzellen, abgesehen von ihrer Größe, noch durch einen größeren, helleren, meist ovalen Kern und durch ihre parallel zur Körperachse verlängerte Form.

Die Myoblasten der neuralen Längsmuskelbänder differenzieren sich früher, und in ihnen kommen die Muskelfibrillen schneller zur Ausbildung. Letzterer Vorgang lässt sich an Querschnitten sehr gut verfolgen, wo die ventralen Muskelzellen sofort in die Augen fallen, während die dorsalen Myoblasten noch schwer zu erkennen sind (*nm*, Taf. 24 Fig. 13—15). Hier finden wir gewöhnlich jederseits eine große Zelle, welche fast die ganze untere Wand des entsprechenden Mesodermsonites einnimmt und der betreffenden Hälfte der Bauchmarksanlage (*B*) von oben her flach aufliegt. Der Kern befindet sich im proximalen Zelltheile, während im helleren, distalen Protoplasma unter der Form einer leichten Strichelung die querdurchschnittenen, contractilen Fibrillen erkennbar werden. Diese haben, wie gewöhnlich bei jungen Anneliden, die Gestalt dünner, schmaler Bänder, die senkrecht zur Körperwand auf die hohe Kante gestellt erscheinen.

Von Interesse sind die gegenseitigen Beziehungen der primären und secundären Längsmuskulatur. Die Myoblastreihen der letzteren entstehen nämlich genau auf dem Niveau der entsprechenden Larvenmuskeln und bedecken diese von innen zuerst bloß in der Rumpffregion, nachher aber auch im Kopfe vollkommen, wie das besonders deutlich an den Bauchmuskeln ersichtlich ist (*Llm*, *nm*, Taf. 23 Fig. 5). Somit kommt anfangs die secundäre Muskulatur der primären gleichsam zu Hilfe. Nachher jedoch umgreifen die secundären Myoblasten mit ihren fibrillenerzeugenden Basalthellen die larvalen Muskelzellen (Taf. 24 Fig. 13—15), drücken sie gegen die Körperwand und bedingen wahrscheinlich dadurch, dass sie auf diese Weise dieselben in der Ausführung ihrer Aufgabe behindern, die Degeneration der primären Längsmuskeln der Larve. Es werden die letzteren also hier von entsprechenden, definitiven Muskeln anderen Ursprungs substituirt.

Die Zahl der secundären Myoblasten nimmt allmählich zu, so dass man auf etwas älteren Stadien jederseits schon mehrere

derselben auf dem Querschnitte vorfindet (*nm*, *hm*, Taf. 24 Fig. 19). Dabei strecken sich die einzelnen Muskelzellen immer mehr in die Länge, so dass sie mit ihren Enden schon bald über die Grenzen ihres Segmentes hinausreichen. Auf diese Weise wird auch der Kopflappen verhältnismäßig früh mit definitiver Längsmuskulatur versehen, welche zunächst aus einem entfernteren Rumpfabschnitt in den ersteren hineinwächst (*nm*, *hm*, Taf. 23 Fig. 6—9). Später jedoch erhält das Prosoma noch secundäre Muskeln, die sich ganz eben so aus entsprechenden Elementen des vordersten Somitpaares entwickeln.

Oben wurde erwähnt, dass dieses vorderste Somitpaar unverändert bleibt, während in den übrigen Mesodermsegmenten bereits die Cölomhöhlen erscheinen (*P<sup>I</sup>*, Taf. 24 Fig. 27, 28). Zur Zeit seines Entstehens ist das vorderste Somitpaar, eben so wie auch alle übrigen, hinter den oralen Wimperringen gelegen und gehört somit anfangs ganz und gar der Rumpffregion der Larve an. Außerdem befindet es sich auf einem Niveau mit den Anlagen der Kopfkienestützen (*hP<sup>I</sup>*) und lateralen Kragensappen (*hK<sup>r</sup>*), welche sich als die vordersten Paare specifisch umgestalteter, hämaler und neuraler Parapodien erwiesen haben, und daher müssen die beiden vordersten Theilstücke der Mesodermstreifen als Bestandtheile des ersten Rumpfsegmentes gedeutet werden. Etwas später als in den folgenden Somiten entsteht auch in ihnen, und zwar ebenfalls durch Delamination, ein Paar echter Cölomhöhlen. Diese dehnen sich dann immer mehr nach vorn hin aus, so dass die vorderen Peritonealwände der beiden Cölomsäcke (*P<sup>I</sup>*, Taf. 23 Fig. 6—11) allmählich bis zur Berührung mit der Gehirnanlage vorgeschoben werden. Auf diese Weise erweist sich das Kopfecölom der ausgebildeten Form als einfache Fortsetzung der secundären Leibeshöhle des ersten Rumpfsegmentes. Ein besonderes Kopfmesoderm im Sinne von SALENSKY gibt es nicht. Als solches erschien ihm wahrscheinlich jene Ansammlung von Mesenchymzellen, die im präoralen Theile der jungen Trochophora von *Psymmbranchus* vorhanden ist. Mit den cölomatistisch-peritonealen Gebilden dieses Körperabschnittes aber hat dieselbe absolut nichts zu schaffen, denn die letzteren nehmen alle vom Somitpaare des ersten Rumpfsegments her ihren Ursprung.

Die Bildung der secundären Kopfhöhle begleiten ganz ähnliche Vorgänge, wie wir sie im Rumpfabschnitt kennen gelernt haben. So wird das Kopfmesenchym vom Peritonealepithel einerseits an die

Körperwand und die mit ihr zusammenhängenden Ectodermgebilde, andererseits an den betreffenden Darmabschnitt fest angepresst. Das mediale Mesenchymgewebe geht dann hier später fast ganz in der Bildung der Muskulatur des Mundes, des Schlundes und des Ösophagus auf. Aus dem lateralen Kopfmesenchym dagegen, welches zum Theil in die am Prostomium hervorstehenden Kopfanhänge hineinrückt, entstehen verschiedene Mesenchymmuskeln und Stützgewebe des Kopfklappens und der Kopfkümmen (*TPy*, Taf. 23 Fig. 6—11; Taf. 24 Fig. 18, 21). In die letzteren wachsen später Ausläufer der beiden vordersten Cölomsäcke hinein, so dass auch diese Organe schließlich ihre innere Peritonealhülle erhalten.

Aus den epithelialen Wandungen des ersten Cölomhöhlenpaares wachsen außerdem noch, im Bereiche der Seitenlinien, zwei solide Zapfen nach hinten vor, die sich in die Wimpertrichter des ersten und einzigen, definitiven Nephridienpaares von *Psymmbranchus* verwandeln, wie ich das bereits früher dargestellt habe (1888).

### Die Mesodermgebilde der Larve von *Polygordius*.

Die Untersuchungen HATSCHKE's über die Entwicklung von *Polygordius* sind so allgemein bekannt, dass ich es wohl unterlassen kann, dieselben hier zu referiren. Zu seinen ersten Beobachtungen (1878) fügte HATSCHKE später noch einige Ergänzungen hinzu (1885), die sich hauptsächlich auf die endgültige Ausbildung des Kopfes während der Metamorphose bezogen.

Die von HATSCHKE über die Entwicklung des Mesoderms bei *Polygordius* ermittelten Thatsachen hat nachher FRAIPONT (1887) in seiner Monographie im Allgemeinen bestätigt. Die Abweichungen aber, zu denen letzterer Forscher bei seinen Beobachtungen gelangte, glaubte er dadurch erklären zu können, dass die von ihm und von seinem Vorgänger untersuchten Larven zwei verschiedenen Arten von *Polygordius* angehören müssten.

Von den abweichenden Angaben, welche wir in Bezug auf die Mesodermbildungen in den Arbeiten der beiden genannten Autoren finden, ist vor Allem die verschiedene Darstellung des ersten Erscheinens der inneren Metamerie hervorzuheben. Nach HATSCHKE's Beschreibung gliedern sich bekanntlich die Mesodermstreifen in die metameren Folgestücke, und dann erst treten in diesen, anfangs soliden Somiten die Cölomhöhlen auf. FRAIPONT dagegen behauptet,

dass die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle durch in gleichen Abständen hinter einander erfolgendes Auseinanderweichen der Elemente in den intaeten, also nicht zuvor in Somite zerlegten Mesodermstreifen entstehen. Die directe Folge dieser Controverse ist eine verschiedene Erklärung der Dissepimentbildung. Nach FRAIPONT's Ansicht erscheinen die Dissepimente als intersegmentale Theile der Mesodermstreifen, die vom Delaminationsprocesse unberührt geblieben sind, wesshalb sie anfangs einfache Scheidewände zwischen den successiven Cölohmöhlen vorstellen sollen. Im Gegentheile müssen dieselben nach der Darstellung von HATSCHKE schon von vorn herein je aus zwei epithelialen Blättern bestehen, welche zwei auf einander folgenden Somiten angehören, wie es auch HATSCHKE beschrieb.

FRAIPONT verdanken wir außer einer detaillirteren Beschreibung des feineren Baues der Larvenmuskeln, der Histogenese der definitiven Längsmuskulatur und der ersten Gefäßbildung auch genauere Angaben über das weitere Schicksal der vordersten Mesodermstreifenabschnitte. Allein, trotzdem FRAIPONT das beginnende Vorwachsen derselben in die Kopfregion erkannt hatte, sich also bereits auf dem besten Wege zu einer richtigen Auffassung dieses Vorganges befand, so blieb ihm die wahre Bedeutung desselben dennoch unbekannt, da seine Versuche, die Larven bis zur vollen Umwandlung in den jungen Wurm zu züchten, fehlgeschlugen. Somit musste denn auch die interessante Frage nach der morphologischen Bedeutung der definitiven Kopfhöhle hier wiederum offen bleiben.

Ferner hat uns FRAIPONT eine ausführliche Beschreibung der larvalen Nephridien oder sogenannten Kopfnieren geliefert, deren Geschlossenheit gegen die primäre Leibeshöhle hin wir seiner Zeit unabhängig von einander entdeckten. Die HATSCHKE'schen Längscanäle, die sich nachträglich in die metameren Segmentalorgane gliedern sollen, konnten wir beide nicht zu Gesichte bekommen. Nichtsdestoweniger hielt sich FRAIPONT nicht für berechtigt, das Vorhandensein derselben bei der von HATSCHKE untersuchten Form in Abrede zu stellen und war viel eher zur Annahme geneigt, dass er selbst die betreffenden Entwicklungsstadien des Nephridialsystems übersehen haben könnte.

In einer Arbeit über die Mesodermstreifen der Anneliden theilt uns WILSON (1890) mit, dass bei der Larve des amerikanischen *Polygordius*, welcher der neapolitanischen Art im Allgemeinen sehr ähnlich sei, keine echten Urmesoblastzellen vorkämen, an ihrer Stelle dagegen am hinteren Ende der Streifen, selbst im jüngsten Trocho-

phorastadium, je zwei oder drei nur etwas größere Zellen vorhanden seien. Nur ein einziges Mal, und da auch nur auf der einen Seite, habe er bei seiner Larve eine einzige Mesoderm-polzelle beobachtet. Daher vermuthet WILSON in den Beobachtungen von HATSCHKE und FRAIPONT einen Beobachtungsfehler und glaubt, sie könnten vielleicht die einzelligen Analdrüsen, die am Hinterende der Trochophora von *Polygordius* gelegen sind, irrthümlicher Weise für Terminalzellen der Mesodermstreifen gehalten haben. Diese Vermuthung hält WILSON um so mehr für wahrscheinlich, als weder HATSCHKE noch FRAIPONT in ihren Darstellungen jene sogenannten Analblasen erwähnen.

Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auf die Larve von *Polygordius neapolitanus* und umfassen dieselbe Entwicklungsperiode wie die Untersuchungen HATSCHKE's. Sie beginnen mit dem jüngsten Trochophorastadium und schließen mit dem jüngsten Wurms-tadium ab. Es gelang mir mehrfach, die pelagisch gefischten Larven in zugedeckten, weiten Cylindergläsern mit filtrirtem Seewasser, welchem einige möglichst reine und frische Ulvablätter beigegeben waren, bis zum Ablauf der Metamorphose zu züchten. Das sonst mit Erfolg verwendbare Durchlüften des Wassers erwies sich in diesem Falle als schädlich, indem die hierbei unvermeidbaren Strömungen die Larven zu sehr beunruhigten, sie häufig an die Gefäßwände antrieben und so ihren baldigen Untergang verursachten.

Das Untersuchungsmaterial hatte ich größtentheils nach der im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Conservierungsmethode behandelt. Später jedoch habe ich mit gutem Erfolge noch zwei andere Gemische angewandt. Das eine bestand aus 3 Volumtheilen einer gesättigten Sublimatlösung und 1 Theile Eisessig; im zweiten Gemisch war das Sublimat durch eine concentrirte, wässerige Pikriensäurelösung ersetzt.

Dank den verbesserten Untersuchungsmethoden ist es mir gelungen, in der Entwicklungsgeschichte von *Polygordius* gewisse That-sachen zu ermitteln, die meinen Vorgängern entgangen sind. Hier wäre vor Allem fast das ganze Rumpfmeseenchym zu nennen, welches HATSCHKE und FRAIPONT bei der jungen Trochophora übersehen haben, und zwar augenscheinlich desswegen, weil der größte Theil dieser Elemente, von den dem Integument anliegenden Mesodermstreifen fest an das Ectoderm angepresst, bei ungünstiger Conservirung von dem letzteren kaum oder gar nicht zu unterscheiden sind.

Es hat sich nun erwiesen, dass auch hier, wie bei der Larve von *Psygmodranchus*, das Mesoderm kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern sich aus verschiedenen, heterogenen Bestandtheilen zusammensetzt, nämlich aus den Mesodermstreifen, dem embryonalen Mesenchym und den genetisch dem letzteren angehörigen Larvenmuskeln.

Von primären, larvalen Muskeln ist bei der jungen Trochophora von *Polygordius*, wie das schon HATSCHEK beschrieb, das ventrale Längsmuskelpaar besonders gut ausgebildet. Diese beiden Muskeln gehen bekanntlich von der Scheitelplatte aus, durchziehen zu beiden Seiten des Mitteldarms die primäre Leibeshöhle und inseriren sich am Ectoderm auf dem Niveau der vorderen Mesodermstreifenenden. Die detaillirten Abbildungen FRAIPONT's zeigen uns deutlich den mesenchymatösen Charakter der besagten Muskeln. Das entsprechende dorsale Paar ist sehr viel weniger entwickelt und wird durch zwei größere, verästelte Muskelzellen repräsentirt, deren vordere Endzweige im Bereiche des präoralen, deren hintere im postoralen Abschnitte der Trochophora am Ectoderm angeheftet sind.

Kürzere Muskelzellen sind ferner zwischen Vorderdarm und Integument radial um die Speiseröhre herum ausgespannt; nach HATSCHEK's Ansicht functioniren sie als Dilatatoren des Mundes und des larvalen Ösophagus. Ähnliche Elemente, jedoch in weit geringerer Anzahl, beobachtete HATSCHEK am Dünndarm.

An der Innenseite des präoralen Wimperringes fand er bei der jüngsten Trochophora spindelförmige Zellen, die etwas später einen typischen Ringmuskel herstellen.

Das Vorhandensein aller aufgezählten Larvenmuskeln kann ich auf Grund eigener Beobachtungen bestätigen. Nur sah ich nicht, eben so wenig wie FRAIPONT, jene Muskelfasern, die nach HATSCHEK's Angabe von der Scheitelplatte zum Ösophagus ziehen sollen; doch muss ich gestehen, dass ich dieselben nicht gerade besonders gesucht habe, also vielleicht auch übersehen haben könnte. Das unbeständige Vorkommen der beiden größeren, dorsalen Muskelzellen, von welchem FRAIPONT berichtet, habe ich nicht bemerkt.

Wie bereits angedeutet, liegen die beiden Mesodermstreifen bei der *Polygordius*-Larve dem Ectoderm fest an; zwischen ihnen und dem Mitteldarm dagegen befindet sich die anfangs recht geräumige, primäre Leibeshöhle. Die Lagebeziehungen der Mesodermstreifen bei der jüngsten Larve sind schon von HATSCHEK auf seiner Fig. 35, welche die untere Hemisphäre einer sehr jungen Trocho-

phora darstellt, im Allgemeinen richtig wiedergegeben. An gut gefärbten Totopräparaten treten die genannten Bildungen bereits bei schwächerer Vergrößerung ganz deutlich hervor. Zu beiden Seiten, dicht vor dem After, mit dünnem Hinterende beginnend, werden die Mesodermstreifen, die nach rechts und links aus einander weichen, allmählich breiter und enden ungefähr auf der vorderen Grenze des eben angedeuteten Rumpfkegels mit ziemlich breitem Vorderrande.

Hier sei nun bemerkt, dass ich niemals ein so hochgradiges Divergiren der Mesodermstreifen gesehen habe, wie es HATSCHKE in seiner Fig. 58 abbildet, wo beide Streifen geradezu in eine Querebene zu liegen kommen. Ich fand sie stets ein wenig nach vorn gerichtet, und zwar in der Weise, dass sie im bezüglichen Stadium mit der Sagittalebene gewöhnlich je einen Winkel von 45 Grad bildeten (Taf. 12 Fig. 1); mit einander bilden die beiden Mesodermstreifen also anfangs ungefähr einen rechten Winkel, der dann später immer kleiner wird. Diese gegenseitige Annäherung der Mesodermstreifen ist zuerst eine passive und erfolgt dadurch, dass der dreieckige Ectodermabschnitt zwischen ihnen allmählich schmaler wird, indem die Elemente desselben, welche in die Bildung der Bauchmarksanlage eingehen, sich in vertikaler Richtung strecken und sich dabei aus ursprünglich breiten und flachen in hohe, aber sehr dünne Zellen verwandeln. Nachher tritt natürlich auch ein Breitenwachstum der Mesodermstreifen selbst auf, und der ganze Vorgang findet endlich in der gegenseitigen Berührung der beiden Streifen längs der Medianebene seinen Abschluss.

Bei der Larve des neapolitanischen *Polygordius* habe ich nun immer am Hinterende der Mesodermstreifen ein Paar typischer Urmesoblasten vorgefunden, wie es auch HATSCHKE und FRAIPONT darstellten. Dabei konnte ich diese Polzellen nicht bloß bei der jüngsten, noch unsegmentirten Trochophora, sondern selbst noch bei viel älteren Larven ganz deutlich erkennen (MP, Taf. 12 Fig. 1—7, 18). Gleichzeitig sah ich stets auch jene Analdrüsen (*Ad*), welche WILSON erwähnt, so dass eine Verwechslung der beiderlei Gebilde jedenfalls ausgeschlossen war. Dennoch bin ich weit davon entfernt, die Richtigkeit der Beobachtungen WILSON's anzuzweifeln, da es sich dort eben um eine amerikanische, also vielleicht ganz andere Species handelt, bei welcher die Urmesoblasten in den beobachteten Stadien auch wirklich fehlen oder sich in eine Mehrzahl von Zellen aufgelöst haben können.

Bezüglich der Lage der Urmesoblasten hätte ich noch

hinzuzufügen, dass ich sie niemals in der Sagittalebene an einander liegend gefunden habe, wie das HATSCHKE (Fig. 5S) und auch FRAIPONT (Taf. 15 Fig. 8) abgebildet haben. In dieser Beziehung muss ich WILSON Recht geben, wenn er behauptet, dass eine solche Lage bei der Trochophora von *Polygordius* die Analdrüsen einnehmen (*Al*, Taf. 12 Fig. 1); doch liegen dieselben jedenfalls ganz oberflächlich, im Ectoderm selbst, und werden daher wohl kaum von HATSCHKE und FRAIPONT mit den tiefer gelegenen Polzellen der Mesodermstreifen verwechselt worden sein können. Es sind die besagten Analdrüsen zwei große, blasig aufgetriebene, ovale Zellen, gewöhnlich mit abgeflachtem, wandständigem Kerne und wasserhellem Inhalt, augenscheinlich einem Producte ihrer Drüsenthätigkeit; sie bleiben sehr lange bei der Larve erhalten. An die Analdrüsen angrenzend, bemerkt man rechts und links von ihnen im Ectoderm zunächst je eine besondere Zellgruppe (*My*), von welcher später die Rede sein wird, und dann erst folgen die beiden Mesoblasten (*MP*).

Die Structur der Mesodermstreifen lässt sich zum Theil schon an Totopräparaten ermitteln (Taf. 12 Fig. 1), indem man dieselben durch das dünne Ectoderm des Rumpfkegels, dessen ovale Kerne anfangs stark abgeflacht sind und daher blass gefärbt erscheinen, recht gut beobachten kann. Viel deutlicher treten natürlich alle Details hervor, wenn man das betreffende Integumentstück abpräparirt und mit dem innen anhaftenden Mesodermstreifen, nach oben gekehrt, untersucht (Taf. 12 Fig. 2). An dergleichen Präparaten sowie auf Schnitten (Taf. 12 Fig. 4, 7, 1S) erkennt man sofort die Urmesoblasten (*MP*) an ihrer ansehnlichen Größe. Der Kern derselben ist recht groß, hell, bläschenförmig, mit einem starken Kernkörper versehen und von einem beträchtlichen Quantum feinkörnigen Protoplasmas umgeben. Die übrigen Elemente der Mesodermstreifen sind, abgesehen von ihren weit geringeren Dimensionen, ihrem Charakter nach den Polzellen im Ganzen sehr ähnlich und bilden, dicht an einander gepresst, ein fest gefügtes Gewebe.

In den anfangs soliden und durchaus einheitlichen Mesodermstreifen treten bereits sehr früh die ersten Anzeichen der Metamerenbildung auf. In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen HATSCHKE's viel richtiger als diejenigen FRAIPONT's, der das erste Entstehen der Somite augenscheinlich übersehen hat. Diese Controverse wird wahrscheinlich in der ungünstigen Wahl der Conservierungsmethode durch FRAIPONT ihre Ursache haben.

Die beiden angeführten Abbildungen (Taf. 12 Fig. 1, 2) beziehen sich auf noch viel jüngere Entwicklungsstadien als die Fig. 59 von HATSCHKE. Hier sehen wir nun, dass auf die Urmesoblasten zunächst ein ganz kurzer, schmaler Streifenabschnitt folgt, in welchem die Zellen einschichtig angeordnet sind; daran schließt sich ein nach vorn zu dicker und allmählich breiter werdender, zweischichtiger Theil an, der nur an seiner dorsalen Kante aus einer einfachen Zellschicht besteht. Weiter haben sich schon zwei Somite (*III*, *II*) abgegliedert, und ganz vorn enden die Mesodermstreifen mit einem schmalen, transversalen Zellbande (*I*). Dieser vordere Querstreifen von Zellen und die nachfolgenden Somite sind durch spaltenförmige Gewebsunterbrechungen von einander geschieden, die an den Präparaten als scharf markirte, helle Linien erscheinen.

Der vordere, ganz schmale Abschnitt (*I*) der Mesodermstreifen liegt ungefähr auf einer Höhe mit dem Vorderrande des jungen Rumpfkegels. Wie deren weiteres Schicksal es zeigt, liefert dieses Paar transversaler Zellstreifen das Zellmaterial, aus welchem nachher das Somitpaar des ersten Segments entsteht. Vorläufig aber verharrt es noch lange in diesem rudimentären Zustande.

Die beiden folgenden Somitpaare (*II*, *III*) gehören dem zweiten und dritten Segmente an. Im mittleren Theile sind dieselben verdickt und zweischichtig, am dorsalen Rande dagegen nur einschichtig, und so verhält sich das zweite Somitpaar (*II*) auch an seinem ventralen Rande.

Die Somite des dritten Segments sind noch vollkommen compact, während sich in den beiden Somiten des zweiten Segments, im Bereiche des zweischichtigen Abschnittes, je ein Delaminationsspalt bemerkbar macht, der zur Bildung der secundären Leibeshöhle führt.

Der verdickte, zweischichtige Abschnitt der bereits gesonderten Somite und des folgenden Theiles der Mesodermstreifen, von dem sich nach und nach die weiteren Mesodermsegmente abgliedern, entspricht den nachherigen Lateralkammern der definitiven Segmenthöhlen, seine obere Grenze der Seitenlinie der ausgebildeten Form.

Im Bereiche der Mesodermstreifen befindet sich an der Innenseite des Ectoderms noch eine recht bedeutende Anzahl von Zellen, die nicht zu den Bestandtheilen der Mesodermstreifen gehören. Ihrer Lage und ihrem histologischen Charakter nach entsprechen dieselben dem Rumpfmesenchym der Larve von *Psymobranchus*. Alle diese

Elemente haben einen manschnlichen Zellkörper von unregelmäßiger, häufig spindelförmiger Gestalt; ihr Protoplasma ist hell, ihr Kern aber gewöhnlich ganz dunkel gefärbt, klein und von runder, ovaler oder gestreckter Form. Sie begleiten die Mesodermstreifen ihrer ganzen Ausdehnung nach, sich denselben einzeln oder gruppenweise, bald am oberen, bald am unteren Rande ansehniiegend, oder sich zwischen die Streifen und das Ectodermepithel eindringend (*my*). Weder HATSCHKEK noch FRAIPONT haben das Vorhandensein dieser Zellen erkannt.

In einigem Abstände vom hinteren Ende der Mesodermstreifen wird die Anordnung der Mesenchymzellen eine regelmäßigere. Ein Theil derselben dringt in die intersegmentalen Spalten ein, welche die successiven Somite von einander trennen, und bekommt eine spindelförmige Gestalt. Aus ihnen entstehen später die Muskeln der Dissepimente. Ein anderer Theil, nämlich diejenigen Zellen, welche an den oberen und unteren Rand der zweischichtigen Somitabschnitte zu liegen kommen, liefert nachher die transversalen Muskelbänder, die die Lateralkammern der definitiven Leibeshöhle gegen die Centralkammern abgrenzen. An den hinteren Insertionsstellen des larvalen Bauchmuskelpaares schließen sich ferner den letzteren noch einige Mesenchymelemente an, die sich allmählich in der Längsrichtung ausdehnen, auch zu Muskelzellen werden und zur Verstärkung der ventralen Larvenmuskeln dienen.

Am Hinterende der Mesodermstreifen sind die Mesenchymzellen etwas größer und scheinen in der Fig. 2 unter den Urmesoblasten zu liegen. Die letzten von ihnen sind nun auch wirklich nach außen von den Mesoderm-polzellen gelegen, wovon man sich schon am intacten Object überzeugen kann, und beurkunden sehr nahe Beziehungen zu jenem oben erwähnten Paare ectodermaler Zellgruppen (*My*), die rechts und links an die Analdrüsen direct anstoßen (Taf. 12 Fig. 1). Diese zwei Zellgruppen sind gegen das übrige Ectoderm scharf abgegrenzt, und die sie zusammensetzenden Elemente zeichnen sich durch ein viel helleres Protoplasma, sowie durch einen runden, sehr dunkeln Zellkern aus. In denselben vorkommende Kernmitosen, wie eine solche in der rechten Zellgruppe der angeführten Abbildung zu sehen ist, deuten auf einen regen Zellbildungsprocess hin, wobei die neu entstehenden Elemente in die Tiefe rücken und sich den übrigen Mesenchymzellen beigesellen. Das letztere lässt sich auf Schnitten deutlich erkennen. Wir haben es hier also mit der Bildung von Mesenchymelementen direct vom Ectoderm

her zu thun, wonach die beiden ectodermalen Zellgruppen, mit Berücksichtigung ihrer Lage in nächster Nähe des zukünftigen Afters, als *adanale Mesenchymanlagen* bezeichnet werden können.

Zur genaueren Untersuchung der jungen Mesodermstreifen und ihrer Beziehungen zu den benachbarten Geweben sind gewöhnliche Quer- und Längsschnittserien der *Polygordius*larve nicht ausreichend. Da die Mesodermstreifen anfangs im rechten Winkel nach vorn aus einander weichen, so muss die Trochophora in Vertikalschnitte zerlegt werden, welche mit der Medianebene einen Winkel von 45 Grad bilden; nur so erhält man wirkliche Längsschnitte des Mesodermstreifens der einen Seite (Taf. 12 Fig. 3—6) und genaue Querschnitte desselben Gebildes der anderen Seite (Fig. 6 bis 17).

Die beigefügten Abbildungen, die nach solch einer Schnittserie angefertigt wurden, repräsentiren ein noch jüngeres Entwicklungsstadium als die Larven, welchen die beiden vorhergehenden Zeichnungen entnommen sind.

Hier sehen wir dicht vor der Stelle, wo das hintere Darmende mit dem Integument verlöthet ist, zunächst die beiden Analdrüsen (*Ad* Fig. 4—6). Etwas vor ihnen liegen in der primären Leibeshöhle die Urmesoblasten (*MP*, Fig. 3, 4, 7), an welche sich die Mesodermstreifen (*M*) unmittelbar anschließen. Diese sind auf einer kurzen Strecke zuerst einschichtig (Fig. 4, 8, 9), dann aber zweischichtig (Fig. 4, 10, 11), und darauf folgen drei Paar deutlich abgegrenzter Somite (*III—I*), welche den drei vordersten Rumpsegmenten entsprechen (Fig. 3—6, 12—16). Von ihnen ist das hinterste Paar (*III*) solid; im zweiten Paar dagegen bemerkt man die Sonderung eines verdickten, ventro-lateralen Abschnittes; in diesem beginnt in der parietalen Zellschicht, die durch einen Spalt vom dünneren, visceralen Blatte geschieden ist, die Differenzirung der Myoblasten der secundären oder definitiven, neuralen Längsmuskulatur (*mm*, Fig. 14). Die schmalen, abgeflachten Anlagen des vordersten Somitpaares (*I*) bestehen ebenfalls aus zwei Zellschichten; in der äußeren Schicht sind die Elemente auch ein wenig höher, in der inneren aber ganz flach. Im Bereiche der Seitenlinie, die hier etwas ventralwärts abweicht, springt aus dem Ectoderm jederseits eine eigenthümliche, rosettenförmige Zellgruppe nach innen vor (*R*, Fig. 5, 16, 17), deren Zellen bei der lebenden Larve von einer gelben, ölartigen Inhaltmasse erfüllt sind. Indem diese Gebilde theilweise

in die rudimentären Somite des ersten Segments eindringen, theilen sie dieselben in je einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, die jedoch beide durch eine dünne Zellbrücke unter einander in Verbindung bleiben (*I*, Fig. 16).

Am hinteren Körperende treten wiederum zwischen den Analblasen und den Urmesoblasten die beiden ectodermalen Mesenchymanlagen deutlich hervor (*My*, Fig. 3—5, 6—8). In ihnen ist ein Theil der Zellen auf gleichem Niveau mit den Ectodermelementen der Umgebung gelegen, während andere Zellen ganz das Aussehen haben, als wenn sie sich aus dem Ectoderm auskeilten und im Begriff ständen, in die primäre Leibeshöhle hin auszuwandern. Von hier sich nach vorn hin ausbreitend, bilden die Mesenchymzellen (*my*) eine lockere, unregelmäßige Schicht. Den Urmesoblasten ausweichend, vertheilen sich diese Elemente hauptsächlich am dorsalen und ventralen Rande der Mesodermstreifen, so dass man in Folge einer solchen Anordnung, ähnlich wie bei *Psyllgnobranchus*, ein laterales und ein mediales Rumpfmesenchym unterscheiden kann. Mesenchymzellen finden wir ferner auch zwischen den Mesodermstreifen und dem Ectodermepithel, besonders im Bereiche der Seitenlinie (Fig. 3, 4, 7—10).

Etwas weiter nach vorn treten auf den Grenzen zwischen den einzelnen Somiten wieder jene spindelförmigen Mesenchymzellen als Anlagen der zukünftigen Dissepimentmuskulatur auf (*dm*, Fig. 3—6, 11, 15, 16). Sie scheinen die Abgliederung der Mesodermsegmente durch ihr Eindringen in das Gewebe der Mesodermstreifen zu befördern.

Auf Querschnitten durch das zweite Somitpaar (Fig. 14, 15) ist zu ersehen, dass diejenigen der dem Integument anliegenden Mesenchymzellen (*qm*), die nachher zu transversalen Muskeln werden, sich mit ihren freien, inneren Enden gegen den oberen und unteren Rand des verdickten Somittheils vordrängen und so gewissermaßen die Abfaltung eines Theils der Somatopleura einleiten, welche schließlich zur Lateralkammerbildung führt. Dieser Vorgang, der hier in seiner Anfangsphase erscheint, kommt auf älteren Stadien noch sehr viel deutlicher zum Ausdruck.

Dicht vor den oben erwähnten, rosettenförmigen Gebilden (*R*) sind die larvalen Bauchmuskeln (*lm*) mit ihren hinteren Enden an der Larvenhaut angeheftet, wo sich den letzteren einige junge Mesenchymmuskelzellen anschließen. Außerdem sind hier noch andere Elemente vorhanden, die in Folge ihrer dunklen, gestreckten

Zellkerne solchen jungen Muskelzellen sehr ähnlich sind; mit ihrem distalen Theile stecken sie aber im Ectoderm, während ihr inneres Ende in einen kurzen Fortsatz ausläuft, der sich den Elementen des Larvenmuskels anschmiegt (\* Fig. 16, 17). Die eben beschriebenen Verhältnisse machen es nun sehr wahrscheinlich, dass hier im Bereiche der Seitenlinie, in der Nähe der Pigmentrosette, eine Bildung mesenchymatöser Muskelzellen für das ventrale, larvale Längsmuskelpaar vom Ectoderm aus stattfindet.

An der Oberfläche des Darmes, sowie zwischen dem letzteren und dem Larvenintegument befinden sich vereinzelt Mesenchymzellen, die im hinteren Abschnitt der Trochophora schon an Totopräparaten deutlich hervortreten. Solche Elemente kommen auch noch weiter nach vorn vor, wo sie in beträchtlicher Entfernung von den Mesodermstreifen und vom Mitteldarm dem Ectoderm des Rückens dicht anliegen (Fig. 1). Über ihren Ursprung kann ich nichts Bestimmtes sagen; an gewissen Stellen aber erscheinen diese Zellen mit einem Ende in das Ectoderm eingesenkt und geben damit zur Vermuthung Anlass, dass sie vielleicht hier in situ aus dem Ectodermepithel ausgewandert sind.

Ein ganz ähnliches Verhalten der Mesenchymzellen habe ich gelegentlich auch im präoralen Abschnitt, vor Allem im Bereiche der Scheitelplatte und dort an den vorderen Enden der larvalen Längsmuskeln, sowie an den Wimpergräbchen beobachtet. Somit könnte es sein, dass das Kopfmesenchym der *Polygordius*-Larve, zu welchem noch die Ringmuskeln der adoralen Wimperkränze und des Vorderdarmes gehören, ebenfalls local, also ganz selbständig, vom Ectoderm her seinen Ursprung nimmt.

Mit dem Längenwachsthum des Rumpfkegels nimmt auch die Zahl der zur Abgliederung gelangenden MesodermSomite zu. Bei älteren Larven kann man bekanntlich, von hinten nach vorn vorschreitend, alle auf einander folgenden Entwicklungsstufen der metameren Mesodermgebilde untersuchen, während am hinteren Körperende sowohl die Mesoblasten, als auch die adanaln Mesenchymanlagen noch in voller Thätigkeit zu finden sind. Gewisse Veränderungen in den gegenseitigen Beziehungen dieser Gebilde werden hier jedoch hervorgerufen durch das Auftreten eines neuen Larvenorgans, nämlich des analen Wimperkranzes mit seinem drüsigen Pigmentringe. Andererseits wäre noch zu bemerken, dass sämtliche Theile der neu entstehenden, jungen Somite sich sehr viel schneller

entfalten, so dass alle Entwicklungsvorgänge im hinteren Rumpfabschnitte jetzt sehr bedeutend abgekürzt erscheinen.

Als Beispiel wollen wir eine Horizontalschnittserie vom hinteren Larvenende (Taf. 12 Fig. 18—22) eines Stadiums, wie es HATSCHKE auf seiner Fig. 24 abgebildet hat, betrachten.

Die Mesodermstreifen, welche sich mit ihren Rändern sowohl gegen die Bauchseite, als gegen den Rücken hin bereits ziemlich weit vorgeschoben haben, erscheinen parallel der Wölbung des Integuments und des Darmeanals gekrümmt. Daher erhalten wir fast nur an den mittleren Schnitten der Serie, welche die Gegend der Seitenlinie passiren (Fig. 22), ein richtiges Bild von der Dicke und Schichtung der Streifen. Bei den übrigen Schnitten aber, welche unter (Fig. 18—21) oder über (Fig. 23) diesem Niveau den Larvenkörper getroffen haben, bekommt man den Eindruck, als beständen die Mesodermstreifen aus einer größeren Anzahl von Zellschichten, als es wirklich der Fall ist. Das kommt nun natürlich daher, dass die Schnitte hier schräg oder tangential zur oberen oder unteren Krümmung der Streifen geführt sind. In Wirklichkeit bestehen die letzteren jedoch auch in diesem Falle, wie überall, bloß aus den parietalen und visceralen Mesodermblättern der einzelnen Somite.

In dem bezeichneten Stadium haben sich die beiden Urmesoblasten (*MP*) vom hinteren Körperende etwas entfernt und liegen ein wenig mehr ventral, unmittelbar vor dem analen Wimperkranze. Vorn schließen sich denselben einige etwas größere Zellen an (Fig. 18—20), und darauf folgt der ganze übrige, segmentirte Abschnitt der Mesodermstreifen.

Die Gliederung der Streifen ist besonders deutlich gleich über und unter dem Niveau der Seitenlinien (Fig. 20, 21, 23), wo zwischen den einzelnen Somiten die mesenchymogenen Dissepimentsmuskelzellen (*dm*) zu erkennen sind. Auf den untersten Schnitten der Serie verschwinden die Grenzen der Somite (Fig. 18, 19), indem hier die großen Myoblasten der secundären Bauchmuskulatur (*mm*), zur Bildung der continuirlichen Längsmuskelbänder zusammentretend, ohne jegliche Unterbrechung dicht an einander gefügt erscheinen. Auch im Bereiche der Seitenlinie (Fig. 22) ist die Segmentirung der Mesodermstreifen durch die in großer Anzahl dicht unter dem Ectoderm sich ansammelnden Elemente der transversalen Muskulatur (*qm*) sehr bedeutend verdunkelt.

Was nun die Somite selbst betrifft, so sind sie in nächster Nähe der Mesoblasten noch solid. Mehr nach vorn unterliegen sie

allmählich dem Delaminationsprocesse, welcher jedes Mal in der Lateralkammergegend beginnt, um sich von hier aus auf die übrigen Theile des betreffenden Mesodermsegmentes auszudehnen.

Auf den betrachteten Schnitten finden wir wiederum stellenweise einzelne Zellen, die sich aus dem Ectoderm der Seitenlinie gleichsam nach innen auskeilen (\* Fig. 21, 22); sie scheinen sich den mesenchymatösen Septenmuskeln (*dm*) und den Elementen der Quermuskulatur (*qm*) beizugesellen.

Die adanalen Mesenchymanlagen (*My*) haben ihre ursprüngliche Lage am hinteren Körperende beibehalten. Etwas oberhalb und seitlich von den Analdrüsen gelegen, nehmen sie jetzt den Raum zwischen dem Enddarme und dem analen Wimperkranze ein (Fig. 18—21). Die Basalzellen dieser Anlagen, welche noch immer im Ectoderm liegen, fahren fort sich stark zu vermehren und produciren eine recht bedeutende Anzahl von Mesenchymzellen (*my*), die sich zwischen den Darm, den analen Wimperkranz und die hinteren Enden der Mesodermstreifen nach vorn hin vorschieben (Fig. 18—23).

Der größte Theil der hier entstehenden Zellen wird später augenscheinlich zur Bildung der Ringmuskulatur des hinteren Körperendes verbraucht, die beim erwachsenen *Polygordius* an dieser Stelle zu recht ansehnlicher Ausbildung gelangt. Ein anderer Theil der Mesenchymzellen verwandelt sich jedenfalls in die radial angeordneten, kurzen spindelförmigen Muskelzellen des Schwanzabschnittes. Die übrigen Elemente aber scheinen ihren Bildungsort zu verlassen und sich längs der Oberfläche des Dünndarmes auszubreiten. Auf diese Weise, glaube ich, lässt sich der Ursprung jener Mesenchymzellen erklären, welche wir zwischen den Mesodermstreifen und dem Entoderm antreffen (*Dm*), und welche das Material zur Bildung der bei *Polygordius* übrigens rudimentären Ringmuskulatur des Darmes liefern.

Die Entwicklung der secundären Leibeshöhle beginnt, wie wir sahen, bereits sehr früh, fast gleichzeitig mit der Differenzirung der ersten Somite, und verläuft durchaus selbständig in jedem einzelnen Mesodermsegmente. Mit der Verlängerung des Rumpfkegels und Zunahme der Segmente wird eine immer größere Anzahl von Somiten vom Delaminationsprocesse ergriffen; das Resultat davon ist eine ganze Reihe paariger, metamerer Cölomsäcke mit einschichtig-epithelialen Wänden (Taf. 12 Fig. 27). Mit einem Worte, die Segmenthöhlenbildung verläuft bei *Polygordius* in der für die

Anneliden ganz allgemein charakteristischen Weise, wie das auch schon von HATSCHKE durchaus richtig dargestellt worden ist, aber nicht so, wie es später FRAIPONT beschrieb.

Indem die Segmenthöhlen in den schon vorher von einander geschiedenen Somiten sich bilden, giebt dieser Umstand zugleich die Ursache ab, warum die Dissepimente von Anfang an aus zwei epithelialen Blättern bestehen, die als hintere und vordere Wände je zwei auf einander folgenden Cölomsäcken angehören (Fig. 27). Die Dissepimentmuskeln (*dm*), aber, welche zwischen die beiden Lamellen eingeschlossen sind, entstehen selbständig aus dem embryonalen Mesenchym und durchaus unabhängig von den Mesodermstreifen, wie bereits oben gezeigt wurde.

Die Untereintheilung der einzelnen Segmenthöhlen in je eine rechte und linke Hälfte, welche für den erwachsenen *Polygordius* charakteristisch ist, steht ebenfalls in directem Zusammenhange mit der ganzen Entstehungsweise der secundären Leibeshöhle. Es lässt sich diese Erscheinung am besten an Querschnitten durch die Rumpfreigion von älteren Larven (Taf. 12 Fig. 24—26) studiren.

Verfolgt man eine derartige Schnittserie vom hinteren Ende nach vorn, so bemerkt man, dass die Somite der beiden Seiten allmählich immer breiter werden und schließlich mit ihren ventralen und dorsalen Rändern in der Sagittalebene zusammenstoßen. Zu dieser Zeit haben sich aber dieselben schon in hohle Cölomsäcke verwandelt. Die inneren Höhlen, die zuerst im Bereich der Lateralkammern auftraten, haben sich von da aus auf die übrigen Theile der Somite ausgedehnt; indem sie sich noch mehr erweitern, rücken die medialen Wände der Säcke dicht an die Darmoberfläche heran. Über und unter dem Darne treten dabei die bezeichneten Wände der beiden Cölomsäcke ein und desselben Paares dicht an einander und bilden so die dorsalen und ventralen Mesenterien, die also ähnlich den Dissepimenten gleich von vorn herein aus je zwei Epithellamellen bestehen. Zwischen die letzteren gerathen nun diejenigen Elemente des medianen Mesenchyms (*mm*), die sich schon vorher im Bereiche der Sagittalebene befanden; sie geben nachher den Mesenterienmuskeln den Ursprung.

Von der Splanchnopleura bedeckt, liegen dem Entodermepithel vereinzelte Mesenchymzellen auf (*Dm* Fig. 24, 26); es sind das Elemente der zukünftigen Ringmuskeln, die nach der Darstellung FRAIPONT's beim erwachsenen *Polygordius* den Mitteldarm nur in den Querebenen der Dissepimente umgeben. Im Gegensatze zu

FRAIPONT's Ansicht zähle ich diese Elemente nicht zu den Bestandtheilen der intersegmentalen Septen, sondern möchte dieselben eher als den Rest einer einst viel stärker entwickelten Darmmuskulatur deuten.

Außer der symmetrischen Eintheilung der Segmenthöhlen in zwei Hälften kann man bei *Polygordius* bekanntlich noch die Lateralkammern von den Centralkammern unterscheiden. Die Anfangsstadien des Entwicklungsvorganges, welchem diese weitere Eintheilung des Cöloms ihren Ursprung verdankt, haben wir bereits bei der jungen Trochophora kennen gelernt; hier tritt derselbe nun noch deutlicher zu Tage (Fig. 24, 25). Die Mesenchymelemente der in Entwicklung begriffenen Quermuskulatur (*qm*) finden wir dicht unterm Ectoderm sowohl längs der ganzen Seitenlinie, als auch am lateralen Rande der Bauchmarksanlage. Sich in die Länge streckend, wachsen die betreffenden Zellen in schräg transversaler Richtung einander entgegen, die einen nach unten, gegen die Medianlinie hin, die anderen umgekehrt nach oben und lateralwärts. In Folge dieses Processes kommen die seitlich unteren Partien des parietalen Mesodermblattes zur Abschnürung, welche entsprechende Cölomabschnitte in sich einschließen. Es entstehen auf diese Weise auf der Grenze zwischen den Lateral- und Centralkammern zwei schräge, horizontale Längsscheidewände, die sich aus je einem oberen und einem unteren Epithelialblatte mit den dazwischen befindlichen, mesenchymogenen Quermuskelbändern zusammensetzen. Ununterbrochen sind diese Scheidewände bei *Polygordius* nur im embryonalen Zustande; später dagegen reißen die Epithelplatten zwischen den einzelnen Muskelbündeln vermuthlich in Folge ungleichzeitig erfolgender Contractionen der letzteren durch.

Die Muskelzellen der transversalen Rumpfmuskulatur beurkunden im Jugendzustande zu den Ectodermstellen, wo sie sich inseriren, sehr intime Beziehungen. Häufig sieht man einige von ihnen mit einem Theile ihres Zellkörpers zwischen die Zellen des Larveninteguments eingebettet. Solche aus dem Ectoderm nach innen vorragende, junge Muskelzellen kann man sowohl an der oberen, als an der unteren Grenze der sich bildenden schräg horizontalen Längsscheidewände auf verschiedenen Larvenstadien wahrnehmen (Fig. 24, 25; 21, 22; 14). Da nun die Quermuskelbänder mit ihrem medianen Ende später auch bis zur ventralen Mittellinie reichen, wo sich außerdem die Mesenterienmuskeln zwischen den an einander stoßenden Bauchmarkshälften am Ectoderm anheften, so halte ich es nicht für

unwahrscheinlich, dass bei der *Polygordius*-Larve Mesenchymzellen nicht nur längs den Seitenlinien, sondern auch längs den Rändern der in Entwicklung begriffenen Bauchmarkshälften direct aus dem Ectoderm entstehen. Diesen hier vermutheten ectodermalen Anlagen des lateralen und medianen Rumpfmesenchyms werden wahrscheinlich außer den Elementen der transversalen Muskulatur die Muskeln der Dissepimente, der Mesenterien und zum Theil auch die Muskulatur des Mitteldarmes ihren Ursprung verdanken.

Auf Querschnitten trifft man ab und zu noch vereinzelte, spindelförmige Mesenchymzellen an, welche, in transversaler Richtung nach außen von der Somatopleura gelegen, sich der Larvenhaut dicht anschmiegen (*nm*, Fig. 25, 26). In ihrer Gesammtheit stellen sie gewissermaßen eine rudimentäre, subcutane Ringmuskulatur dar. Das Vorkommen einer solchen bei der Larve in der mittleren Rumpffregion erscheint in Hinblick auf das Fehlen derselben bei der ausgebildeten Form, wo sie nur im Schwanzabschnitte gut entwickelt ist, von besonderem Interesse.

Die Epithelzellen des parietalen Mesoderlblattes der Lateralkammern verwandeln sich schon sehr früh in Myoblasten der secundären Längsmuskulatur des Rumpfes (*nm*, Taf. 12 Fig. 14, 19, 24—26). Ihr Kern wird groß und bläschenförmig, und der zu ansehnlicher Größe heranwachsende, feinkörnige Plasmakörper producirt an der basalen, äußeren Oberfläche die Muskelfibrillen. Derselbe Vorgang findet etwas später auch im dorsalen Abschnitt der Somatopleura statt (*hm*).

Die Entwicklung der definitiven Längsmuskulatur haben HATSCHEK und FRAIPONT in der Weise dargestellt, als würde eine jede Muskelfaser von einer ganzen Reihe auf einander folgender Myoblasten gebildet, während andererseits eine jede solche Muskelbildungszelle in der Querrichtung sich an der Ausscheidung mehrerer contractiler Fasern betheilige. Die erste Hälfte dieser Behauptung beruht nun unbedingt auf einem Beobachtungsfehler. Es gehört nämlich eine jede Faser, so lang sie auch sein mag, genetisch stets bloß einer einzigen Muskelzelle an. Die Myoblasten der secundären, ventralen und dorsalen Längsmuskulatur sind eben echte Epithelmuskelzellen mit prismatischem Plasmakörper, der den Zellkern enthält und lange Zeit mit den entsprechenden Theilen der benachbarten Elemente in epitheliale Zusammenhänge verharret. Nur der nach außen gekehrte Basaltheil

einer jeden Zelle streckt sich allmählich parallel zur Längsachse des Körpers in zwei entgegengesetzten Richtungen, d. h. nach vorn und nach hinten aus, und in diesem sogenannten Muskelfortsatze geht die entoplasmatische Production der contractilen Primitivfibrillen vor sich. Da die einzelnen Muskelfortsätze sich später nicht bloß über die ursprünglichen Grenzen des betreffenden Myoblasts, sondern weit über die Grenzen ihres Segments hinaus ausdehnen, so drängen sie sich unter die Plasmakörper der davor- und dahintergelegenen Epithelmuskelzellen vor. In Folge derartiger gegenseitiger Beziehungen der einzelnen Theile der secundären Längsmuskulatur erhält man bei einer Betrachtung derselben von der Fläche nur allzu leicht den durchaus unrichtigen Eindruck, als gehöre eine jede Muskelfaser ihrer Länge nach einer ganzen Reihe von Zellen an, wie das eben HATSCHKE und FRAPONT auch glaubten.

Bei fortschreitender Entwicklung faltet sich die fibrillenführende Basalfläche der einzelnen Myoblasten derartig zusammen, dass sie auf dem Querschnitte eine U-förmige Krümmung zeigt. Als Endresultat einer solchen Umwandlung ergeben sich die bekannten, äußerst langen Muskelfasern in ihrer charakteristischen Gestalt schmalere, dünner, auf die hohe Kante gestellter Bänder, in denen die contractilen Primitivfibrillen am Außenrande und an den beiden Breitseiten, also in zwei Schichten angeordnet sind. Eine jede dieser bandförmigen Muskelfasern mit dem anhaftenden, kernführenden Plasmakörper hat somit den Werth einer einzelnen Zelle. Aus dem sehr schmalen Binnenraume, welcher sich zwischen den beiden Fibrillenlagen der Breitseiten befindet, zieht sich das unverändert gebliebene Protoplasma allmählich fast ganz an die proximale, dem Cölom zugekehrte Kante der einzelnen Muskelemente zurück und bildet schließlich hier das sogenannte Muskelkörperchen mit dem Zellkern, so dass die Myoblasten der secundären Längsmuskulatur im Allgemeinen nunmehr eine große Ähnlichkeit mit den Muskelzellen der Ascariden bearkunden.

Auf der ganzen übrigen Strecke werden die Wandungen der Cölomsäcke immer dünner und verwandeln sich endlich in das typische Peritonealepithel, welches alle inneren Organe einhüllt. Zu welcher Zeit sich der peritoneale Überzug an der Innentfläche der Längsmuskulatur bildet, der wahrscheinlich durch eine Abspaltung der inneren Theile der betreffenden Muskelkörperchen entsteht, ist mir unbekannt geblieben. Jedenfalls aber differenzirt sich derselbe erst sehr spät, nach vollem Ablauf der Metamorphose, da bei den

ältesten Larven und selbst bei den jungen, in der Gefangenschaft gezüchteten Würmchen die neuralen und hämalen Längsmuskelbänder stets noch den Charakter eines einfachen, einer jeglichen inneren Deckschicht entbehrenden Epithelmuskelgewebes zeigt.

Mit der Entwicklung der Mesenterien und Dissepimente steht die Bildung der Blutgefäße im engsten Zusammenhange. Die beiden Längsstämme, nämlich das Rücken- und Bauchgefäß, entstehen durch Auseinanderweichen der beiden Peritonealblätter der Mesenterien oberhalb und unterhalb des Darmeanals. In ganz ähnlicher Weise rücken dann auch die vorderen und hinteren Blätter der Dissepimente rings um den Mitteldarm herum zur Bildung des Lumens der intersegmentalen Ringgefäße aus einander (*Vc*, Taf. 12 Fig. 28). Der Binnenraum des Gefäßsystems erscheint somit in diesem Falle als eine locale Wiederherstellung gewisser Abschnitte der primären Leibeshöhle.

Betrachten wir nun das weitere Schicksal des vordersten Somitpaares (*I*).

Wir haben dasselbe in einem noch ganz rudimentären Entwicklungsstadium verlassen, wo es als ein Paar schmaler, transversaler Zellbänder am Vorderrande des nur erst angedeuteten Rumpfkegels erschien (Taf. 12 Fig. 1—6, 16). Die Anzahl der Zellen, aus welchen sich die Somite des ersten Rumpfsegments zusammensetzen, nimmt sehr langsam zu, so dass sich die breiter werdenden, queren Zellbänder mit ihrer vorderen Kante nur ganz allmählich in den blasig aufgetriebenen Vordertheil der Trochophora vorsehieben. Erst in dem Stadium der Fig. 26 von HATSCHKE erscheinen in ihnen die Cölobhöhlen in Gestalt eines Paares zuerst ganz unbedeutender Delaminationsspalte (Taf. 12 Fig. 27). Wenn der gegliederte, wurmförmige Rumpfabschnitt bereits eine beträchtliche Länge erreicht hat, so befindet sich der Vorderrand dieser beiden, flachen Cölobsäckchen erst ungefähr auf dem halben Wege vom cylindrischen Rumpftheile zu den oralen Wimperkränzen (Taf. 12 Fig. 28). Ihre Höhlen haben sich jetzt ein wenig erweitert.

Im ersten Segmente bilden sich nun ganz eben so, wie in allen übrigen, transversale Muskeln, wodurch die Lateralkammern der secundären Leibeshöhle von den Centralkammern zur Abgrenzung gelangen, hier jedoch mit dem Unterschiede, dass sich dieser Vorgang auf den hinteren Theil der Cölobsäckchen beschränkt und niemals über die Querebene der Wimperkränze nach vorn zu fortsetzt. Daher bleiben die Lateral- und Centralkammern in offener Commu-

nication mit den keiner derartigen Untereintheilung unterliegenden vorderen Abschnitten des ersten Cölomhöhlenpaares.

In dem Stadium, welches der Fig. 31 HATSCHEK's entspricht, haben die vorderen Wände der beiden ersten Cölomsäcke das Niveau der Wimperkränze überschritten; noch etwas später, wenn nach Reduction der Kopfblase das Prostomium allmählich seine definitive Gestalt annimmt (Taf. 12 Fig. 29), sind die Säckchen bis dicht an das Gehirn vorgewachsen und erreichen dieses auch schließlich mit der vollkommenen Verwandlung der Larve in die ausgebildete Form. Auch bei *Polygordius* wird somit die primäre Kopfhöhle durch die secundäre Leibeshöhle vollständig verdrängt, und die letztere erscheint hier gleichfalls als unmittelbare Fortsetzung der Cölomhöhlen des vordersten Somitpaares, welches seinem Ursprung nach dem ersten Rumpfsegmente angehört. Es folgt hieraus ferner, dass der Kopfklappen keine eigenen Mesodermsomite besitzt.

Der Ursprung des Peritoneums der Kopforgane und das Vorwachsen der secundären Längsmuskulatur aus dem Rumpfe in den präoralen Körperabschnitt hinein ist nach dem Vorhergehenden von selbst verständlich. Sobald die Wände der beiden ersten Cölomsäcke im vordersten Abschnitt des Kopfklappens zusammentreffen, muss es auch hier zur Bildung medianer Mesenterien kommen. Wenn aber solche bei der ausgebildeten Form nicht vorhanden sind, so ist das jedenfalls eine secundäre Erscheinung, die sich vermuthlich auf dieselben Ursachen zurückführen lässt, wie das Schwinden der vordersten Dissepimente bei sehr vielen Anneliden, nämlich auf eine starke Entfaltung der Muskulatur des Mundes und des Schlundes.

Woher die Mesenchymzellen des Kopfklappens stammen, die nach den Angaben meiner Vorgänger später in beträchtlicher Menge auftreten und nach der ursprünglichen Ansicht HATSCHEK's am Aufbau des Kopfperitoneums sich betheiligen sollen, habe ich nicht direct verfolgt. Ob sie nun durch Vermehrung der bereits auf jüngeren Stadien an der Scheitelplatte bemerkbaren Mesenchymelemente (my Taf. 12 Fig. 28) oder vielleicht durch locale Auswanderung aus dem Ectoderm entstehen, worauf einige Andeutungen in meinen Präparaten sich vorfanden, das werden erst erneuerte Beobachtungen endgültig klarstellen müssen. Mit Bestimmtheit kann ich jedoch behaupten, dass sich derartige Zellen niemals vom vorderen Rande der Mesodermstreifen oder Somite ablösen, wie das HATSCHEK und FRAIPONT angegeben haben.

Während der Metamorphose häufen sich die bezeichneten Zellen ganz besonders im vordersten Kopitheile an, wo sie beim erwachsenen *Polygordius* jenes complicirte, mesenchymatöse Muskelgebälk des Kopflappens herstellen. Unter Anderem gehören hierher auch die Muskeln der Tentakel und die Retractoren der Wimpergrübchen.

Unaufgeklärt bleibt einstweilen auch der Ursprung der Schlundmuskulatur; nur so viel ist für mich jedoch ausgemacht, dass sich dieselbe ohne jeglichen genetischen Zusammenhang mit den Mesodermstreifen entwickelt. Die ersten Anlagen der Schlundmuskulatur treten schon ziemlich früh auf, und zwar in bedeutender Entfernung von allen Theilen des secundären Mesoderms. Da ich nun nirgends freie Wanderzellen in der primären Leibeshöhle der Larve angetroffen habe, so bleibt eben nur die Vermuthung eines localen Entstehens der Schlundmuskulatur aus dem Ectoderm, wahrscheinlich zum größten Theil vom ectodermalen Stomodäalepithel her, übrig.

Bei der jungen Trochophora sind bekanntlich um den kurzen Vorderdarm herum, der anfangs ein einfaches Rohr vorstellt, einige primäre Muskelzellen befestigt, welche von hier aus gegen die benachbarten Integumentpartien hin in verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Außerdem erscheint bei etwas älteren Larven, in einigem Abstände von der Mundöffnung, eine immer mehr zunehmende Anzahl von Mesenchymzellen, die an den Seitenwänden des Stomodäums ein Paar ziemlich compacter Zellanhäufungen bilden (Pm, Taf. 12 Fig. 30, 31).

Gleichzeitig hiermit werden an derselben Stelle am Larvenösophagus, etwas näher zu dessen unteren Oberfläche, ein Paar seitliche Ausstülpungen (P) bemerkbar; es sind die paarigen, sackförmigen Anlagen des definitiven Schlundes. Das Epithel dieser Aussackungen besteht aus schmalen, cylindrischen Zellen, wesswegen ihre länglichen Kerne, die sich stärker färben als die Kerne des benachbarten Stomodäalepithels, dicht bei einander liegen und in Folge dessen dem ganzen Gewebe ein ziemlich dunkles Aussehen verleihen. Eine derartige Umwandlung des ursprünglich hellen Epithels greift später allmählich immer mehr um sich (P, Taf. 12 Fig. 29) und erstreckt sich bei dem ausgewachsenen *Polygordius*, wie aus den Abbildungen von FRAIPONT hervorgeht, über die ganzen Seitentheile und die Rückenwand des Pharyngealrohres. Das Zustandekommen des cylindrischen Schlundes aus den beiden sackförmigen

Anlagen hat man sich wahrscheinlich so vorzustellen, dass die wachsenden Wandungen der letzteren sich nach und nach erweitern, ausglätten und schließlich in zwei symmetrische Halbcylinder verwandeln, die zusammen den röhrenförmigen Pharynx herstellen. Die untere Wand und der distale Abschnitt des Larvenösophagus, die sich anfangs gar nicht verändern, werden nachher zum flachen Epithel der ziemlich geräumigen Mundhöhle, die einen Theil des im Ruhezustande gewöhnlich faltigen Schlundes in sich aufnimmt.

In den paaren Anhäufungen von Mesenchymzellen, welche die Anlage der Schlundmuskulatur repräsentiren, tritt mit der Zeit eine Spaltung in zwei Schichten ein (*Pm*, Taf. 12 Fig. 31). Nach Analogie mit anderen Anneliden, bei denen ich die Bildung des Pharynx und seiner Muskulatur beobachtet habe, gehen aus der äußeren Lage wahrscheinlich die Rüsselretractoren hervor, die auch beim erwachsenen *Polygordius* in zwei symmetrische Gruppen angeordnet sind. Was jedoch aus der inneren Mesenchymlage entsteht, ist schwer zu sagen, da nach Angabe von FRAIPONT eine Ring- und Radialmuskelschicht dem Schlunde von *Polygordius* ganz fehlen, die letztere aber von diesen beiden Muskelschichten in anderen Fällen sich gerade aus der inneren Lage der Mesenchymelemente entwickelt.

Den Beobachtungen HATSCHKE'S zufolge findet die Bildung der Geschlechtsdrüsen auf Kosten von Verdickungen des Peritonealepithels statt, in denen die Zellen eine rundliche Form annehmen. Diese Anlagen sollen im Bereich der Lateralkammern, rechts und links vom Bauchmark, an der Unterseite der transversalen Muskelbänder auftreten. Obschon ich selbst die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei *Polygordius* nicht verfolgt habe, so erscheint mir doch der Widerspruch, welchen FRAIPONT gegen die diesbezüglichen Angaben HATSCHKE'S erhebt, nicht ganz berechtigt. FRAIPONT erklärt sich mit HATSCHKE nur deswegen nicht einverstanden, weil er gefunden hat, dass beim erwachsenen *Polygordius* die Gonaden hauptsächlich der oberen Peritonealhülle der Transversalmuskeln angehören, während diejenigen Theile der Geschlechtsdrüsen, die sich an der Unterseite der besagten Muskeln bilden, degeneriren sollen. Es ist nun gar kein Grund vorhanden, dass diese unteren Gonadentheile, die FRAIPONT übrigens selbst abbildet (*tes. ov.*, Taf. 9 Fig. 1—3), nicht jenen ersten Anlagen der Geschlechtsdrüsen entsprechen könnten, die eben HATSCHKE beschrieben hat. Man kann sich doch leicht vorstellen, dass solche zunächst an der Unterseite

der Quermuskeln erscheinenden Anlagen allmählich auf die Oberseite der bezeichneten Muskelbänder hinaufwuchern und erst nachträglich in diesem oberen Theile zu stärkerer Ausbildung gelangen.

Die Entwicklung des Nephridialsystems von *Polygordius* habe ich noch vor Erscheinen der Monographie FRAIPONT's, also ohne Kenntnis der von ihm gewonnenen Resultate, untersucht, was übrigens FRAIPONT auch selbst erwähnt. Die von mir ermittelten That-sachen haben zum Theil schon in den Monographien von LANG (1884) und EISIG (1887) kurze Berücksichtigung gefunden. Die Berichtigungen, welche ich nun auf Grund durchaus selbständiger Untersuchungen, aber doch im Einklange mit den nicht minder selbständigen Beobachtungen FRAIPONT's an der HATSCHKE'schen Darstellung anzubringen habe, werden demnach um so mehr ins Gewicht fallen, als sie eben zugleich von zwei verschiedenen Seiten ausgehen. Im Folgenden werde ich mich hauptsächlich auf die Differenzpunkte beschränken. Da uns ferner die Zeichnungen von HATSCHKE und FRAIPONT zur Verfügung stehen, so brauche ich hier keine neuen Abbildungen zu geben.

Die Larvennieren von *Polygordius* waren schon vor HATSCHKE von METSCHNIKOFF (1871) beobachtet worden. Er beschrieb sie als zwei Röhrechen zu beiden Seiten des hinteren Darmendes der Larve, in denen er ganz richtig ein Paar provisorischer Excretionsorgane erkannt hatte. Im vollkommen ausgebildeten Zustande haben diese von HATSCHKE als »Kopfnieren« bezeichneten Organe bekanntlich je zwei Äste, von denen der längere Vorderast gewöhnlich mit zwei, der kürzere, im rechten Winkel dorsalwärts abbiegende Hinterast mit drei eigenthümlichen Endapparaten ausgerüstet ist. Die letzteren wurden seiner Zeit von HATSCHKE als gegen die primäre Leibeshöhle hin offene Wimpertrichter gedeutet.

Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von FRAIPONT und mir hat sich dieses als unrichtig erwiesen, indem es uns Beiden unabhängig von einander gelang, das Geschlossensein der inneren Endapparate der Larvennieren zu constatiren.

Wie aus den zahlreichen Abbildungen der FRAIPONT'schen Monographie und auf einer von meinen Zeichnungen (PN Taf. 12 Fig. 2) zu ersehen ist, werden gerade die Stellen, wo HATSCHKE das Vorhandensein der inneren Öffnungen vermuthete, von den runden, sich sehr intensiv färbenden Kernen der fünf Endzellen eingenommen. Direct unter dem Kerne befindet sich nun im Inneren einer

jeden dieser Zellen ein conischer Hohlraum, in welchen von dessen Boden her ein Bündel ziemlich langer Flimmerhaare, die sogenannte Wimperflamme, hineinragt. Indem sich der Binnenraum der Endzellen allmählich verengert, geht er unbemerkt in das röhrenförmige Lumen des Excretionscanals vom entsprechenden Endaste über. Außerdem gehen in entgegengesetzter Richtung vom inneren Hohlraume der Endzellen noch ganz feine Canälchen aus, die in der Achse strahlenförmiger Fortsätze der Zelle, zwischen denen eine äußerst feine Membran trichterartig ausgespannt ist, verlaufen.

Die röhrenförmigen Abschnitte des Organs bestehen aus wenigen, der Länge nach an einander gereihten, durchbohrten Zellen.

Ihrem ganzen Baue nach gehören somit die Larvennieren von *Polygordius* jenem Typus von Excretionsorganen an, die HATSCHKE in seinem Lehrbuch der Zoologie als Protonephridien bezeichnet.

Aus der Darstellung und den Abbildungen HATSCHKE's (Fig. 72 bis 74) ist weiter ersichtlich, dass auch das folgende Nephridienpaar der Larve eben solche Endapparate besitzt, wie die sogenannten Kopfnieren. Diese Übereinstimmung hat sich nun in der That als eine ganz vollkommene herausgestellt, aber nicht im Sinne HATSCHKE's, der auch hier offene Wimpertrichter vermuthete, sondern indem auch das zweite Nierenpaar an seinen inneren Enden blind geschlossen ist. Dazu wäre noch hinzuzufügen, dass eine jede von diesen beiden Excretionsröhren, wenn sie vollständig entwickelt sind, nicht mit einer, sondern mit zwei Endzellen versehen ist, die sich in keiner Weise von den entsprechenden Theilen des ersten larvalen Nephridienpaares unterscheiden.

Die Endzellen des zweiten Protonephridienpaares hat übrigens auch FRAIPONT an einer Stelle (Taf. 12 Fig. 3) abgebildet, ohne jedoch erkannt zu haben, dass sie einem besonderen Paare larvaler Excretionsorgane angehören. Er hielt sie vielmehr für Theile einer besonders stark entwickelten »Kopfniere« (s. den betreffenden Passus in der Tafelerklärung).

Mit Ausnahme des Endapparates beurkundet das zweite Paar Larvennieren durchaus übereinstimmende Structur- und Lageverhältnisse mit den weiter folgenden, definitiven Nephridien, was bereits von HATSCHKE hervorgehoben worden ist. Diese Thatsache scheint mir ganz besonders beachtenswerth.

Der Nierenschlauch eines Segmentalorgans oder Metanephridiums, nach der Terminologie von HATSCHKE, in dessen Innerem

man beim lebenden Objecte deutlich die Flimmerbewegung beobachten kann, und der sich im Allgemeinen an die Seitenlinie hält, beschreibt im mittleren Theile seines Verlaufs eine ventralwärts gebogene Curve. Dicht vor dem Hinterende des betreffenden Rumpfsegments befindet sich die äußere Öffnung. Mit ihrem Vorderende aber ragen die metameren Canälehen jedes Mal eine kurze Strecke weit in das nächstvorangehende Segment hinein, wo sie sich vermittels des Wimpertrichters in die secundäre Leibeshöhle öffnen. Der ganze Unterschied zwischen den Metanephridien und dem zweiten Paar Larvennieren besteht nur darin, dass bei den letzteren die blindgeschlossenen Endzellen die Wimpertrichter ersetzen. Allerdings treten bei der lebenden Larve die Canalwandungen des zweiten Protonephridienpaares recht deutlich hervor, während sie bei den gleich darauf folgenden Segmentalorganen nicht erkennbar sind, wie HATSCHKE ganz richtig bemerkte; doch ist es nicht schwer, sich diese Abweichung zu erklären. Das Vorderende des cylindrischen Rumpfabschnittes erweitert sich nämlich an der Grenze der Kopfblase ganz plötzlich, so dass hier die Excretionsecanälehen vom entsprechenden Somitpaar eben nicht so fest an das Integument gepresst werden.

HATSCHKE zählt das vorderste Paar der Larvennieren zum Kopfabschnitt und bezeichnet das zweite Paar als Segmentalorgane des ersten Segments. Damit bin ich nicht einverstanden.

Bei der jungen Trochophora liegen die äußeren Öffnungen des ersten Protonephridienpaares auf einem Niveau mit dem vordersten Mesodermsomitpaare, dessen Vorhandensein HATSCHKE ganz entgangen war. Da nun dieses Somitpaar dem ersten Rumpfsegmente angehört, so ist die Bezeichnung jener Organe als Kopfnieren eben durchaus unrichtig. Aus ganz dem gleichen Grunde muss ferner das zweite Protonephridienpaar nicht zum ersten, sondern zum zweiten Segment gerechnet werden, wo es auch thatsächlich nach außen mündet.

Die *Polygordius*-Larve besitzt also zwei Paar nach dem Typus der Protonephridien gebauter Excretionsorgane, welche den beiden ersten Rumpfsegmenten angehören. Dabei unterscheidet sich das zweite Paar dieser larvalen Nieren von den bleibenden Metanephridien aller folgenden Segmente nur durch das Fehlen der Wimpertrichter, deren Stelle hier die die Excretionsecanäle gegen die primäre Leibeshöhle hin abschließenden Endzellen einnehmen.

Die Angabe HATSCHEK's, dass sich die Wimpertrichter der Metanephridien später entwickeln sollen als die entsprechenden Nierenschläuche, und zwar aus den parietalen Wänden der Cölo-säcke, erscheint nach Analogie mit den Befunden bei *Psygmo-branchus* recht wahrscheinlich. An Schnitten habe auch ich in der Splanchnopleura compactere Zellgruppen in einer solchen Lage beobachtet, dass man sie für Anlagen von Nephridialtrichtern halten könnte. Da ich jedoch deren endgültige Ausbildung nicht direct verfolgt habe, so will ich hierauf nicht weiter bestehen.

Was nun die allgemein bekannten von HATSCHEK beschriebenen Längscanäle betrifft, die seiner Zeit ein so großes Aufsehen erregt haben und auch heut zu Tage noch in verschiedenen Lehrbüchern eine große Rolle spielen, so habe ich sie nie zu Gesicht bekommen können.

An lebenden Larven habe ich Entwicklungsstadien des zweiten Protonephridienpaares von fast ganz demselben Aussehen untersucht, wie es HATSCHEK auf seiner Fig. 71 abbildet; nur besaßen dieselben noch keine äußere und natürlich noch viel weniger eine innere Öffnung. Das innere Ende der Organanlage erschien hier eingekerbt, und die beiden Endzellen waren bereits zu erkennen, obschon sie noch nicht ihre charakteristische Gestalt angenommen hatten. In der rudimentären Canallichtung war noch keine Flimmerbewegung wahrnehmbar. Die Entwicklungsstufe war nun unzweifelhaft dieselbe, aber von einem Verbindungsanal zwischen diesem Organ und der direct davor gelegenen »Kopfniere«, wie ihn HATSCHEK zeichnet, war keine Spur zu sehen.

Mich an die Angabe HATSCHEK's haltend, habe ich nach Verbindungsgängen zwischen den Metanephridien auf allen folgenden Larvenstadien gesucht. Allemal jedoch, sobald ich glaubte, den continirlichen Längsanal endlich gefunden zu haben, erwies sich der letztere bei näherem Zusehen als optische Täuschung, und alle Segmentalorgane traten stets ganz deutlich als gesonderte Flimmercanälchen hervor.

Die ganze Angelegenheit mit den legendären »Segmentalgängen« von *Polygordius* lässt sich meiner Überzeugung nach in folgender Weise ganz einfach erklären. Wie bereits erwähnt, ragt ein jedes Nephridialröhrchen mit seinem vorderen Ende ein wenig in das nächst vorangehende Rumpsegment hinein und wird in Folge dessen bei der geringsten Contraction des Wurmkörpers auf das hintere Ende des dicht davor nach außen mündenden Segmentalgangs

hinaufgeschoben. Dadurch erhält man nun den Eindruck, als bildeten die einzelnen Flimmerröhrchen einen einheitlichen Längscanal, der sich durch eine Reihe auf einander folgender Segmente ununterbrochen fortsetzt. So, glaube ich, werden die Bilder zu Stande gekommen sein, wonach HATSCHKE seine Figg. 72 und 73 gezeichnet hatte.

Da trotz aller Bemühungen weder FRAIPONT noch ich die besprochenen Längscanäle auffinden konnten, wie auch BERGH (1885) von sich behauptet, so bleibt Einem eben nichts Anderes übrig, als die schon von EISIG (1887, pag. 662) diesbezüglich gemachte Schlussfolgerung gelten zu lassen: »was Niemand sehen kann, ist auch nicht da«.

Die von HATSCHKE beschriebenen Längscanäle sind also in Wirklichkeit nicht vorhanden; die Excretionsschläuche aller Nephridien, sowohl der provisorischen, als auch der definitiven, bilden sich unabhängig von einander, ein jedes Paar durchaus selbständig im Bereiche seines Segments.

Allerdings glaubte FRAIPONT die Angaben HATSCHKE's dadurch aufrecht erhalten zu können, dass er die Neapler und Triester *Polygordius*-Larven als zwei verschiedenen Arten angehörig erklärte: doch sind die Gründe, welche er dafür anführt, keineswegs stichhaltig.

Der angebliche Unterschied in den relativen Dimensionen des aufgeblasenen Vorderabschnittes und des Rumpfkegels der jungen Larven hat nicht jene Bedeutung, welche ihm FRAIPONT zuschreiben möchte. Auch ich habe eine sehr bedeutende Anzahl von *Polygordius*-Larven zu meiner Verfügung gehabt und muss sagen, dass die Form und Größe des blasenförmigen Vordertheils der Trochophora stark variiert, sowohl in Folge individueller Entwicklung, als auch in Folge eines verschiedenen Contractionsgrades der larvalen Muskeln. Derartige, mehr oder minder zufällige Schwankungen können doch unmöglich als Artenmerkmale gelten.

Was nun die Unterschiede in der inneren Organisation anbelangt, welche FRAIPONT anführt, so sollen dieselben hauptsächlich in der verschiedenen Bildungsweise der Cölomhöhlen und dem verschiedenen Zeitpunkt des Auftretens der inneren Metamerie zum Ausdruck gelangen — Behauptungen, die, wie wir sahen, auf ungenaue Beobachtungen zurückzuführen sind.

Dagegen lässt sich andererseits ein positiver Befund anführen, welcher keineswegs die Ansicht FRAIPONT's unterstützt, nämlich die

gleichartigen Pigmentgebilde, die bei beiden Formen vorhanden sind. Hier wie dort erscheint das gleiche, gelbe Pigment in ölartigen Tröpfchen gelöst, die den Inhalt ziemlich kleiner Ectodermzellen bilden, und die letzteren sind gewöhnlich in kleine, rosettenförmige Gruppen angeordnet. Solche zusammengesetzten, gelben Flecke begleiten in großer Anzahl den oberen Prototrochrand, wo sie auch HATSCHKE bei seiner Larve beschrieben hat, sowie den analen Wimperkranz und sind außerdem noch, wenngleich in geringerer Menge, über den ganzen Rumpfabschnitt zerstreut. Hier treten diese Gebilde in streng metamerer Anordnung auf, wie das auch aus den Abbildungen FRAIPONT's auf Taf. 11 zu ersehen ist.

Es scheint mir somit absolut kein Grund zur Annahme vorhanden zu sein, dass die Neapler Larven und diejenigen, welche HATSCHKE in Triest untersuchte, zwei verschiedenen Arten der Gattung *Polygordius* angehören sollten.

### Die Mesodermgebilde der Larve von *Lopadorhynchus* und ihre Beziehungen zu den Anlagen der Sinnesorgane und des Nervensystems.

Die schönen Untersuchungen KLEINENBERG's (1886) über »Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*« haben uns mit einer Menge neuer, ganz unerwarteter Thatsachen bekannt gemacht. Besonders sind es seine Beobachtungen über die Entwicklung der mesodermalen Bildungen, welche allem bisher Bekannten so sehr widersprechen, dass ihnen von verschiedenen Seiten mit starkem Misstrauen begegnet wurde. Schon aus diesem Grunde erschien eine erneuerte Untersuchung desselben Objects im höchsten Grade wünschenswerth.

Bekanntlich hatte KLEINENBERG in Bezug auf das Mesoderm eine ganz besondere Ansicht, indem er dasselbe gar nicht als selbständiges Keimblatt anerkannte. Diese Ansicht, das Resultat einer Reihe origineller und außerordentlich sinnreicher, theoretischer Betrachtungen, deren Ausgangspunkt augenscheinlich die bekannte Neuromuskeltheorie KLEINENBERG's bildete, fand nun nicht wenige thatsächliche Stützpunkte in der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* und einiger anderen Anneliden, die von genanntem Forscher untersucht wurden. Andererseits muss jedoch zugegeben werden, dass eben dieser besondere theoretische Standpunkt KLEINENBERG zu einer eigenartigen Auffassung gewisser Thatsachen geführt

hat, die ohne jeglichen Zwang eine ganz andere, den allgemein verbreiteten Anschauungen über das Mesoderm der Ringelwürmer viel näher kommende Deutung zulassen.

Nach den Auseinandersetzungen KLEINENBERG's sollen alle mesodermalen Elemente der Larve von *Lapodorhynchus* die ursprüngliche Bedeutung von Muskelzellen haben, die in Gemeinschaft mit nervösen Elementen direct vom Ectoderm, in sog. Neuromuskelanlagen, ihren Ursprung nehmen. Solche Anlagen befänden sich nur im Bereich der unteren Hemisphäre der Larve, während in der oberen Halbkugel derselben, der sog. Umbrella, ausschließlich Sinnes- und Nervenapparate zur Ausbildung gelangen, aber keine einzige Muskelzelle gebildet werden soll.

Die durchaus vergänglichen, primären Larvenmuskeln und die secundäre, definitive Muskulatur des Annelids, welche die ersteren vollständig substituirt, sollen dabei aus ganz verschiedenen, von einander unabhängigen Anlagen entstehen.

Nach der Darstellung KLEINENBERG's bilden sich alle larvalen Muskeln durch directe Auswanderung von Ectodermzellen im Bereich von zwei Paar Bildungsherden, die auf beiden Seiten des Larvenkörpers am unteren Prototrochrande gelegen sind. Von hier aus begeben sich dann die primären Myoblasten zu ihrem Bestimmungs-orte hin, indem sie sich sowohl im Rumpfabschnitt, als auch im Kopftheil der Trochophora ausbreiten. Von den erwähnten Anlagen soll das mittlere, mehr ventral gelegene Paar früher erscheinen, eine stärkere Ausbildung erlangen und sich auch längere Zeit in thätigem Zustande erhalten, wobei hier im Achsentheile Muskelzellen, rings herum aber nervöse Elemente in ansehnlicher Menge producirt werden sollen. Die letzteren treten dann einerseits mit dem Ringnerven des präoralen Wimperkranzes, andererseits mit den absteigenden Schlundringconnectiven in Verbindung. Somit wären diese zwei mittleren Bildungsherde wirkliche Neuromuskelanlagen. Das andere, seitliche Anlagenpaar erreiche keinen so vollkommenen Entwicklungsgrad, da in demselben gar keine Nervenzellen auftreten und auch nur ziemlich wenig Muskelzellen entstehen sollen.

Zu den primären, auf verschiedenen Entwicklungsstadien erscheinenden Muskeln der Larve rechnete KLEINENBERG vor Allem den Ringmuskel des Prototrochs; er soll aus wenigen (3—5) langen Fasern bestehen, denen seitlich der Plasmarest mit dem Zellkern aufsitzt. Der Ursprung seiner Elemente blieb unaufgeklärt.

In der oberen Hemisphäre beschrieb KLEINENBERG einen

medianen, ventralen Längsmuskel, der, in einiger Entfernung vom oberen Pol der Larve beginnend, sich mit seinem anderen Ende an der oberen Stomodäumwand inserirt. Dazu kommen etwas später noch ein Paar ventraler und ein Paar dorsaler Längsmuskeln, von denen das erste zu beiden Seiten des Scheitelwimperorgans, das zweite aber am aboralen Pole selbst angeheftet sind, und beide abwärts bis zum Prototroch hinabreichen.

Im Bereich der unteren Hemisphäre fand KLEINENBERG auch larvale Längsmuskeln, nämlich ein dorsales Paar, das sich vom präoralen Wimperkranze bis zum Proctodäum erstreckt, und zwei über einander gelegene, mediane Bauchmuskeln. Diese beiden unpaaren, ventralen Muskeln reichen vom hinteren Körperende bis zum Vorderrande des sog. Bauchschildes, eines besonderen ectodermalen Larvenorgans, dem KLEINENBERG die Bedeutung eines vergänglichen Stützgebildes zuschrieb. In späteren Entwicklungsstadien sollen die beiden ventralen Muskeln vom Ectoderm umwachsen werden und dadurch an den oberen unpaaren Larvenmuskel erinnern, welcher in ähnlicher Weise, wenigstens zum Theil, in die Quercommissur des sich entwickelnden Gehirns eingeschlossen wird.

Alle bisher aufgezählten Primärmuskeln sollen anfangs nur aus einer oder zwei langgestreckten, an den Enden zerfaserten Zellen bestehen, denen sich nach und nach neue Muskelemente zur Verstärkung beigesellen.

Im oberen Körperabschnitt der Larve beschrieb KLEINENBERG ferner noch einige kleinere Muskeln, so die Retractoren der Riechgruben und kurze primäre Muskelzellen, welche zwischen dem Larvenösophagus und den benachbarten Theilen des Mitteldarmes in horizontaler Richtung ausgespannt sein sollen.

Die übrigen muskulösen Elemente der Larve, die sich noch zwischen Ecto- und Entoderm befinden, seien hauptsächlich longitudinal angeordnet, so dass sie in ihrer Gesamtheit dicht unter dem Larvenintegument eine Art von primärem Längsmuskelschlauch herstellen.

KLEINENBERG fand nun, dass sich die larvalen Muskeln nicht nur am Ectoderm, sondern auch am Entoderm anheften, richtiger an einer Schicht abgeplatteter Zellen, die das Darmepithel von außen bedeckt. Über die Entstehungsweise dieser primären Peritonealmembran, als was er sie auffasste, konnte KLEINENBERG nicht ins Klare kommen.

Wie gesagt, hielt KLEINENBERG alle primären Muskeln für durchaus provisorische, vergängliche Gebilde, die bei der Metamorphose zu Grunde gehen sollen. »In den Annelidenkörper gehen,« so meinte er, »wenn überhaupt, nur sehr geringe Überreste der Larvenmuskulatur über, während alles Übrige von den Erzeugnissen des inneren Blattes der Bauchplatten verdrängt wird.«

In diesen Bauchplatten erblickte KLEINENBERG nun auch ein Paar rein ectodermaler Neuromuskelanlagen, aus denen auf dem Wege allmählicher Differenzirungen und verschiedener Umwandlungen nicht nur das Bauchmark und sämtliche parapodialen Bildungen des Rumpfes, sondern auch alle Theile der definitiven Muskulatur und das secundäre Peritoneum des Darmes, mit einem Worte, der größte Theil aller äußeren und inneren Annelidenorgane hervorgehen sollten.

Bei der jüngsten Larve, welche KLEINENBERG untersucht hat, stellen die Bauchplatten ein Paar auf der Unterseite der unteren Hemisphäre befindliche Ectodermverdickungen vor, die anfangs in ziemlich bedeutendem Abstände von einander und von der Stelle auftreten, wo nachher die Afteröffnung zum Durchbruch gelangt. Sie allmählich in longitudinaler Richtung ausdehnend, sollen sich die Bauchplatten der Länge nach in zwei, hinten in einander übergehende Schichten spalten, von denen KLEINENBERG die äußere Schicht als Neuralplatte, die innere als Muskelplatte bezeichnet hat. Die ungespaltenen Hinterenden der Bauchplatten, von wo aus den Neural- und Muskelplatten fortwährend neuentstehende Elemente hinzugefügt werden, behalten ihre ursprüngliche Lage im Ectoderm der Larve bei. Ähnliche Verhältnisse hatte KLEINENBERG auch im normal anwachsenden Schwanzende von *Lopadorhynchus* beobachtet.

Die beiden Bauchplatten trennt anfangs das zwischen ihnen gelegene Bauchschild; später aber, wenn sie in die Breite wachsen, rücken sie einander näher. Im vorderen Theile soll dieser Vorgang zunächst nur in der Tiefe, nach innen vom Bauchschild stattfinden; mehr nach hinten dagegen, wo das letztere nicht hinreicht, geht der angedeutete Process auch an der Oberfläche vor sich, obschon auch hier zwischen den Bauchplatten ein schmaler, aus zwei Längsreihen von Zellen gebildeter Integumentstreif als neurale Wimperrinne übrig bleibt.

Weiter theilt uns KLEINENBERG mit, dass die Bauchplatten ihrer ganzen Länge nach sowohl in ihrer äußeren, als inneren Schicht auf einmal metamerisirt werden sollen, so dass eine verhältnismäßig

große Anzahl von Segmenten (10—12) zu gleicher Zeit erscheinen. Dennoch bemerke man aber in den vordersten Metameren ein etwas schnelleres Entwicklungstempo, was in gewissem Maße an die successive Segmentbildung bei anderen Anneliden erinnert.

Die Segmentirung der Bauchplatten, die in der inneren Schicht eine vollständige sei, soll in der Außenschicht nur deren seitliche Theile betreffen, aus denen sich die Borstendrüsen, die ventralen und dorsalen Parapodialeirren und die Fußstummeln mit den Parapodialganglien entwickeln. Dagegen sollen die medianen Theile der Neuralplatten, welche das Bauchmark liefern, zunächst noch die Gestalt zweier continuirlicher Längsstreifen beibehalten. Das geringelte Aussehen, d. h. die äußere Segmentirung des Rumpfes, entstehe erst viel später, zu einer Zeit, wenn dieser Körperabschnitt sich in die Länge zu strecken und eine wurmförmige Gestalt anzunehmen beginnt.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Rumpfmeteren in den Bauchplatten sollen sich nach KLEINENBERG die Muskelplatten endgültig von den Neuralplatten trennen, wobei sich deren hintere Enden, die jedoch immer noch im Ectoderm stecken bleiben, in Folge je eines sich zwischen dieselben eindringenden, schmalen Streifens indifferenten Ectodermzellen von einander entfernen. Von nun an bilden die Muskel- und Neuralplatten keine einheitlichen Anlagen mehr.

Die Metamerisation der Bauchplatten erklärte KLEINENBERG in folgender Weise. »In hinter einander gelegenen senkrechten Ebenen lockert sich das Gefüge der dicht gedrängten Gewebe sowohl der Muskel- als der Neuralplatten und damit sind eben die Grenzen der Segmente hergestellt.« Durch diesen Vorgang soll ein jedes Körpersegment ein Paar gesonderter Muskelsegmente erhalten, in welche von außen her die kolbenförmigen Anlagen der Borstensäcke hineinwachsen, bis sie dieselben durchbohren.

Aus den medianen und lateralen Theilen der Muskelsegmente gehen nachher die ventralen und dorsalen Längsmuskelbänder des Annelids hervor, während die vor und hinter den Borstendrüsen gelegenen Zellen die von der Bauchkette zu den Parapodien hinziehenden Quermuskeln liefern, und die übrigen Chätopodmuskeln sich aus den den Borstensäcken unmittelbar anliegenden Elementen bilden sollen. Außerdem begeben sich eine Anzahl von Zellen der Muskelplatten an die Haut, um hier der schwach entwickelten Ringmuskelschicht, von der auch die dorsalen, transversalen Parapodial-

muskeln herstanmen, den Ursprung zu geben, und endlich sollen noch vereinzelte Zellen in die Fußhöcker eindringen, in deren Hohlraum sich aus ihnen die kleineren, zum Theil verzweigten Parapodiennuskeln bilden. KLEINENBERG erwähnt ferner radiär angeordnete Muskelbündel, die, wie ihm schien, segmentweise zwischen dem Darm und der Haut ausgespannt seien. Auch die definitive Muskulatur des Schlundes und des ganzen Kopflappens stammt seiner Ansicht nach von den Muskelplatten ab, indem sie sich von den vorderen Enden der neuralen und hämalen Längsmuskelbänder des Rumpfes abgliedere.

KLEINENBERG behauptet, dass in den Muskelsegmenten bei *Lopadorhynchus* keine so regelmäßige Delamination stattfinde, wie sie gewöhnlich in den Mesodermsomiten anderer Annelidenlarven beschrieben werde. Hier »lösen sich nicht zusammenhängende Schichten, sondern bloß einzelne Zellen oder kleine Gruppen ab«, um den definitiven Peritonealüberzug des Darmes herzustellen, welcher das vorher vorhandene primäre Peritoneum desselben substituirt. Dabei beständen »eine Zeit lang zwei genetisch verschiedene Peritonealblätter« auf der Darmoberfläche. Außerdem sollen die Muskelplatten »noch häutige Hüllen anderer Organe, das Neurilemm etc.« liefern, und alle »diese Gewebe zeigen, anfangs wenigstens, hier und da eine schwache Contractilität — um so mehr Grund«, wie KLEINENBERG meinte, »dieselben als umgewandelte Muskelzellen aufzufassen«. Auf diese Beobachtungen hinweisend erklärt er dann, dass bei *Lopadorhynchus* von einem Gegensatze zwischen primärer und sekundärer Leibeshöhle nicht die Rede sein könne.

Nach der Angabe KLEINENBERG's besitzt *Lopadorhynchus* keine Blutgefäße, die Segmentalorgane aber konnten nicht entdeckt werden.

Was nun die Geschlechtsdrüsen anbelangt, so sollen sich dieselben ganz unabhängig von den Muskelplatten, d. i. also von den Mesodermstreifen, unmittelbar aus dem Ectoderm entwickeln. Etwas seitwärts und nach hinten von den Parapodialganglien beobachtete KLEINENBERG eine kleine Ectodermverdickung, in welcher etwas später ein unansehnliches Invaginationslumen erscheine. Gegen das Ende der Metamorphose mache sich in diesen überhaupt erst sehr spät auftretenden, nachher durchaus soliden Anlagen ein sehr reger Proliferationsprocess bemerkbar, so dass dieselben schon bald zu ziemlich bedeutender Größe anwachsen und dann frei in die Leibeshöhle hineinragen. Von den auf diese Weise entstandenen Drüsen

sondern sich dann Zellen ab, deren Umwandlung in Eier resp. Spermatozoen KLEINENBERG direct verfolgt hat.

Als ich die von KLEINENBERG angewandte Fixirungsmethode der Larven (Pikrinschwefelsäure mit Zusatz von 2% Kochsalz und einigen Tropfen Kreosot) nachprobirte, kam ich sehr bald zur Überzeugung, dass das von ihm empfohlene Reagens, im gegebenen Falle wenigstens, durchaus nicht jene Vorzüge besitzt, welche demselben von seinem Erfinder zugeschrieben wurden. Einer der empfindlichsten Übelstände bei Anwendung des Pikrinschwefelsäuregemisches besteht meinen Beobachtungen nach darin, dass in den jungen Geweben der Annelidenlarven die Elemente derartig mit einander verkittet werden, dass die Zellgrenzen zum größten Theil ganz und gar verschwinden. Ein Blick auf die von KLEINENBERG gegebenen Schnittbilder genügt zur Bestätigung meiner Behauptung. Allerdings hat KLEINENBERG diesen Nachtheil seiner Conservierungsmethode dadurch auszugleichen gesucht, dass er die verschiedenen Larvengewebe an Macerationspräparaten untersuchte. Doch kann die letztere Untersuchungsmethode, welche uns die Gestalt der isolirten Gewebelemente gewiss in sehr anschaulicher Weise vor Augen führt, jedenfalls niemals gute Schnittpräparate ersetzen, wo zugleich mit der Form auch die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen Elemente deutlich zu Tage treten. In Folge einer solchen unzulänglichen Vorbehandlung des Objects sind KLEINENBERG, wie wir sehen werden, manche nicht unwichtigen Einzelheiten entgangen, deren Kenntnis wahrscheinlich nicht ohne Einfluss auf seine Schlussfolgerung geblieben wären. Wenn es ihm aber dennoch gelang, eine derartige Fülle von originellen und sehr werthvollen Thatsachen zu ermitteln, so liegt die Ursache einerseits darin, dass sich alle Gewebelemente der *Lopadorhynchus*-Larve durch ganz außergewöhnliche Größe vor denen der meisten übrigen Annelidenlarven auszeichnen, andererseits aber, und zwar nicht in geringerem Maße, in einer unbedingt hervorragenden Beobachtungsgabe des Autors selbst.

Nachdem ich alle möglichen Conservierungsflüssigkeiten versucht hatte, erwies sich ein Gemisch von concentrirter Sublimatlösung (3 Theile) und Eisessig (1 Theil), wie es mir von meinem Freunde M. v. DAVIDOFF empfohlen wurde, für meine Zwecke am geeignetsten. In dieser Flüssigkeit ließ ich die Larven 5 bis 10 Minuten, worauf sie auf kurze Zeit nach einander in Alcohol von 30, 50 und 70% gebracht wurden. Zur gründlicheren

Entfernung des Sublimats blieben sie darauf etwa zwei Tage lang in marsalafarbigem Jodaleohol von 70<sup>0</sup>/<sub>0</sub> und wurden dann zur Aufbewahrung in Alcohol von 90<sup>0</sup>/<sub>0</sub> übertragen.

Die auf diese Weise behandelten Larven nicht nur von *Lopadorhynchus*, sondern auch von verschiedenen anderen Anneliden liefern mir ganz vorzügliche Präparate. Bei angemessener Färbung treten hier alle Elemente sowohl an den ganzen Objecten, als auch besonders auf Schnitten mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit hervor. Außerdem hat die beschriebene Conservierungsmethode noch den nicht geringen Vorzug, dass sich die Objecte in 90-grädigem Alcohol jahrelang aufbewahren lassen, ohne ihre Tinctionsfähigkeit auch nur im mindesten einzubüßen.

Hier muss ich nun hinzufügen, dass die so allgemein beliebte Färbung mit Boraxcarmin, welche ja auch bei Totopräparaten von Larven sehr gute Resultate giebt, für die histogenetische Untersuchung der Sinnes-, Nerven- und Muskelemente keineswegs ausreichend ist, da dieses Tinctionsmittel eben fast ausschließlich die Kerne färbt. Es musste somit noch eine Nachfärbung für das Zellplasma und seine Derivate ermittelt werden. Eine solche fand sich denn auch in dem von P. MAYER vorgeschlagenen Carmalaun, dessen Anwendung eine schöne Differentialfärbung der verschiedenen Plasmaproducte ermöglichte. Bei dieser Doppelfärbung werden unter Anderem selbst die feinsten Nerven und Muskelfibrillen deutlich erkennbar, indem die ersteren einen äußerst zarten Farbenton annehmen, der stets bedeutend heller ist, als in den Elementen der Umgebung, die Muskelfasern aber sich durch eine bräunliche Nuance, durch sehr scharfe Umrisse und durch einen besonderen Glanz unterscheiden.

Bei der combinirten Färbung mit Boraxcarmin und Carmalaun verfuhr ich in folgender Weise. Zuerst färbte ich die Larven mit Boraxcarmin im Verlauf von 3—5 Stunden, worauf sie über Nacht in Alcohol von 70<sup>0</sup>/<sub>0</sub> mit Salzsäure (1000 : 1) gelassen und nachher zur Entfernung der Säure in Alcohol 90<sup>0</sup>/<sub>0</sub> gründlich ausgewaschen wurden. Dann kamen die Objecte nach kurzer Durchtränkung mit destillirtem Wasser für 24 Stunden in eine schwache Carmalaunlösung, welche nach der zweiten Formel von P. MAYER hergestellt war<sup>1</sup>. Die ganze Färbungsprocedur schließt

<sup>1</sup> Auf 100 ccm destillirten Wassers nahm ich 0,1 g Carminsäure, 3 g Alaun und 0,5 g salicylsauren Natrons.

mit einer sorgfältigen, mehrstündigen Auswaschung der Larven in Aqua dest. ab.

In Neapel hatte ich nun eine große Anzahl von Präparaten gemacht, welche nur mit Boraxcarmin gefärbt waren. Dank dem Umstande, dass die Schnitte mit Eiweiß aufgeklebt waren, erwies sich, trotz ihres jahrelangen Verweilens in Canadabalsam, eine Nachfärbung derselben mit Carmalaun dennoch als möglich. Zu diesem Zwecke wurden die Präparate in Chloroform gestellt, wo die Deckgläschen allmählich abfielen, und der Balsam sich auflöste; dann kamen sie successive in Alcohol absolutus und Wasser und wurden schließlich über Nacht mit Carmalaun behandelt, wozu ich jedoch obige schwache Lösung noch mit drei Volumtheilen Wasser verdünnte.

Zur Herstellung von Schnitten habe ich anfangs die gewöhnliche Paraffineinbettung angewandt, später aber mich ausschließlich der doppelten Einbettung in Photoxylin und Paraffin bedient, bei welcher alle histologischen Details sehr viel schärfer hervortreten. Diese Voreinbettung in Photoxylin hat einerseits den großen Vorzug, dass das Photoxylin, indem es alle Gewebselemente durchdringt und alle Hohlräume ausfüllt, nach seinem Erstarren mit dem Object eine fast homogene Masse bildet, in welcher sämtliche Theile mit einander fest zusammenhängen. Daher wird beim Schneiden eine Verschiebung selbst der kleinsten Körnchen ganz unmöglich. Andererseits glaube ich aber, dass die größere Klarheit des histologischen Bildes noch dadurch bedingt wird, dass das Paraffin, welches in das mit Photoxylin durchtränkte Object eindringt, hier beim Erkalten absolut keine Krystalle bilden, sondern nur in amorpher Form hart werden kann.

Die bereits früher von mir vorgeschlagene, doppelte Einbettung in Photoxylin und Paraffin habe ich nachträglich etwas vereinfacht. Nach successiver Durchtränkung des Objectes mit  $1\frac{1}{2}$ , 2 und 5%igen Photoxylinlösungen (in Alcohol absolutus und Äther 1 : 1), worin dieselben ca. 6, 12 und 24 Stunden verweilten, wird es auf eine reine Glasplatte mit einigem Überschuss von 5% Photoxylin gebracht, so dass das letztere einen hochgewölbten Tropfen bildet. Wenn nun im Verlauf von einigen Minuten auf der Oberfläche ein dünnes Häutchen erscheint, so überträgt man das Ganze in Chloroform, in welchem das Photoxylin gewöhnlich schon über Nacht die Consistenz des Knorpels annimmt. Die Erstarrung ist als beendet zu betrachten, sobald die anfangs im Chloroform auftretende

Trübung des Photoxylin vollständig wieder verschwunden ist. Sollte jedoch nach Verlauf von 24 Stunden das Photoxylin noch nicht glashell geworden sein, was ab und zu, besonders bei größeren Objecten, vorkommen kann, so muss man das Chloroform erneuern.

Das auf diese Weise gehärtete Photoxylinstückchen, von dem man den Überschuss mit einem scharfen Messer entfernt, lässt sich leicht von der Glasplatte herabschieben und wird dann nach einander in Chloroform mit Paraffin und in reines, geschmolzenes Paraffin übertragen. In letzterem muss es eine bis zwei Stunden behufs vollkommener Durchtränkung bleiben, bevor die endgültige Paraffineinbettung bewerkstelligt wird.

Beim Schneiden kommt nun viel auf die Form des Messers an, dessen Klinge auf beiden Seiten durchaus plan geschliffen sein muss. Die Schnitte klebe ich in der üblichen Weise mit Albumin auf die Objectträger auf. Hier möchte ich nochmals daran erinnern, dass bei der ganzen Weiterbehandlung absoluter Alcohol und Nelkenöl zu vermeiden sind, die das Photoxylin zum Quellen bringen und nachher lösen. Am besten ist es, nach Entfernung des Paraffins durch Chloroform die Objectträger mit den Schnitten auf kurze Zeit in Alcohol 90% zu bringen und darauf die letzteren nach einander mit Alcohol 95% + Origanumöl (1 : 1), mit reinem Origanumöl, dann mit Origanumöl + Toluol (1 : 1, diese Mischung muss filtrirt werden, um die anfangs entstehende Trübung zu entfernen) und endlich mit reinem Toluol zu behandeln, wonach sie zum Einschluss in Toluol-Canadabalsam bereit sind. Während dieses ganzen Verfahrens, das nur sehr kurze Zeit in Anspruch nimmt, halte ich die Schnitte mit feinem Seidenpapier bedeckt, durch welches hindurch die aufgezählten Übergangsreagentien vermittle Streifen von Fließpapier abgesaugt und durch Übergießen mit dem folgenden ersetzt werden; dabei kann man das Fließpapier ruhig mit dem Finger fest auf die Schnitte andrücken, ohne dieselben zu verletzen.

Ich habe mich bei der Beschreibung meiner Untersuchungsmethoden, welche nun bereits seit mehreren Jahren in unserem Laboratorium zur Anwendung kommen, etwas länger aufgehalten, da sie bei den verschiedensten Objecten ganz vorzügliche Resultate geliefert haben; ich that dieses in der Hoffnung, dass dieselben auch anderen Forschern gelegentlich gute Dienste leisten könnten.

Die hier vorgeschlagenen Methoden haben es mir ermöglicht, nicht nur die meisten Angaben meines Vorgängers über die Ent-

wicklung von *Lopadorhynchus* auf Grund eigener Beobachtung zu bestätigen, sondern dieselben auch vielfach zu ergänzen und in manchen Fällen zu berichtigen.

So fand ich zum Beispiel das larvale Nervensystem bei *Lopadorhynchus* sehr viel complicirter und die ectodermalen Bildungs-herde der primären Muskeln in bedeutend größerer Anzahl, als dieses KLEINENBERG beschrieben hat. Dabei erwies sich, dass die letzteren Gebilde nicht bloß in der unteren, sondern auch in der oberen Hemisphäre der Trochophora, und zwar gewöhnlich in deutlichem Zusammenhange mit nervösen und sensoriellen Elementen auftreten. In den meisten Fällen sind das wirkliche »Neuromuskelanlagen«, woher die Beschreibung derselben nothwendiger Weise mit einer wenn auch nur cursorischen Darstellung der Anordnung und des Baues der Nerven- und Sinnesapparate der Larve Hand in Hand gehen muss.

Meine Untersuchungen habe ich hauptsächlich an den Larven von *L. krohni* Clap. ausgeführt, welche in Neapel weit zahlreicher sind und sich, nach der Bestimmung von KLEINENBERG, durch ein rothes Darmpigment auszeichnen, während bei *L. brevis* Gr. das Entoderm dunkelbraun gefärbt ist.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine vollständige Schilderung der ganzen Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane zu geben, da eine solche bereits von KLEINENBERG in ziemlich ausführlicher Weise geliefert ist. Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich daher diese Organe von einem Larvenstadium beschreiben, in welchem schon alle hierher gehörigen, provisorischen Gebilde zu völliger Ausbildung gelangt, und wo zu gleicher Zeit die hauptsächlichsten Theile des definitiven Nervensystems als deutliche Anlagen vorhanden sind. Es wäre das ein etwas jüngeres Stadium als die von KLEINENBERG in Fig. 5 abgebildete Larve.

Da die gemeinsame Bildung der sensoriellen und nervösen Elemente und der primären Muskelzellen an sehr verschiedenen Stellen des Larvenkörpers vor sich geht, so kann man sich zur genauen Feststellung der Lage dieser Anlagen im Bereiche der oberen oder unteren Hemisphäre ihrer Beziehungen zu gewissen larvalen Nerven oder gewissen Theilen des definitiven Nervensystems bedienen. Unter den ersteren erscheinen für diesen Zweck die Ringnerven besonders gut geeignet, nach welchen sämtliche Neuromuskelanlagen topographisch in bestimmte Ringsysteme untergebracht werden können. Um nun weiter ihre Lage an gewissen Punkten

dieser Kreise präcisiren zu können, bedarf es noch bestimmter Meridiane; als solche können die Hirnconnective, die Anlagen der Bauchmarkshälften und die larvalen Längsmuskeln dienen. Mit der Beschreibung der letzteren will ich die Darstellung meiner eigenen Beobachtungen beginnen.

### Die primären Längsmuskeln der Larve.

In dem bezeichneten Stadium der Entwicklung besitzt die Larve von *Lopadorhynchus* eine weit größere Anzahl primärer Längsmuskeln, als KLEINENBERG beschrieben hat. Eigentlich kann hier von einem Längsmuskelschlauche, wie er das meinte, nicht recht die Rede sein, da alle longitudinalen Muskelfasern in ganz bestimmte, scharf umschriebene Bündel gruppiert sind. Alle inseriren sich dabei ausschließlich am Ectoderm und zwar an verschiedenen Punkten ihrer Ausdehnung, nämlich dort, wo, wie wir sehen werden, die Bildung der sie zusammensetzenden Elemente vom Ectoderm her vor sich gegangen sein muss.

An beiden Enden dieser Längsmuskeln, die fast ihrer ganzen Länge nach compacte Stränge vorstellen, treten deren einzelne Fasern fächerförmig aus einander und lösen sich ihrerseits in noch feinere Endverzweigungen auf. Besonders deutlich ist das am oberen Larvenpol zu erkennen, wo sich die Endzweige der einzelnen Muskeln kreuzen und so ein dichtes Gewirr feinsten Muskelfibrillen herstellen (Taf. 13 Fig. 32). Die Muskelfasern, richtiger Muskelzellen, aus denen die Stränge bestehen, sind meist sehr lang, und in der Mitte sitzt ihnen seitlich der kernführende Plasmarest auf. Je nach der Ausbildung der Muskelzelle haben die Kerne ein verschiedenes Aussehen. Ist der fibrilläre Theil stark entwickelt, so hat der Myoblastkern eine ovale, blasige Form und erscheint daher heller; bei dünnen Fasertheilen dagegen ist auch der Kern bedeutend kleiner, mehr in die Länge gezogen und färbt sich ganz dunkel.

Auf der Bauchseite sind die Muskelstränge am stärksten und werden gegen den Rücken der Larve zu immer dünner. Eine Ausnahme hiervon bildet nur das median-dorsale Längsmuskelpaar der unteren Hemisphäre, welches zu sehr kräftiger Ausbildung gelangt.

Auf einem Querschnitte, der dicht über dem Prototroch geführt ist, finden wir 11 querdurchschnittene, larvale Längsmuskeln (Taf. 13

Fig. 36). Davon sind 10 Muskelstränge paar und symmetrisch, in annähernd gleichen Abständen von einander, rechts und links von einem unpaaren Bauchmuskel angeordnet (1—6). Nur im dorsalen Abschnitt des Kreises bleibt eine etwas größere Strecke übrig, wo zwischen dem Ecto- und Entoderm einzeln zerstreute Faserquerschnitte zu sehen sind; das sind die oberen Endverzweigungen des eben erwähnten dorsalen Längsmuskelpaares der unteren Trochophorahälfte (7).

Der unpaare Bauchmuskel der oberen Hemisphäre (1) beginnt oben mit drei in der Medianebene hinter einander gelegenen Wurzeln. Von diesen liegt der innerste Faserstrang der Hinterseite des Gehirns an; das mittlere Bündel ist in die Masse der Hirncommissur eingeschlossen, und der äußerste, dicht unter dem Integument verlaufende Wurzelstrang inserirt sich am Scheitelwimperorgan (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 15 Fig. 75). Da dieser Sinnesapparat keine genau mediane Lage einnimmt, sondern nach rechts verschoben ist, so weicht auch der ganze Muskel in seinem oberen Theile in entsprechender Weise von der Mittellinie ab. Etwas weiter abwärts vereinigen sich alle drei Wurzelbündel zu einem einheitlichen Strange, der bis zur oberen Decke des Larvenösophagus herabläuft. Hier theilt sich der Bauchmuskel in zwei symmetrische Gabeläste, welche den Mund umringen und unterhalb desselben sich wieder vereinigen, um sich gleich darauf in ihre Endverzweigungen zu zerfasern (Taf. 13 Fig. 38, Fig. 40). Diese unteren Muskelenden breiten sich theils an der unteren Mundhöhlenwand aus, theils inseriren sie sich an der Larvenhaut im Bereiche des vorderen Bauchschildrandes.

Ungefähr an derselben Stelle, wo der obere, mediane Muskel endet, beginnt der unpaare Bauchmuskel der unteren Hemisphäre, der somit in gewissem Sinne eine Fortsetzung des ersteren bildet (Taf. 14 Fig. 39). Auch dieser Längsmuskel, welcher im Bereiche der unteren Polfläche der Trochophora in horizontaler Richtung nach hinten ablenkt, setzt sich in seinem vorderen Theile aus mehreren Wurzelsträngen zusammen. Von diesen ist es der innerste Strang (*1i*), von dessen Anheftung am Stomodäum und am Vorderrande des Bauchschildes oben die Rede war. Von hier aus geht die nach innen von den Bauchmarkcommissuren gelegene Innenwurzel längs der ventralen Medianlinie abwärts (Taf. 14 Fig. 41 bis 43; Taf. 16 Fig. 97, 98; Taf. 17 Fig. 115, 116). Die äußere Wurzel (*1a*) beginnt eine kleine Strecke hinter dem Anfangstheil der Innenwurzel, in der Gegend der ersten Quercommissur des

Bauchmarks, etwa in der Mitte des Bauchschildes und gleich unterhalb der Ausmündungsstelle der Bauchdrüse (Taf. 16 Fig. 99). Dazu kommen dann noch einige kleinere Wurzelbündel, die sich im Bereiche der nächstfolgenden Commissuren am Ectoderm inseriren. Im Allgemeinen verläuft der äußere Wurzelstrang ganz oberflächlich, d. h. nach außen von den Bauchmarkscommissuren und gleich innerhalb der Elemente des Bauchwimperstreifens (Taf. 14 Fig. 43; Taf. 17 Fig. 116); weiter nach unten aber biegt er sich mehr in die Tiefe, um dann mit dem Innenstrang zusammenzutreten, worauf beide, zu einem Muskel vereinigt, sich bis zur Aftergegend fortsetzen. Hier gabelt sich der untere Bauchmuskel, und seine Endzweige vertheilen sich zu beiden Seiten des Proctodäums (Taf. 14 Fig. 39).

Die folgenden fünf Paar Längsmuskeln erstrecken sich durch beide Hemisphären (2—6). Sie beginnen in verschiedenen Abständen vom oberen Larvenpol, passiren die Ebene des Prototrochs und enden unten an den Rändern der Bauchplatten (Taf. 13 bis 14 Fig. 33—39). Unterwegs nehmen diese Muskeln noch eine Reihe kleinerer Wurzelbündel auf, vermittels deren sie im Bereiche der verschiedenen Ringsysteme am Ectoderm befestigt sind (Taf. 14 Fig. 41—44).

Außerdem giebt es noch, wie schon erwähnt, ein besonderes Paar dorsaler Längsmuskeln der unteren Hemisphäre (7), die nur mit ihren oberen Endzweigen aufwärts über den präoralen Wimperkranz hinaufreichen. Nach unten erstrecken sich diese beiden Stränge bis zum After, den sie mit ihren Fasern von hinten her umgreifen (Taf. 13—14 Fig. 34—39, 44).

Auf diese Weise entsteht aus den verflochtenen unteren Faserenden des unpaaren Bauchmuskels und des median-dorsalen Längsmuskelpaares der unteren Halbkugel ein muskulöser Apparat, dem allen Anscheine nach die Bedeutung eines Schließmuskels der Analöffnung zukommt.

### Der äquatoriale Gürtel der Trochophora.

Als centralen Nervenapparat der Larve betrachtete KLEINENBERG den Ringnerven des Prototrochs mit seinen gangliösen Elementen.

Dieser äquatoriale Nervenring entwickelt sich schon sehr früh bei der jungen Larve, um das hier zunächst ausschließlich vorhandene Locomotionsorgan, nämlich den präoralen Wimperkranz, zu

beherrschen. Zu topographischen Zwecken lässt er sich Dank seiner Lage sehr gut als Ausgangspunkt der Darstellung verwerthen.

Der Äquatorialnerv (*Rn*) bildet einen scharf contourirten, vollkommen geschlossenen Ring, der aus dicht zusammengefügtten, feinen und äußerst zarten Nervenfasern besteht. Ganz im Ectoderm gelegen, verläuft dieser Ringnerv in einer Rinne zwischen den Basaltheilen der mittleren und unteren Zellreihe des Wimperkranzes (Taf. 13 Fig. 36, 37; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 45—53; Taf. 16 Fig. 76, 77; Taf. 17 Fig. 118).

Die Wimperzellen des Prototrochs, der bei der Larve von *Lopadorhynchus* außerordentlich stark entwickelt ist, sind in drei über einander gelegene Reihen angeordnet, wie das auch KLEINENBERG beschrieben hat.

Am wirksamsten ist bei der Locomotion jedenfalls die mittlere Zellreihe, welche aus großen, hohen, an ihrer Basis stark erweiterten und distal sich verjüngenden Epithelzellen besteht (*W<sub>2</sub>*). In ihrem Plasmakörper ist eine deutliche Längsstreifung als innere Fortsetzung der sehr langen und starken Wimpereilien zu bemerken, die vermittels glänzender Fußstücke den äußeren Zellenden aufsitzen. Der riesige, runde oder nur leicht ovale Vollkern zeichnet sich durch eine starke Membran, durch einen hellen, wenig Chromatinkörnchen führenden Inhalt und durch einen, seltener zwei sehr große, dunkle Kernkörperchen aus. Er ist näher zur oberen Zellreihe gelegen, während in den unteren Theilen der Hauptzellen des Wimperkranzes der Ringnerv von unten her eingedrückt ist.

Die Zahl der Hauptzellen des Prototrochs soll nach KLEINENBERG beständig 14 betragen; meinen Beobachtungen zufolge schwankt sie jedoch unabhängig vom Alter der Larve zwischen 12 und 17. Bei einer älteren Larve, welche etwa der Fig. 11 von KLEINENBERG entsprach, fand ich nun bloß neun solcher Zellen, hier aber schon mit deutlichen Anzeichen der eintretenden Degeneration: die Kerne erschienen collabirt, und die Nucleoli in die Länge gezogen.

In der oberen (*ox*) und unteren Zellreihe (*ux*) haben die Elemente einen ganz anderen Charakter. Die Cilien, welche zwar auch mit glänzenden Fußstücken versehen sind, sind fein, sehr viel kürzer und in weit geringerer Anzahl vorhanden als in der mittleren Reihe. Die Kerne der oberen und unteren Nebenzellen des Prototrochs, wie man sie füglich nennen könnte, sind immer rund und kleiner als in den Hauptzellen, haben aber doch noch recht ansehnliche Dimensionen. Im Allgemeinen sind sie auch dunkler gefärbt

und zeigen alle Übergänge von einem körnerreichen Zustande zu einem echten, blasigen Vollkern mit nur einem Nucleolus. Die einzelnen Zellen sind von gleicher Höhe, wie die Hauptzellen, aber viel dünner, besonders in der oberen Reihe, und erweitern sich nur um den Kern, sowie am freien Ende, wo eine kleine distale Platte entsteht, auf der sich die Cilien erheben. In beiden Nebenreihen werden die inneren Zellenden ganz dünn und treten alle bis an den Ringnerven heran (Taf. 15 Fig. 47, 51; Taf. 17 Fig. 118). Bei der oberen Zellreihe kommt das nun in der Weise zu Stande, dass sich deren Elemente zum Theil zwischen die Hauptzellen drängen, woher denn auch die oberen und mittleren Zellkerne ungefähr in ein und dieselbe Querebene zu liegen kommen und hier ziemlich regelmäßig alterniren (Taf. 13 Fig. 36).

KLEINENBERG behauptete, dass die oberen Nebenzellen in der nämlichen Anzahl wie die Hauptzellen vorhanden seien; dagegen habe ich bemerkt, dass in der Medianebene sowohl ventral, als dorsal gewöhnlich eine oder selbst zwei Zellen der oberen Reihen fehlen.

Die Zahl der unteren Zellen ist ungefähr halb so groß wie in den beiden eben genannten Reihen. Es müssen dieselben daher bedeutend breiter sein, um den ganzen Ring ausfüllen zu können, und zwar um so mehr, als sie nicht, wie die oberen Zellen, zwischen die Hauptzellen eingekeilt sind, sondern allein den vollen Reifen herstellen (Taf. 13 Fig. 37).

Die funktionelle Bedeutung der Nebenzellen des Prototrochs ist mir unklar geblieben. Wie KLEINENBERG, so war auch ich anfangs geneigt, dieselben als sensorielle Elemente zu deuten, besonders im Hinblick auf ihre engen Beziehungen zum Ringnerven. Dem widerspricht jedoch die active Beweglichkeit ihrer Cilien, da ja die Härchen von Sinneszellen in der Regel starr zu sein pflegen.

An die Innenseite der Wimperzellen und des Ringnerven lehnt sich der Ringmuskel des Prototrochs (*Rm*) an.

Er besteht bei jüngeren Larven aus einer beschränkten Anzahl ziemlich starker, seitlich comprimierter, glänzender Muskelfasern; mit der Zeit aber wächst die Zahl derselben bis gegen 20 an.

Die an den Enden spitz auslaufenden Fasern des äquatorialen Muskels sind in einer Schicht ziemlich dicht bei einander angeordnet, so dass aus ihnen ein in sich zurückführendes Band entsteht. Die zugehörigen Muskelkörperchen, d. h. der Plasmarest mit dem Zellkerne (*Rmx*), befinden sich an der oberen oder unteren Kante des

Bandes und nur ausnahmsweise an der inneren Breitseite des letzteren. Eine solche Placirung der verschiedenen Theile der Muskelemente hat ihren Grund augenscheinlich darin, dass das Entoderm fast durchweg dem Ectoderm dicht anliegt, so dass die primäre Leibeshöhle bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* auf einen geringen Spaltraum reducirt ist.

Zuweilen ist das Muskelkörperchen von der zugehörigen Faser ziemlich weit abgerückt und hängt mit der letzteren dann nur durch einen dünnen Plasmastrang zusammen; diese Erscheinung kann für die mittleren Fasern des Muskelbandes als Regel gelten. Am freien Theile des Plasmakörpers erscheinen die Myoblasten gewöhnlich abgerundet (Taf. 15 Fig. 45, 46). Der Zellkern der ausgebildeten Muskelemente ist von recht ansehnlicher Größe, hat eine ovalbläschenförmige Gestalt, einen recht hellen Inhalt und außer dem Nucleolus einige Chromatinkörnchen. Im Jugendzustande sind auch hier die Kerne kleiner und viel dunkler.

Das Wachsthum und die Verstärkung des Prototrochmuskels gehen durch Vergrößerung der Zahl seiner Elemente von statten, jedoch nicht in Folge einer Vermehrung der schon vorhandenen Muskelzellen durch Theilung, sondern auf dem Wege der Neubildung von Myoblasten, die an bestimmten Stellen am oberen und unteren Rande des Wimperkranzes vom Ectoderm her ihren Ursprung nehmen.

#### A. Die Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre.

Dicht über dem präoralen Wimperkranze befindet sich bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* eine gewisse Anzahl von Sinnes- und Nervenzellen, die entweder, in Gruppen vereinigt, besondere Sinnesorgane bilden oder einzeln an verschiedenen Stellen des Umkreises auftreten. In ihrer nächsten Nähe und allem Anscheine nach unter ihrem Einflusse entstehen hier aus dem Ectoderm primäre Muskelzellen. Alle diese Gebilde stehen in einer gewissen Abhängigkeit vom Prototrochnerven und können daher zusammen mit ähnlichen, am Unterrande des Wimperkranzes gelegenen Gebilden als zum System des Äquatorialnerven gehörig betrachtet werden.

#### Der obere Theil des äquatorialen Ringsystems.

Hier wird unsere Aufmerksamkeit vor Allem durch ein Paar größerer, ectodermaler Anlagen in Anspruch genommen, die sich an den Seitenflächen des Larvenkörpers befinden; es sind

die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des  
Prototrochs.

Die oberen Abschnitte dieser Gebilde hat auch KLEINENBERG gesehen und in seiner Fig. 19k (als kleine Kerngruppen rechts und links gleich über *go*) abgebildet, ohne ihnen jedoch eine besondere Bedeutung zuzuschreiben.

Die erwähnten Anlagen (*Onml*, Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 42) liegen seitlich im Bereich der ventralen Körperhälfte, nach außen von dem zweiten Paare der larvalen Längsmuskel 3, und stellen zwei compacte, vollkommen im Ectoderm eingebettete Zellgruppen vor (*Onml*, Taf. 15 Fig. 45—48, 58, 67). Nach unten grenzen die beiden Anlagen an die Basaltheile der oberen Prototrochzellen und stoßen vorn und oben an die Ganglienanlagen der Geruchsorgane (*ggo*) und der hinteren Antennen (*gag*) an, die übrigens schon zu dem nächstfolgenden Ringsysteme (*mo*<sup>1</sup>) gehören. Dorsal geht an der Innenseite der in Rede stehenden Anlagen ein Paar Längsnervenstämme (*n*<sup>3</sup>) vorbei, die sich abwärts zum Äquatorialnerven begeben.

Im oben bezeichneten Larvenstadium erreichen die Elemente der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs die äußere Körperoberfläche nicht, sondern concentriren sich mehr gegen die Innenfläche des Ectoderms. Den Achsentheil einer jeden Anlage nehmen relativ kleine, dünne, gestreckte Zellen ein, die sich zum Theil in die hier entstehenden, primären Muskelelemente verwandeln und rund herum von mittelgroßen Nervenzellen umgeben sind.

Im Achsenbündel lassen sich zwei Arten von Zellen unterscheiden. Die einen *s*., Taf. 15 Fig. 46, 47 sind etwas größer und haben einen ziemlich hellen, länglich-ovalen Zellkern mit dunklem Nucleolus und einigen Chromatinkörnern. Ihr nicht scharf contourirtes, distales Ende erscheint im Allgemeinen abgerundet, während sie nach innen in einen zarten, dünnen Fortsatz auslaufen, der schräg nach unten gegen den äquatorialen Ringnerven gerichtet ist.

Die andere Zellform *m*., Taf. 15 Fig. 46, 47, 67 zeichnet sich durch geringere Größe aus, vor Allem aber durch einen viel dunkleren und mehr gestreckten Kern. Im letzteren lassen sich häufig die einzelnen Chromatingebilde nicht unterscheiden, indem der ganze Zellkern durchaus diffus gefärbt erscheint. Der Plasmakörper ist bei diesen Zellen sehr unausdehnlich und proximal meist in einen stark glänzenden, faserförmigen Fortsatz ausgezogen, der über die innere Ectodermgrenze in den Spaltraum der primären Leibeshöhle

hineinragt. Diese Fortsätze sind nun nichts Anderes als in Bildung begriffene Muskelfasern, die Elemente selbst aber, welche mit ihrem Zellkörper ganz im Ectoderm stecken, junge Muskelzellen.

Ganz ähnliche Elemente, jedoch mit noch mehr gestrecktem Kerne, finden wir in der Nähe des in Rede stehenden Anlagenpaares zwischen dem Ecto- und Entoderm, wo sie sich dem hier vorbeiziehenden larvalen Längsmuskelpaare (3) anschmiegen (Taf. 15 Fig. 46, 47). Das sind junge Muskelzellen, die eben erst ihren Mutterboden, nämlich die ectodermalen Anlagen, verlassen haben.

Unter den Muskelzellen, welche sich gleichsam aus den Neuromuskelanlagen herauschieben, findet man einige von etwas anderem Aussehen (*Rmx*, Taf. 15 Fig. 45). Ihr Kern ist ziemlich groß, länglich-oval, recht hell und mit einem deutlichen Nucleolus und einigen Chromatinkörpern versehen. Solche Elemente haben auch mehr Protoplasma, und ihr Zellkörper ist gegen die Neuromuskelanlage hin abgerundet, nach der anderen Seite aber plötzlich zu einem starken Fortsatze zugespitzt, welcher abwärts gerichtet ist und an eine der nächstgelegenen Muskelfasern des Prototrochmuskels herantritt. Hier haben wir es mit der Bildung von Myoblasten für den äquatorialen Ringmuskel zu thun. Sehr ähnlich aussehende Zellen trifft man auch innerhalb der Neuromuskelanlage an, nur dass sie dort etwas kleiner und mit dunkleren Kernen ausgestattet sind; das wären die Übergangsstufen zwischen jenen fast ausgebildeten Elementen des Ringmuskels und den übrigen jungen Myoblasten im Achsentheile der ectodermalen Anlage.

Entwicklungsstadien primärer Muskelzellen, wie sie hier beschrieben wurden, kann man in allen Neuromuskelanlagen beobachten, die wir im Folgenden kennen lernen werden. Nur wäre dabei zu bemerken, dass die zuletzt beschriebene Form natürlich nur dort vorkommt, wo Myoblasten des Prototrochmuskels entstehen. Alle diese Übergangsstufen scheinen mir nun den ectodermalen Ursprung der larvalen Muskelemente genügend sicher zu stellen.

Auf ein genaues Studium einer sehr großen Anzahl von Einzelfällen vgl. die verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15—17 mich stützend, stelle ich mir den Process der Bildung von Muskelzellen aus dem Ectoderm in folgender Weise vor.

Diejenigen Elemente der Neuromuskelanlagen, welche nachher zu Muskelzellen werden, liegen anfangs ganz im Ectoderm, wie das aus der Lage ihres Kernes hervorgeht. Dabei ist der Kern zuerst relativ hell, oval und erinnert seinem Habitus nach an die übrigen

Ectodermkerne (s. z. B. *m*, Taf. 15 Fig. 49, 50). Der inneren Grenze des Ectoderms näher rückend, wird der junge Myoblastkern immer dunkler und nimmt allmählich eine längliche Form an. Zu gleicher Zeit beginnt auch das innere Ende der Zelle sich zu strecken, wächst zu einem spitzen Fortsatze aus und erhält jenen charakteristischen Glanz und bräunlich hellgrauen Farbenton. Während der Zellkörper selbst noch im Ectoderm eingebettet ist, wird der Fortsatz nach und nach länger, tritt in die primäre Leibeshöhle vor und documentirt sich deutlich als Muskelfaser. Vor dem Austreten der Myoblasten aus der ectodermalen Anlage sind ihre Kerne in der Regel stark in die Länge gezogen und ganz dunkel, so dass man in ihnen weder den Nucleolus, noch concrete Chromatinkörperchen unterscheiden kann. Solch ein Aussehen haben sie auch in jungen Muskelzellen, welche eben erst das Ectoderm verlassen haben, und verharren in diesem Zustande in den Elementen der kleineren Larvenmuskeln. In denjenigen Myoblasten aber, die nachträglich zu bedeutenderer Größe anwachsen, und deren Muskelfaser eine stärkere Ausbildung erlangt, erhalten die Kerne durch Ansammlung von Kernsaft wieder rundliche Umrisse und werden größer und heller, in Folge dessen dann auch die einzelnen Chromatintheile und der Nucleolus wieder deutlich hervortreten. Das distale Ende der primären Muskelzellen, welches sich schließlich auch zu einem fadenförmigen Fortsatze umbildet, bleibt gewöhnlich im Ectoderm stecken, wodurch die feste Insertion des Muskels am Integument im Bereiche des Entstehungs-ortes seiner Elemente hergestellt wird. Eine Ausnahme hiervon bilden, wie wir sahen, die Myoblasten des Prototrochmuskels, die ganz und gar aus den betreffenden Neuromuskelanlagen austreten, und bei denen das freie Ende des Muskelkörperchens sich bei Erlangung seiner endgültigen Gestalt abrundet.

Die Nervenzellen, die den Achsentheil der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs umgeben, sind hauptsächlich in den oberen, unteren und dorsalen Abschnitten der Anlagen gruppiert (*nx*, Taf. 15 Fig. 45, 47, 67). Es sind ihrer hier überhaupt nicht viele. Von den Elementen des Achsenbündels der Anlage unterscheiden sich die Nervenzellen sehr deutlich durch ein reichlicheres, sehr feinkörniges Protoplasma, ziemlich scharfe Umrisse und durch einen großen, entweder kugelförmigen oder leicht eiförmigen Vollkern, in dem man stets ein dunkelgefärbtes Kernkörperchen und einige, im hellen Kernsaft klar hervortretende Chromatinkörner erkennen kann. Der annähernd birnförmige Zellkörper hat immer nur einen

einzigem Fortsatz, der schräg nach unten und innen gerichtet ist. Diese Zellfortsätze ziehen sich zu dünnen, zarten Nervenfäden aus, welche die Basaltheile der oberen und mittleren Prototrochzellen umgehen, sich dem hier vorbeiziehenden Längsnerven ( $n^3$ ) anschließen und zusammen mit dessen Fasern, gelegentlich aber auch gesondert, in den Ringnerven des präoralen Wimperkranzes eintreten. Wie sich die beschriebenen Nervenfortsätze nach ihrem Eintritt in den Prototrochmerv weiter verhalten, habe ich nicht verfolgen können. Es ist wohl möglich, dass sie sich T-förmig verzweigen, und dass ihre beiden Äste dann in entgegengesetzter Richtung aus einander weichen, wie das in ähnlicher Weise für die unteren Nervenzellen des Prototrochs von KLEINENBERG an Isolationspräparaten constatirt worden ist (s. seine Fig. 59).

Mit nur einem Fortsatze versehene Nervenzellen sind bei der *Lopadorhynchus*-Larve überhaupt sehr verbreitet. KLEINENBERG nannte sie »automatische« Zellen, während er die multipolaren Elemente als »Reflexzellen« bezeichnete; jedoch bestand er nicht weiter darauf, dass die Function dieser verschiedenen Nervenzellen thatsächlich ihrer Benennung entspreche, was sich auch schwerlich irgendwie nachweisen lassen dürfte. Darum scheint es mir hier sowohl, wie in allen ähnlichen Fällen, angemessener, keine Bezeichnungen zu gebrauchen, welche die functionelle Bedeutung von Organen oder Elementen antieipiren, deren physiologische Rolle im Haushalte des Organismus vorläufig unbekannt ist. Aus diesem Grunde ziehe ich es denn auch vor, die verschiedenen Nervenzellen nach ihrem morphologischen Charakter, also je nach der Anzahl ihrer Fortsätze durch die althergebrachten Epitheta unipolar, bipolar und multipolar oder nach irgend welchen anderen, direct wahrnehmbaren Eigenschaften, wie z. B. der Form des Zellkörpers etc., zu bezeichnen.

Auf jüngeren Stadien ist der feinere Bau der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs etwas anders (*Omm.* Taf. 15 Fig. 48). Dabei betrifft der Unterschied hauptsächlich den Achsentheil des Gebildes und hier vor Allem diejenigen Elemente, die sich nicht an der Production von primären Muskelzellen betheiligen. Bei solchen jüngeren Larven kann man sich leicht davon überzeugen, dass jene oben erwähnten Zellen (*sz*) des Achsenbündels, die sich durch einen helleren, ovalen Kern auszeichnen, außer dem beschriebenen Innenfortsatz noch einen dünnen, distalen Fortsatz besitzen, und dass sich dieser bis an die Außenfläche des Ectoderms

erstreckt. Hier enden die fest an einander gelegten, peripheren Fortsätze aller dieser Zellen in einem flachen Grübchen. Zu dieser Zeit haben also die in Rede stehenden Elemente jene gestreckte, spindelförmige Gestalt und gelangen einerseits in Berührung mit dem umgebenden Medium, während sie andererseits, wie wir sahen, einen fadenförmigen Ausläufer gegen den Prototrochmerven hin ausenden. Diese intimen Beziehungen der besagten Zellen zum Nervensystem der Larve und ihre unzweifelhafte Ähnlichkeit nicht nur mit den jungen, percipirenden Elementen der in Entwicklung begriffenen Antennen, sondern auch mit den charakteristischen Elementen verschiedener Sinnesorgane der Anneliden überhaupt führen mich zu dem Schlusse, dass wir es hier mit Sinneszellen zu thun haben, die zur Kategorie der sogenannten Neuroepithelien gehören. Und damit würde der ganzen Anlage die Bedeutung eines larvalen Sinnesorgans zukommen.

Auch hier finden wir wieder junge Myoblasten (*mx*), die sich mehr am inneren Abschnitt des Achsenbündels gruppieren und an ihren kleineren, dunkleren Kernen erkennbar sind, sowie rund herum die im Ectoderm eingebetteten Nervenzellen (*nx*). Es wären somit in den beschriebenen Gebilden, während einer bestimmten Entwicklungsperiode, in einer und derselben ectodermalen Anlage Sinnes-, Nerven- und Muskelemente, mit einem Worte, die Hauptcomponenten eines einfachen Reflexapparates vereinigt.

Wie wir sahen, waren bei der nur wenig älteren Larve die dünnen, peripheren Enden der Sinneszellen bereits nicht mehr zu erkennen; sie werden vermuthlich in den Zellkörper eingezogen, der sich dabei distal abrundet. Was für eine Rolle diese Elemente spielen, wenn sie sich von der Körperoberfläche in die tiefere Ectodermischiebt zurückgezogen haben, lässt sich kaum mit Bestimmtheit sagen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie dann provisorische Nervenelemente vorstellen, nachdem sie vorher eine Zeit lang als Sinneszellen functionirt haben.

Die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des äquatorialen Ring-systems produciren eine ziemlich bedeutende Anzahl primärer Muskelzellen, welche vor Allem bei der Entwicklung und beim Wachsthum der benachbarten Larvenmuskeln ihre Verwendung finden, nämlich des zweiten Längsmuskelpaares (3) und des Prototrochmuskels (*Rm*). Von den übrigen hier entstehenden Myoblasten bildet ein Theil vereinzelte Ringfasern, die den oberen Rand des präoralen Wimperkranzes begleiten, während sich ein anderer Theil, wie es scheint,

an der Herstellung der Specialmuskulatur der in nächster Nähe gelegenen Riechgrübchen beteiligt.

### Die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen.

Der Oberrand des Prototrochs hat noch ein Paar verhältnismäßig starker Neuromuskelanlagen (*oPmm*) aufzuweisen, welche sich ebenfalls auf der Bauchseite befinden und hier in der Nähe der Medianlinie, rechts und links vom unpaaren Bauchmuskel der oberen Hemisphäre (1) gelegen sind (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40). Da die aus ihnen hervorgehenden Myoblasten sich zu den paaren, an der oberen Wand des Stomodäums (*VD*) hervorwachsenden, sackförmigen Anlagen des definitiven Schlundes (*P*) begeben, so seien die zu besprechenden Gebilde im Hinblick auf ihre Lage obere, pharyngeale Neuromuskelanlagen genannt.

Diese Anlagen, welche von KLEINENBERG ganz übersehen worden sind, erinnern ihrer Zusammensetzung nach an die eben beschriebenen lateralen Anlagen, wie sie sich bei jüngeren Larven documentiren. Die Ähnlichkeit kommt vor Allem darin zum Ausdruck, dass ein Theil der Zellen des axialen Abschnitts (*sz*) sich mit den dünnen, peripheren Enden zu einem Bündel zusammenlegt, das in einer kleinen, grubenförmigen Einsenkung die Körperoberfläche erreicht (*oPmm*, Taf. 15 Fig. 53). Dieses Verhalten bleibt hier bedeutend länger unverändert, als im vorbergehenden Falle. Die betreffenden Sinneszellen zeigen wiederum einen etwas größeren, hellen, ovalen Kern mit deutlichen Chromatinkörnern und Nucleolus. Die Nervenfortsätze aber lassen sich nur selten deutlich wahrnehmen und dann auch nur in jüngeren Stadien, wo die Elemente in den tieferen Theilen der Anlage noch nicht so reichlich vorhanden sind, also weniger gedrängt erscheinen. Der Innentheil des Achsenbündels ist bei diesen Neuromuskelanlagen in Folge einer bedeutenden Anhäufung von Myoblasten (*mx*) stark verdickt, so dass er, die innere Grenzlinie des Ectoderms unterbrechend, sich hügel förmig in die primäre Leibeshöhle vorwölbt. Von hier aus treten die jungen Muskelzellen an die Schlundsäcke (*P*) und bilden an deren Oberfläche eine lockere Zellschicht (*Pma*), aus der sich nachher die äußeren Muskellagen des Pharynx entwickeln.

Auch Nervenzellen (*nz*) sind hier vorhanden, obsehon nur in geringerer Anzahl, etwa zwei oder höchstens drei an jeder Anlage.

Es schien mir, als ständen die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen zu einem Paar dünner Längsnerven ( $\mu^1$ ) in näherer Beziehung, welche seitlich von ihnen vom Ringnerven des Prototrochs gegen das Scheitelwimperorgan hin aufsteigen (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 73). In jenen jüngeren Stadien wenigstens, wo die Elemente noch weniger zahlreich sind, erhielt ich den Eindruck, als ob die Innenfortsätze der Sinnes- und Nervenzellen sich den übrigen Fasern der bezeichneten Nervenstämmchen beigesellten (*oPm* Taf. 15 Fig. 73).

#### Die kleineren Muskelanlagen des oberen Prototrochrandes.

Abgesehen von den beschriebenen zwei Paar bedeutenderen Anlagen treten noch im ganzen Umkreise am oberen Rande des präoralen Wimperkranzes an verschiedenen Stellen primäre Muskelzellen aus dem Ectoderm aus. Ihrer Anordnung nach halten sich diese kleineren, ectodermalen Muskelanlagen im Allgemeinen an die Längsmuskeln der Larve (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 43, 44). In ihnen fehlen die Sinneszellen ganz und in der Regel auch die Nervenzellen. Wie es scheint, stehen diese Anlagen in Abhängigkeit von larvalen Nervenstämmchen, die, den Längsmuskeln entsprechend, von oben herab zum äquatorialen Ringnerv hinziehen (z. B.  $\mu^1$ , Taf. 15 Fig. 49).

An den bezeichneten Punkten bilden sich im Ectoderm dicht über den oberen Zellen des Prototrochs je einige wenige Myoblasten, deren Differenzirung und Übergang in die primäre Leibeshöhle sich hier besonders gut beobachten lässt, und zwar eben deswegen, weil hier immer nur eine geringe Anzahl solcher Elemente beisammen liegen (*m*, Taf. 15 Fig. 49, 50).

Diese Muskelzellen schließen sich hauptsächlich den bezüglichlichen Längsmuskeln an, jedoch erhalten einige von ihnen auch eine andere Bedeutung, indem sie eine horizontale Richtung einschlagen und sich den Elementen des äquatorialen Ringmuskels zu dessen Verstärkung anreihen.

#### Die Nervenzellen des oberen Prototrochrandes.

Außer denjenigen Nervenzellen, welche den oberen, lateralen und pharyngealen Neuromuskelanlagen angehören, sind im oberen

Abschnitt des äquatorialen Ringsystems noch einige andere Nervenzellen vorhanden, die keine directen Beziehungen zu den eben genannten Gebilden zeigen. Solcher Zellen ( $\mu$ :) fand ich am oberen Prototrochrande bloß drei, wovon eine nach außen vom unpaaren Bauchmuskel (1), die beiden anderen aber im Bereich der oberen Endzweige des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7), die ja bis über den Wimperkranz nach oben vordringen, im Ectoderm eingebettet liegen (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40, 44; Taf. 15 Fig. 51, 52).

Diese ziemlich kleinen Zellen zeichnen sich durch einen runden Kern aus, der nur von einer dünnen Plasmaschicht umgeben ist. Sie befinden sich entweder in einer Ebene mit den oberen Prototrochzellen oder dicht über ihnen. Ihr Zellkörper ist auch rund, scharf contourirt und bloß mit einem Fortsatz versehen, der sich schräg nach innen und unten richtet, um in den äquatorialen Ringnerven einzudringen.

Da die beschriebenen Nervenzellen sich in der Nähe der ähnlich gelegenen, kleineren Muskelanlagen befinden, nämlich die ventrale Zelle nicht weit von dem Orte, wo sich Muskelelemente für den unpaaren Bauchmuskel (1) bilden, die beiden dorsalen Zellen unweit von den Anlagen, welche die oberen Enden der unteren dorsal-medianen Längsmuskeln (7) mit neuen Myoblasten versehen, so liegt die Frage auf der Hand, ob sie nicht zu diesen Muskelbildungsherden genetische Beziehungen haben. Möglicherweise gehören sie morphologisch zu den bezeichneten Muskelanlagen und sind nur secundär von ihnen etwas abgerückt. Dann würden aber diese Anlagen eine Zwischenform bilden, welche den Übergang von den kleinen, nur Myoblasten enthaltenden Muskelanlagen zu jenen zwei Paar größeren Neuromuskelanlagen vermitteln, die wir oben kennen gelernt haben. Im Vergleich zu den letzteren erscheinen sie immerhin in hohem Grade reducirt, nicht nur weil sie bloß wenige Muskelzellen liefern, sondern auch weil ihnen die Sinneselemente ganz fehlen. Alle übrigen kleinen Muskelanlagen, denen auch noch die Nervenzellen abgehen, hätten nun in diesem Sinne einen durchaus rudimentären Charakter.

Im Vorhergehenden war bereits mehrfach von paaren Längsnerven die Rede, die mit dem Ringnerven des Prototrochs in Verbindung stehen; wir wollen sie jetzt etwas näher betrachten.

### Die oberen Längsnervenbahnen.

Nach der Ansicht von KLEINENBERG wird in jüngeren Entwicklungsstadien die Verbindung zwischen den an verschiedenen Stellen der oberen Hemisphäre befindlichen larvalen Nervenzellen und dem als Centralapparat der Larve betrachteten Ringnerven des Prototrochs durch die Fortsätze jener Zellen selbst hergestellt. Später, wenn sich mit dem Erscheinen der Anlagen von Sinnesorganen und der gleichzeitigen Bildung entsprechender Theile des Gehirns allmählich die Hirncommissur und die absteigenden Hirnconnective entwickeln, übernehmen die letzteren die Rolle von Leitungsbahnen zwischen den oberen Sinnes- und Nervenapparaten und dem Äquatorialnerv.

Alles das ist zwar richtig, doch existirt außerdem noch eine bestimmte Anzahl absteigender Nerven, welche von meinem Vorgänger übersehen worden sind. Bei der *Lopadorhynchus*-Larve habe ich sieben Paar solcher nervöser Längsbahnen gefunden, die im Bereiche der oberen Hemisphäre zum äquatorialen Ringsystem hinziehen. In einigen von ihnen sind nun thatsächlich, wie wir sehen werden, die unteren Fortsätze gewisser, den höheren Ringsystemen angehöriger Nerzenzellen enthalten und verlaufen in denselben nach unten.

Die Längsnervenstämme sind, wie überhaupt alle Nerven der Larve, derart in das Ectoderm eingebettet, dass sie, an der Innenfläche desselben gelegen, auf drei Seiten von den ectodermalen Elementen des Integuments umgeben werden, mit ihrer freien, vierten Seite aber an die primäre Leibeshöhle angrenzen (s. die verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15—17).

Der allgemeine, histologische Charakter der larvalen Nerven äußert sich darin, dass sie aus sehr zarten, fest an einander gelegten Fasern bestehen, die sich nur sehr schwach färben. Dank ihrem blassen Farbentone lassen sich diese Nerven vom umgebenden Ectoderm, das freilich auch nur wenig dunkler erscheint, dennoch recht gut unterscheiden. Ein weiteres Merkmal, an welchem man die Nerven erkennen kann, ist natürlich ihre Zusammensetzung aus parallel verlaufenden Fasern. Dieses Strukturverhältnis tritt jedoch nur dann ganz klar hervor, wenn die Schnittfläche mit dem Verlauf des Nerven zusammenfällt; ist aber der Nerv quer oder schräg getroffen, so erscheint der fibrilläre Bau weit weniger deutlich. Dazu kommt noch, dass der tiefere Theil des Ectoderms, eben derjenige,

welchem die Nerven eingelagert sind, auch eine faserige Structur besitzt, allerdings von anderem Charakter; dennoch erschwert der letztere Umstand die Beobachtung des Verlaufes der dünneren Nerven manchmal sehr erheblich.

Hier finde ich es angemessen, einige Worte über den feineren Bau des Ectoderms überhaupt einzuschalten. Wenn wir von besonderen Anlagen oder specifisch differenzirten Zellen, z. B. den verschiedenen einzelligen Drüsen, absehen, so erscheint das ganze Larvenintegument in Folge einer überaus festen Verkittung seiner Elemente als continuirliche Schicht mit eingestreuten Kernen ohne irgend welche deutliche Abgrenzung von Zellbezirken. Die einzelnen Ectodermzellen müssen ziemlich groß sein, da die Kerne recht weit von einander abstehen. Die gewöhnlichen Ectodermkerne sind rund oder oval, körnerreich und färben sich nicht besonders dunkel. Im äußeren Theile der Zellen ist eine ziemlich regelmäßige Vacuolisirung bemerkbar, so dass man an Schnitten dicht unter der Körperoberfläche stets einen ganz hellen Saum unterscheiden kann, welcher von feinen Scheidewänden, nämlich den dünnen Wandungen der an einander grenzenden Vacuolen, durchsetzt ist. Im ganzen Innentheile des Zellkörpers dagegen ist das Protoplasma dunkler. Hier bildet das Spongioplasma ein dichtes Netzwerk, dessen Maschen größtentheils parallel zur Körperoberfläche in die Länge gezogen sind und in einer helleren Inhaltsmasse feine Körnchen enthalten. Bei der Undeutlichkeit der Zellgrenzen erscheint somit die ganze innere Partie des Ectoderms als eine ununterbrochene, filzige Schicht, in welcher die Kerne eingelagert sind. Dieser also nur scheinbar faserige Ban des Ectoderms ist mehr oder weniger unregelmäßig und bietet eben hierin, sowie in den zwischen den Fasergebilden des Protoplasmas gelegenen Körnchen bei näherem Zusehen ein ausreichendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber den stets regelmäßig parallelfaserigen Nerven der Larve.

In Bezug auf die Anordnung der Längsnervenstämme der oberen Hemisphäre ( $n^1$ — $n^7$ ) ist zu bemerken, dass die einzelnen Paare ihrem Verlauf nach im Allgemeinen den paaren Längsmuskeln der Larve (2—7) entsprechen, indem sie meist unmittelbar nach außen von den letzteren liegen. Eine Ausnahme hiervon bildet nur das median-ventrale Nervenpaar ( $n^1$ ), da der entsprechende Muskel (1) unpaar ist und sich folglich in der Mitte zwischen diesen beiden Stämmchen befindet (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 40—44).

Das erste Paar Längsnerven der Bauchseite ( $n^1$ ) stellt zwei dünne Stämmchen vor, die nicht weit von der Medianebene im rechten Winkel aus dem Ringnerven des Prototrochs austreten und in gerader Richtung nach oben verlaufen (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 43). Wie bereits erwähnt, passiren sie dabei die oberen, pharyngealen Neuromuskelanlagen ( $oPam$ ), krenzen das erste obere Ringsystem, mit dessen Ringnerven ( $rn^1$ ) sie in Verbindung treten, und dringen schließlich in die Hirncommissur ( $Hc$ ; ein. Dicht davor befindet sich an den in Rede stehenden Nerven ein Paar larvaler Sinnesorgane. Das rechte Stämmchen innervirt nämlich das bei der *Lopalorhynchus*-Larve asymmetrisch gelegene Scheitelwimperorgan ( $So$ , Taf. 15 Fig. 73; Taf. 16 Fig. 76, 79), während der entsprechende linke Nerv an einer besonderen Neuromuskelanlage ( $so$ ) vorbeizieht. Da nun die letztere sich als rudimentäres Scheitelwimperorgan der linken Seite erwiesen hat, wie weiter unten gezeigt werden soll, so kann man die beiden beschriebenen Längsstämmchen als Scheitelwimperorgannerven bezeichnen.

Das zweite Paar nervöser Längsbahnen ( $n^2$ ) befindet sich auch noch auf der Bauchseite der Larve. Es erlangt eine sehr viel stärkere Ausbildung als alle übrigen Längsnerven der oberen Hemisphäre und bleibt schließlich als einzige Verbindung zwischen den Sinnes- und Nervenapparaten des Kopf- und Rumpftheils übrig. Es sind das die präoralen Abschnitte der Hirnconnective, welche die seitlichen Theile des Nervenschlundrings bilden (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 40, 41). Mit diesen beiden sehr starken Nervenstämmen stehen alle oberen Ringnerven ( $rn^1—rn^3$ ), in Verbindung, ferner die Anlagen der hauptsächlichsten Sinnesorgane der Kopfreion, vor Allem der Riechgrübchen ( $go$ ), der bleibenden ( $ap$ ,  $aa$ ) und der vergänglichen Antennen ( $sa$ ), aus deren gangliösen Theilen an die Hirnconnective Nervenzellen herantreten, welche die Hauptmasse des Gehirns herstellen (Taf. 15 Fig. 54—68, 75; Taf. 16 Fig. 76, 82, 85, 86). Im oberen Theile neigen sich die Connective medianwärts gegen einander und gehen im Bogen direct in die transversale Hirncommissur ( $Hc$ ) über. So kommt auf der Bauchseite der Trochophora in der oberen Hemisphäre eine hufeisenförmige Nervenbahn zu Stande, deren Schenkel mit ihren unteren Enden auf dem Ringnerven des präoralen Wimperkranzes stehen.

Das dritte Paar Längsnerven ( $n^3$ ) nimmt bereits eine laterale Lage ein, wengleich es immer noch etwas näher zur Bauchseite gelegen ist (Taf. 13 Fig. 34—36; Taf. 14 Fig. 42). Im Durchmesser

sind diese beiden Stämme etwas stärker als die Nerven des ersten Paares. Sie wurden oben schon bei der Beschreibung der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*oNm*) genannt, die sie bald nach ihrem Antritt aus dem Äquatorialnerven dorsal tangieren (Taf. 15 Fig. 58, 67). Aufwärts konnte ich die Nerven des dritten Paares bis zum zweiten oberen Ringsystem (*no*<sup>2</sup>) verfolgen, wo sich ihnen die absteigenden Fortsätze des ventralen Paares (*oN:v*) der vier riesigen, von KLEINENBERG beschriebenen Nervenzellen anschließen. Ob die Längsnerven hier enden oder sich noch weiter nach oben hin fortsetzen, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben; jedenfalls aber hat die betreffende Leitungsbahn wenigstens in den aufsteigenden Ansläufnern der bezeichneten multipolaren Nervenzellen eine weitere, obere Verlängerung.

Die Nerven des vierten Paares (*n*<sup>4</sup>) liegen ganz seitlich, indem sie ungefähr auf der Grenze zwischen der ventralen und dorsalen Körperhälfte verlaufen (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 43). Sie sind etwas dünner als das vorhergehende Paar und aufwärts bloß bis zum zweiten oberen Nervenring deutlich erkennbar. Hier jedoch kommen vom Scheitelpol her genau längs demselben Meridiane die nach unten gerichteten Fortsätze eines Paares riesiger, multipolarer Nervenzellen (*sN*), welche dem dritten, obersten Ringsystem angehören, herab. Wenn ich nicht irre, so treten die unteren Enden dieser Zellfortsätze in die Nerven des vierten Paares ein.

Das fünfte und sechste Paar larvaler Längsnerven, welches in der dorsalen Hälfte des Körperumfanges gelegen ist, habe ich nach oben auch bloß bis zum zweiten Ringsystem verfolgen können (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 44). Von ihnen ist das fünfte Paar (*n*<sup>5</sup>) etwas stärker als das sechste und hat ungefähr denselben Durchmesser wie das dritte Nervenpaar. Eine Ähnlichkeit mit dem letzteren besteht ferner darin, dass auch das fünfte Paar Längsstämme oben bis an das dorsale Paar riesiger Nervenzellen (*oN:d*) des zweiten oberen Nervenringes herantritt und, wie es scheint, dessen herablaufende, untere Fortsätze in sich aufnimmt. Auch hier bilden dann wiederum die oberen Fortsätze dieser zwei Zellen die Verlängerung der betreffenden Leitungsbahn gegen den oberen Körperpol hin. Die Nerven des sechsten Paares (*n*<sup>6</sup>) sind sehr dünn; sie zeichnen sich durch nichts Hervorhebenswerthes aus.

Das letzte, siebente Paar (*n*<sup>7</sup>) ist auch ziemlich dünn und verlässt den Ringnerven des Prototrochs in geringem Abstände rechts und links von der dorsalen Mittellinie. Diese beiden medianen

Rückemerven reichen aufwärts bloß bis zum ersten oberen Nervenring (*rno*<sup>1</sup>) und treten hier an ein Paar Neuromuskelanlagen (*da*) heran, welche KLEINENBERG als Rückenantennen bezeichnet hat. Ungefähr auf demselben Niveau endigen auch die oberen Endverzweigungen des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7). An den unteren Enden der Nerven des siebenten Paares befinden sich die beiden dorsalen Nervenzellen des oberen Prototrochraudes (Taf. 13 Fig. 34, 36; Taf. 14 Fig. 44).

Der Vollständigkeit halber seien hier noch zwei ganz kurze, feine Nerven (*Pno*) der Bauchseite erwähnt, die medianwärts von den Längsnervenstämmen des ersten Paares aus dem äquatorialen Ringnerven austreten. Ich nenne dieselben obere Schlundnerven, da sie die oberen, medianen Theile der sackförmigen Schlundanlagen (*P*) innerviren (Taf. 13 Fig. 36; Taf. 14 Fig. 40). Ein jeder von ihnen giebt noch einen abwärts gerichteten Zweig ab, welcher längs der oberen Wand des Stomodäums (*VD*) seinen Verlauf nimmt (Taf. 17 Fig. 118).

#### Das System des ersten, oberen Nervenringes.

In einiger Entfernung oberhalb des präoralen Wimperkranzes werden die beschriebenen Längsnerven von einem Ringnerven (*rno*<sup>1</sup>) gekrenzt und in transversaler Richtung unter einander in Verbindung gesetzt (Taf. 13 Fig. 34, 35; Taf. 14 Fig. 40—44). Zum System dieses ersten oberen Nervenringes gehören verschiedene Gruppen von Nervenzellen, Muskelanlagen, Anlagen provisorischer und definitiver Sinnesorgane des Kopfes, sowie gewisser Hirnganglien. Unter allen genannten Gebilden sind die dicht bei einander gelegenen, an die Längsnerven des zweiten Paares, d. h. an die Hirnconnective sich anlehenden Anlagen der Nackenwimperorgane (*go*) und der hinteren Antennen (*ap*) die bedeutendsten. Davon befinden sich die ersteren etwas niedriger als die letzteren, näher zum präoralen Wimperkranze. Beide Anlagenpaare entstehen im Bereiche eines Paares lateraler Ectodermverdickungen der oberen Hemisphäre, welche KLEINENBERG Sinnesplatten des Kopfes nannte.

#### Die Anlagen der Nackenwimperorgane.

Die Anlagen der sog. Geruchsorgane oder Nackenwimperorgane, wie diese Gebilde eigentlich heißen sollten, da wir über deren

physiologische Bedeutung noch lange nicht im Klaren sind, sollen nach der Darstellung KLEINENBERG's aus hellen, pyramidenförmigen Wimperzellen bestehen, die mit ihren sich verjüngenden, distalen Enden am Boden einer kleinen Grube die Körperoberfläche erreichen und in ihrem breiteren, basalen Abschnitte den Kern enthalten. An der Bauchseite einer jeden Anlage beschrieb KLEINENBERG je zwei etwas größere »Reflexzellen«, deren Hauptfortsätze seiner Meinung nach in die Gruppe der von ihm für die percipirenden Elemente des Organs gehaltenen Wimperzellen eintreten; dorsalwärts aber soll sich jederseits eine indifferente Zellgruppe anschließen, aus welcher sich später, gegen das Ende der Metamorphose, die peripheren Ganglien der Geruchsorgane und die ihnen entsprechenden, hinteren Hirnlappen entwickeln. Beide Grübchen werden mit der Zeit tiefer und erhalten besondere Retractoren; im ausgebildeten Zustande aber können die Organe nach außen vorgestülpt werden und erscheinen dann als gestielte, pilzförmige Anhänge des Kopflappens.

In dem von uns betrachteten Entwicklungsstadium sind die Anlagen der Nackenwimperorgane (*go*) bereits complicirter, als es KLEINENBERG dargestellt hat (Taf. 13 Fig. 35; Taf. 14 Fig. 41). Dicht über dem Prototroch liegend, schließen sich diese Anlagen dem ersten oberen Ringnerven von unten her an; sie befinden sich bei der Trochophora auf der Bauchseite, etwas lateralwärts von den Hirneonnectiven ( $n^2$ ), sich ihnen mit ihren basalen Theilen anschmiegend. In der Tiefe verläuft hier das entsprechende Längsmuskel-paar (2).

Den centralen Theil einer jeden Anlage, dessen Achse mit dem betreffenden Radius des Körperumfanges zusammenfällt, bildet eine Gruppe von Wimperzellen, welche ringsherum von besonderen Sinnes-elementen umgeben ist. Dem Achsentheile der Anlage entspricht an der Oberfläche eine kleine Grube, und ventral von demselben liegen die beiden großen, von KLEINENBERG erwähnten Nervenzellen, während sich dorsal eine besondere, mit den Hirnconnectiven in Verbindung stehende Ganglienanlage (*ggo*) befindet. Zwischen dieser Ganglienanlage und dem Achsentheile der in Entwicklung begriffenen Geruchsorgane, sowie auch zwischen dem letzteren und den großen Nervenzellen, bilden sich primäre Muskelemente, die hier aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle hineinwandern. Unmittelbar über den jungen Nackengrübchen finden wir die Anlagen der hinteren Antennen (*ap*) und nach hinten von ihnen die

oberen Partien der oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*Ouml*) mit den Längsnerven des dritten Paares ( $n^3$ ) und den entsprechenden Längsmuskeln der Larve (3).

Die Wimperzellen der jungen Geruchsorgane (*go*, Taf. 15 Fig. 54, 55) stellen ziemlich breite, helle epitheliale Elemente vor — es sind deren vorläufig bloß 5 oder 6 vorhanden. Sie lassen im schmälere distalen Zelltheile eine deutliche Längsstreifung erkennen, die den glänzenden, zu einem scharf abgegrenzten Saume zusammengefügteten Fußstücke der Wimperhaare entspricht. Die Cilien sind hier ziemlich lang und bilden zusammen in der Mitte des Grübchens gewöhnlich ein pinselförmiges Büschel. Die runden oder leicht ovalen Kerne der Wimperzellen nehmen bei der Färbung einen ziemlich gleichmäßigen, mittelstarken Farbton an; sie enthalten nur wenige, kleine Chromatinkörnchen, dafür aber stets einen scharf umschriebenen, ganz dunklen, runden Nucleolus, wie ein solcher überhaupt für die verschiedenen Wimperepithelien der *Lopadorhynchus*-Larve charakteristisch ist. Meiner Ansicht nach haben die Wimperzellen morphologisch die Bedeutung von Stützelementen des epithelialen Abschnittes der Sinnesorgananlage, während sie physiologisch eine Vorrichtung zur beständigen Erneuerung des Wassers in der Umgebung vorstellen.

Als percipierende Elemente der Geruchsorgananlagen sind hier typische, rings um die centrale Gruppe der Wimperzellen angeordnete Sinneszellen (*si*) vorhanden, wie wir solche auch in den Anlagen der übrigen Sinnesorgane bei der *Lopadorhynchus*-Larve regelmäßig wiedertinden. Es sind das dünne, gestreckte Zellen von annähernd spindelförmiger Gestalt, deren ovaler Kern sich im leicht verdickten, mittleren Theile des Zellkörpers befindet. Ihre Kerne sind hell und enthalten Chromatingebilde von verschiedener Größe und Form, welche einen oder zwei dunkle Nucleolen in unregelmäßiger Anordnung umgeben. Die dünne, distalen Zellenden erreichen die Körperoberfläche dicht neben den Wimperzellen und sind hier im Leben wahrscheinlich mit Sinneshärechen ausgestattet, während die fadenförmig ausgezogenen, inneren Fortsätze sich längs der Innenfläche des Ectoderms gegen die Hirnconnective hinwenden und in dieselben eintreten, was sich am besten an Längsschnitten constatiren lässt (*go si*, Taf. 15 Fig. 55—62). Hier mischen sie sich unter die übrigen Fasern der bezeichneten Längsstämme und haben somit die Bedeutung echter Nervenfortsätze peripherisch gelegener Sinnesnervenzellen oder sog. neuroepithelialer Elemente.

Ventral vom percipirenden Achsentheile einer jeden Geruchsorgananlage liegen, wie gesagt, je zwei große Nervenzellen ( $\mu$ : Taf. 17 Figg. 54, 55). Diese Elemente erreichen die Körperoberfläche nicht, haben eine birnförmige Gestalt und sind distal stumpf abgerundet, während sie sich in entgegengesetzter Richtung zu einem ziemlich kräftigen Fortsatze zuspitzen, der ebenfalls in die Hirnconnective eindringt. Ihr großer Zellkörper besteht aus feinkörnigem Protoplasma und enthält dunkle, verschieden geformte, chromophile Bildungen, sog. NISSL'Sche Körper, die in älteren Stadien noch viel deutlicher wahrnehmbar sind. Indem sich diese Gebilde um den Kern concentrisch, im zugespitzten Ende der Zelle aber mehr in der Längsrichtung anordnen, simuliren dieselben nicht selten eine Faserstructur des Protoplasmas, die sich in den Fortsatz der Nervenzelle hinein fortzusetzen scheint. Der Zellkern ist hier in der Regel sehr groß, rund und bläschenförmig, wobei die Kernmembran sehr deutlich zu unterscheiden ist; im Centrum des Kernes befindet sich im hellen Kernsaft ein großer, dunkler Nucleolus, umgeben von ziemlich gleichmäßig in einer Schicht angeordneten, annähernd gleich großen, auch recht dunklen Chromatinkörperchen. Eine solche Structur des Kernes und des Zellkörpers ist für diese Art von unipolaren Nervenzellen, wie wir sie noch bei verschiedenen anderen Sinnesorgananlagen wiederfinden werden, ganz allgemein charakteristisch.

Die Ganglienanlagen ( $gg\sigma$ ), welche den Nackenwimperorganen angehören, liegen gleich oberhalb und etwas dorsal vom Achsentheile der letzteren. In Folge dessen befinden sich dieselben fast auf gleicher Höhe mit den hinteren Antennenanlagen (Taf. 15 Fig. 65), für deren Theile sie auch leicht gehalten werden könnten, falls man sich auf das Studium von Querschnitten beschränken wollte. Dagegen wird die Zugehörigkeit der bezeichneten Ganglienanlagen zu den Geruchsorganen bei Durchmusterung von Längsschnitten, deren Ebene mit dem dem Achsentheile der Organanlage entsprechenden Radius des Körperumfangs zusammenfällt, sofort klar (Taf. 15 Fig. 59). Auf gewöhnlichen Sagittal- und Frontalschnitten aber ist dieses Verhalten weniger gut zu erkennen, da hier die peripheren Theile der Elemente der Ganglienanlage schräg durchschnitten sind.

Noch anschaulicher treten die gegenseitigen Beziehungen der Anlagen des gangliösen und percipirenden Abschnittes der in Entwicklung begriffenen Geruchsorgane auf ähnlichen Längsschnitten von etwas jüngeren Larven hervor, wo die Zahl der Elemente in

den einzelnen Theilen der in Rede stehenden Gebilde eine geringere ist (Taf. 15 Fig. 56, 57). Da kann man sich leicht davon überzeugen, dass die dünnen, peripheren Enden der äußersten Zellen der Ganglienanlage die Körperoberfläche dicht neben den entsprechenden Enden der Sinneszellen des Geruchsorgans erreichen.

In solchen jüngeren Entwicklungsstadien stellen die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane eine einheitliche, compacte Zellmasse vor; aber schon wenig später differenzieren sie sich in einen äußeren und einen inneren Abschnitt (Taf. 15 Fig. 65). Im äußeren Abschnitt behalten die Zellen vorläufig ihre dünnen, peripheren Fortsätze bei, welche, zu einem Bündel vereinigt, sich bis zum Rande des Wimpergrübchens erstrecken. Die Kerne sind hier hell und von ovaler Form, und somit erinnern diese Elemente an die Sinneszellen des Organs. Im inneren Abschnitte der Ganglienanlage sind die Zellkerne mehr rund, und die betreffenden Elemente haben sich bereits vollständig von der Körperoberfläche in die tiefere Ectodermischieht zurückgezogen, wo sie jetzt eine rundliche Zellgruppe bilden, aus deren Centrum ein kegelförmiges Bündel von Nervenfasern hervortritt. Diese Fasern sind nun nichts Anderes als die Innenfortsätze der Zellen selbst, die also im tieferen Abschnitte der Ganglienanlage zu echten Nervenzellen geworden sind. In beiden Theilen der Ganglienanlage zeichnen sich die Elemente durch ein sehr geringes Quantum von Zellplasma aus, das die Kerne in Form einer äußerst dünnen, schwer zu erkennenden Schicht umgibt. Die ziemlich hellen Kerne enthalten einen dunklen Nucleolus und eine gewisse Anzahl scharf umschriebener Chromatinkörner.

Das centrale Faserbündel der inneren Zellgruppe ist ein wenig aufwärts gerichtet und tritt zusammen mit einem ähnlichen Bündel von Nervenfasern, welches von der benachbarten Ganglienanlage der entsprechenden, hinteren Antennenanlage herrührt, in das absteigende Hirnconnectiv ein. Die beiden hier erwähnten Ganglienanlagenpaare liegen so dicht bei einander, dass es manchmal, besonders an Querschnitten durch die Larve, außerordentlich schwer fällt, ihre gegenseitige Abgrenzung zu bestimmen. Dieser Umstand wird wahrscheinlich auch daran schuld gewesen sein, dass KLEINENBERG die Ganglienanlagen der Geruchsorgane nicht als besondere, selbständige Gebilde von den Ganglienanlagen der hinteren Antennen unterschieden hat.

Was nun die Muskelelemente betrifft, die im Bereich der

Geruchsorgananlagen ihren Ursprung nehmen, so entstehen sie aus gestreckten, dunkelkernigen Zellen (*mx*), welche den percipirenden Achsentheil des Organs unmittelbar umgeben (Taf. 15 Fig. 54, 56—59). Somit befinden sich die hier aus dem Ectoderm hervorgehenden primären Muskelzellen wiederum in den engsten Beziehungen zu den Sinnes- und Nervenzellen der betreffenden Sinnesorgananlage. Diese Myoblasten, bei deren Entwicklung auch hier die oben dargestellte Metamorphose leicht festgestellt werden kann, liefern das Material, aus welchem sich in der Folge die speciellen Muskeln der Nackenwimperorgane zusammensetzen. Außerdem aber schließt sich ein Theil derselben dem in der Nähe vorbeiziehenden Längsmuskel-paare (2) der Larve an, und etliche Muskelzellen bilden noch einige unter dem Ectoderm gelegene Ringmuskelfasern.

Sehr schön tritt die Bildung von Muskelzellen innerhalb der Geruchsorgananlagen bei etwas älteren, etwa der Fig. 6 von KLEINENBERG entsprechenden Larven hervor, indem hier von vorn herein sowohl der Kern als auch der Muskelfortsatz der Zellen einen höheren Differenzierungsgrad beurkunden (*mx*, Taf. 15 Fig. 61—63). In solchen älteren Stadien scheint die Production von Muskelzellen schneller von statten zu gehen, so dass wir in jeder Anlage eine größere Anzahl von jungen Myoblasten vorfinden; ferner kann man sich in diesem Falle in Bezug auf die Vertheilung dieser Elemente und ihre Theilnahme am Wachstumsprocess dieses oder jenes in Entwicklung begriffenen primären Muskels leichter orientiren.

In dem bezeichneten, etwas älteren Stadium sind auch alle übrigen Elemente reichlicher vorhanden und besser differenzirt. So sieht man z. B. an geeigneten Längsschnitten (Taf. 15 Fig. 61—63) vollkommen deutlich, dass die spindelförmigen, mit ovalem, hellem Kerne versehenen Sinneszellen (*sz*) ihren inneren Fadenfortsatz in die Hirnconnective (*n<sup>2</sup>*) hineinsenden, und dass sich derselbe den übrigen Nervenfasern der letzteren beigesellt. Die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane (*ggo*) sind bedeutend größer geworden, umgreifen theilweise die Hirnconnective von außen und documentiren sich dadurch schon jetzt als zukünftige Bestandtheile des Gehirns, obgleich die Elemente ihrer Außenabschnitte immer noch bis an die Körperoberfläche heranreichen. Die Wimperzellen (*go*) haben sich gleichfalls vermehrt und sind zu dünneren und relativ höheren, cylindrischen Zellen geworden, weshalb denn auch ihre Kerne dichter zusammengedrängt erscheinen. Zugleich beginnt nun derjenige Abschnitt der äußeren Oberfläche, welcher die Wimpercilien trägt, sich

in der Mitte des ursprünglichen Grübelchens in Form eines Hügels allmählich vorzuwölben (Taf. 15 Fig. 61).

Zu alledem wäre hinzuzufügen, dass sich inzwischen noch ein neuer Bestandtheil in den jungen Geruchsorganen herausgebildet hat — ein besonderes peripherisches Ganglion (*gg'o'*, Taf. 15 Fig. 58). Es hat sich nämlich allem Anscheine nach ein Theil der Sinneszellen in die Tiefe zurückgezogen, wobei ihr Kern sowohl als auch der Zellkörper sich abgerundet hat. Das Resultat einer solchen Umwandlung ist eine Gruppe kleinerer Nervenzellen, die nach außen an den percipirenden Aehsentheil des jungen Geruchsorgans angrenzt, nach innen aber, wie auch schon vorher, vermittels der proximalen Zellfortsätze mit den Hirnconnectiven in Verbindung steht.

#### Die Anlagen der hinteren Antennen.

Nach der Darstellung KLEINENBERG'S sollen sich die hinteren Antennen etwas später als die Nackenwimperorgane anlegen. Diese Anlagen erscheinen in den erwähnten »Sinnesplatten des Kopfes« zuerst als ein Paar kleiner, knospenförmiger Zellgruppen. In der Tiefe des Ectoderms, nach innen von diesen percipirenden Theilen der Sinnesorgananlagen, finde eine starke Vermehrung der ectodermalen Elemente statt, und aus diesem Wucherungsproeesse gehen Nervenzellen hervor, von denen eine gewisse Anzahl sich den vorderen Hirnganglien anschließt. Der größte Theil dieser Nervenzellen aber, welche sowohl hier als in den Anlagen der vorderen, definitiven Antennen gebildet werden, sollen den hinteren Hirnlappen den Ursprung geben. Später, so berichtet uns KLEINENBERG weiter, entsteht im Aehsentheil einer jeden Antennenanlage ein Bündel von Nervenfasern, welches den proximalen Abschnitt des Antennenmerven vorstellt und, in die Tiefe vordringend, an der Herstellung der transversalen Hirncommissur sich betheiligt.

Der Bau der jungen Anlagen des hinteren Antennenpaares ist auch bedeutend complicirter, als sich das mein Vorgänger vorgestellt hat; übrigens gab er selbst zu, dass ihm die besonders in älteren Stadien sich hier abspielenden, histogenetischen Vorgänge nicht ganz klar geworden seien.

Die Anlagen der hinteren Antennen (*ap*) liegen dicht über den Geruchsorgananlagen, jedoch etwas mehr ventral als die letzteren, so dass sie sich genau nach außen von den Hirnconnectiven (*n*<sup>2</sup>)

befinden, die sie mit ihren Elementen zum Theil umgreifen (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 41).

Es lassen sich in den Antennenanlagen folgende Hauptbestandtheile unterscheiden: ein aus Sinnes- und Stützzellen zusammengesetzter, percipirender Achsentheil, der mit den Hirneconnectiven in directer Verbindung steht, hier noch mit einem besonderen, peripheren Ganglion versehen und von jungen Muskelzellen umgeben ist; eine Ganglienanlage (*gap*), die sich dorsalwärts und etwas von oben her dem percipirenden Theile anschließt, und endlich ein Paar ventral gelegener, großer, birnförmiger Nervenzellen.

Fast der ganze Achsentheil besteht aus dünnen, langen Zellen, die nur im mittleren, den länglich ovalen Kern enthaltenden Abschnitte etwas verdickt sind. Da nun alle Elemente dicht an einander liegen, so bilden sie zusammen einen in der Mitte und im Innentheile verdickten Körper, welcher nach außen hin allmählich dünner wird; hier reichen die verdünnten, zu einem Bündel zusammengelegten, peripheren Zellenden bis an die Körperoberfläche, die sich an dieser Stelle in Form eines kleinen, flachen Grübchens einseukt. So erinnert der Achsentheil der Antennenanlage thatsächlich an die bei Wirbellosen vielfach vorkommenden, einfachen Sinnesorgane, welche allgemein als Sinnesknospen bezeichnet werden.

In der Mitte des knospenförmigen Gebildes befinden sich die eigentlichen Sinneszellen (*sz*), die hier etwas länger sind als in den Anlagen der Nackenwimperorgane, sonst aber genau denselben histologischen Charakter zeigen wie dort; ihre Nervenfortsätze treten auch hier in die Hirneconnective (*n<sup>2</sup>*) ein (Taf. 15 Fig. 65, 66). Außerdem enthält der Achsentheil der Antennenanlage noch andere Elemente, die auf den ersten Blick den Sinneszellen sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber dadurch unterscheiden, dass die Kerne mehr in die Länge gezogen sind, und dass die proximalen Zellenden nicht mit den Hirneconnectiven in Verbindung treten, sondern, an der Innenfläche des Ectoderms angelangt, sich auf dessen Basalmembran stützen (*st*, Taf. 15 Fig. 65). Diese epithelialen Elemente, welche meiner Meinung nach morphologisch den Wimperzellen der Geruchsorgane entsprechen, werden wir als Stützzellen der Sinnesknospe zu betrachten haben. Indem sich dieselben später vermehren und allmählich sehr bedeutend in die Länge strecken, werden wahrscheinlich diese Zellen das Vorwachsen des Antennenkegels über die allgemeine Körperoberfläche hinaus verursachen.

Zum Achsentheile der hinteren Antennenanlagen gehört noch

eine gewisse Anzahl kleiner Nervenzellen, die den Hirneconnectiven von außen anliegen und bereits auf dem von uns betrachteten Larvenstadium ein peripheres Antennenganglion (*gap'*) herstellen (Taf. 15 Fig. 66). Dieser Bestandtheil der Anlage entwickelt sich hier also früher als bei den Nackenwimperorganen. Der Bildungsmodus ist wahrscheinlich derselbe, wie dort, indem die bezeichneten Nervenzellen vermuthlich durch Umwandlung von Elementen entstehen, die anfangs als sensible Neuroepithelzellen bis an die Körperoberfläche reichten. Diese Vermuthung stützt sich einerseits auf die gegenseitigen intimen Lagebeziehungen der in Rede stehenden Elemente und der Sinneszellen, sowie andererseits auf den Umstand, dass bei jüngeren Larven nur die letztere Zellart im Achsentheil der Antennenanlage vorhanden ist (*ap*, Taf. 15 Fig. 55). Hier sei noch hinzugefügt, dass in solchen jüngeren Stadien in Folge der wenig vorgeschrittenen Differenzirung der Elemente die Sinnes- und Stützzellen kaum von einander unterschieden werden können.

Das Austreten der primären Muskelzellen (*m:*), die sich im ganzen Umkreise des Achsentheiles im Ectoderm bilden, lässt sich in den Antennenanlagen sehr gut verfolgen (Taf. 15 Fig. 60, 64, 66). Die Anzahl der hier entstehenden Myoblasten ist viel größer als in den Anlagen der Geruchsorgane; sie nimmt noch bedeutend zu in den nächstfolgenden Entwicklungsstadien, wo diese kleinen, dunkelkernigen Zellen in solcher Menge auftreten, dass man den Eindruck erhält, als würden die innersten Zellen von den mehr nach außen gelegenen gegen die innere Grenze der Ectodermischiebt geradezu vorgeschoben und in die primäre Leibeshöhle hinausgedrängt (Taf. 15 Fig. 67, 68).

Nach dem Verlassen der Antennenanlagen schließt sich ein großer Theil der primären Muskelzellen dem an der Innenseite der Hirneconnective herabziehenden Längsmuskelpaare der Larve (2) an, während ein anderer Theil den speciellen Antennenmuskeln, die erst relativ spät zu vollkommener Ausbildung gelangen, den Ursprung giebt. Die übrigen Myoblasten liefern subeutane Ringmuskelfasern.

Wie bei den jungen Nackenwimperorganen, so enthalten auch hier die den hinteren Antennen angehörigen Ganglienanlagen (*gap*) anfangs nur eine einzige Art von Zellen, welche alle mit peripheren Fortsätzen ausgestattet sind (Taf. 15 Fig. 55, 56). Die letzteren bilden ein ziemlich festes Bündel, welches das oberflächliche Grübchen des Achsentheiles der Antennenanlage dicht neben

den distalen Enden der Sinneszellen erreicht. Mit fortschreitender Entwicklung sondert sich die Zellmasse einer jeden Ganglienanlage wiederum in einen äußeren Abschnitt, dessen Zellen mit der Körperoberfläche in Verbindung bleiben, und einen inneren Abschnitt, wo die Elemente zu Nervenzellen werden, deren Zellfortsätze zu einem in die Hirnconnective eindringenden Faserkegel zusammentreten (Taf. 15 Fig. 59, 60, 64, 66, 68). Die inneren Abschnitte der Ganglienanlagen, welche von den Außentheilen her beständig neue Zellmassen erhalten, wachsen ziemlich rasch, umgreifen allmählich die Hirnconnective und erscheinen schon bald als ein Paar gut abgegrenzter Hirnlappen (Taf. 15 Fig. 61).

In Bezug auf die zwei Paar großen, birnförmigen Nervenzellen (*n*), welche sich ventral vom Aehsentheile der hinteren Antennenanlagen befinden und ihren Fortsatz in die Hirnconnective senden, wäre nur hinzuzufügen, dass in deren Protoplasma bei älteren Larven die Nissl'schen Körper noch schärfer hervortreten als in den entsprechenden Elementen der jungen Nackenwimperorgane (Taf. 15 Fig. 66—68).

In etwas vorgeschrittenem Entwicklungsstadium ist der Aehsentheil der Antennen (*ap*) schon bedeutend größer, wobei die Knospenform desselben in Folge einer gesteigerten Anhäufung von Zellen in der inneren Partie noch besser zum Ausdruck gelangt (Taf. 15 Fig. 61, 67, 68). Gleichzeitig sind jedoch alle Elemente, nachdem sie sich mehrfach getheilt haben, bedeutend kleiner geworden und dichter zusammengedrückt, und ihre Kerne haben im Allgemeinen ein mehr gleichförmiges Aussehen erhalten. Daher wird es nunmehr sehr schwer zu unterscheiden, welche von diesen vielen, dicht gedrängten Elementen die Bedeutung von Sinneszellen haben, und welche Stützzellen sind. Auch die distale Grenze des peripheren Antennenganglions (*gap'*) lässt sich jetzt schwer feststellen, obwohl die es zusammensetzenden, kleinen Nervenzellen an ihren runden Kernen im Ganzen recht gut zu erkennen sind. Dafür ist aber zu dieser Zeit das centrale Faserbündel und dessen Verbindung mit dem Hirnconnectiv sehr deutlich wahrnehmbar (Taf. 15 Fig. 68); es repräsentirt die Anlage des Antennenerven. Ihm schließen sich wahrscheinlich auch die Nervenfortsätze der Sinneszellen des Organs an, obgleich ein Theil derselben, das periphere Ganglion umgebend, selbständig in das Hirnconnectiv einzudringen scheint.

### Der erste, obere Ringnerv und dessen kleinere Neuromuskelanlagen.

Dieser Ringnerv ( $m^1$ ) wird durch die Hirneconnective und die an denselben gelegenen Anlagen der Nackenwimperorgane und der hinteren Antennen in zwei ihrer Ausdehnung und Ausbildung nach verschiedene Abschnitte getheilt (Taf. 13 Fig. 34).

Der kürzere, ventrale Abschnitt des Ringnerven stellt gewissermaßen eine dünne Quereommissur vor, welche die beiden Hirneconnective ( $n^2$ ) auf dem Niveau der hinteren Antennenanlagen mit einander in Verbindung setzt. Diese Commissur befindet sich, wie alle Nerven der Larve, im Ectoderm an dessen innerer Grenzfläche. Sie kreuzt die beiden dünnen Längsnerven des ersten Paares ( $n^1$ ) und geht mit ihrem mittleren Theile in einiger Entfernung unterhalb des Scheitelwimperorgans (*So*) vorbei. Der Abstand des letzteren von der ventralen Partie des ersten, oberen Ringnerven variirt innerhalb gewisser Grenzen je nach dem Contractionszustande der larvalen Längsmuskeln, welche manchmal eine recht bedeutende Verkürzung der Längsachse der oberen Hemisphäre hervorrufen können (Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 76—78).

Im dorsalen Abschnitt, der einen bedeutend größeren Theil des Körperumfanges umfasst, ist der Ringnerv viel stärker entwickelt (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 41—44). Am dünnsten ist derselbe hier in der Mitte der Rückenseite und wird lateral, mit seiner Annäherung an die Anlagen der hinteren Antennen allmählich dicker. Hier angelangt, wenden sich die seitlichen Theile des Ringnerven etwas aufwärts und dringen von oben her in die Ganglienanlagen der hinteren Antennen ein, um sich dort dem centralen Faserbündel anzuschließen und mit diesem vereint in die Hirneconnective einzutreten (Taf. 15 Fig. 59, 64, 66, 68).

Auf den ersten Blick könnte es den Anschein haben, als wäre an dieser Stelle die Continuität des Ringnerven unterbrochen, in Wirklichkeit besteht aber doch eine directe Verbindung zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitte, welche durch die absteigenden Hirneconnective vermittelt wird. Innerhalb der letzteren nämlich zieht ein Theil der Fasern des Ringnerven eine kurze Strecke weit abwärts und verlässt dann die Connective gleich unterhalb des Achsentheils der Antennenanlage in horizontaler Richtung. Indem sich die beiderseitigen Fasern in der Mittellinie des Körpers treffen und unter einander vermischen, stellen sie den Haupttheil des ventralen Abschnittes vom beschriebenen Ringnerven her.

Mit dem dorsalen Abschnitte des Ringnerven treten alle oberen Längsnerven, angefangen vom dritten Paare ( $n^3-n^7$ ), in Verbindung.

Seiner ganzen Ausdehnung nach wird der erste, obere Ringnerv von Nervenzellen verschiedener Größe begleitet. Die größten von ihnen befinden sich an den seitlichen Theilen des Ringnerven in der Nähe der Stellen, wo derselbe in die Ganglienanlagen der hinteren Antennen eintritt. Von hier ab dorsalwärts, sowie im ventralen Abschnitte, wo die Anzahl solcher Elemente am geringsten ist, werden die Nervenzellen immer kleiner. Die Anordnung der Zellen ist keine ganz regelmäßige, doch macht sich immerhin ein Vorherrschen derselben an denjenigen Punkten des Umkreises bemerkbar, an denen die Längsnervenstämme den Ringnerv passiren (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44).

In jüngeren Entwicklungsstadien, wo der Ringnerv ( $rnol$ ) im Allgemeinen noch ganz dünn ist, liegen die Nervenzellen ( $nx$ ) demselben nur von außen an, befinden sich also bloß in der mittleren Schicht des Ectoderms (Taf. 15 Fig. 52, 69). Später dagegen versenken sich viele von ihnen mit ihrem Plasmakörper entweder theilweise oder ganz in die Fasermasse der nervösen Ringbahn (Taf. 15 Fig. 70—72).

Fast alle hierher gehörigen Nervenzellen zeichnen sich durch scharfe Umrisse aus, welche nur in denjenigen Fällen weniger deutlich hervortreten, wo wir es mit ganz jungen Elementen zu thun haben, die sich noch in dem Stadium der allmählichen Umbildung aus gewöhnlichen Ectodermzellen befinden. Solche Elemente haben einen relativ geringen Plasmagehalt, sind jedoch an ihren charakteristischen Kernen bereits zur Genüge erkennbar. Die vollkommen ausgebildeten Nervenzellen haben einen recht anschulichen, feingranulirten Plasmakörper und stets einen hellen, ovalen, seltener runden, bläschenförmigen Kern, versehen mit einer dunklen, ziemlich derben Kernmembran, einem compacten Nucleolus in centraler oder nur wenig excentrischer Lage und um denselben herum, im hellen Kernsaft, einer geringen Anzahl scharf umschriebener Chromatinkörner. Die meisten Nervenzellen des ersten, oberen Ringsystems sind bipolar, von annähernd spindelförmiger Gestalt. Ihre Fortsätze, die in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper ausgehen, verlaufen horizontal und mischen sich unter die übrigen Fasern des Ringnerven. Wie es scheint, kommen hier auch unipolare und möglicher Weise noch multipolare Zellformen vor, jedoch mit weniger deutlichen Umrissen als die eben beschriebenen Elemente.

In ganz ähnlicher Weise, wie wir das am oberen Rande des präoralen Wimperkranzes gesehen haben, bilden sich auch im Bereiche des ersten, oberen Ringsystems primäre Muskelzellen (*mx*) aus kleinen, am ganzen Umkreise vertheilten, ectodermalen Anlagen (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44). Der Grad der Ausbildung dieser Anlagen und ihre Beziehungen zu den benachbarten Elementen sind hier jedoch etwas andere. Obgleich auch in diesem Falle die Myoblasten, deren Zahl hier eine bedeutend größere ist, hauptsächlich in den an die larvalen Längsmuskeln angrenzenden Ectodermbezirken entstehen, so bedingt doch gerade diese Anordnung der Muskelbildungsherde ihre intimeren Beziehungen zu den Nervenzellen des Systems, die ja, wie gesagt, sich vor Allem an eben denselben Stellen gruppieren, d. h. in der Umgebung der den longitudinalen Larvenmuskeln entsprechenden Längsnervenpaare. In der That treten hier die meisten Muskelzellen neben und selbst zwischen den in angegebener Weise am Ringnerven angeordneten Nervenzellen aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle hin aus. Somit würden diese ectodermalen Zellgruppen, in welchen wir neben einander Nervenzellen und im Entstehen begriffene Myoblasten vorfinden, eine Reihe kleiner Neuromuskelanlagen vorstellen, denen bloß die Sinneszellen fehlen. Der Process der Muskelbildung aus mehr indifferenten Ectodermzellen ist hier genau dieselbe, wie ich ihn oben dargestellt habe, und lässt sich an geeigneten Schnitten sehr gut erkennen (Taf. 15 Fig. 52, 69, 72; Taf. 16 Fig. 76—78; bei *rmo*<sup>1</sup>).

Die beschriebenen Neuromuskelanlagen liefern das Zellmaterial für die weitere Ausbildung der larvalen Längsmuskeln, die in Folge eines derartigen Bildungsmodus eines Theils der sie zusammensetzenden Elemente also auch in Bereiche des ersten, oberen Ringsystems am Larvenintegument befestigt sind, was auf Längsschnitten besonders deutlich zu sehen ist (3—6, Taf. 14 Fig. 42—44; 1, Taf. 16 Fig. 76, 77).

Außerdem verwandelt sich hier wiederum eine gewisse Anzahl von Myoblasten in Ringmuskelfasern, von denen einige zu einem concreten, den Ringnerven begleitenden Muskelringe (*orm*<sup>1</sup>) zusammentreten. Dieser erste, obere Ringmuskel der Larve wird zwar allmählich etwas stärker, erreicht jedoch niemals den hohen Grad der Ausbildung wie der Ringmuskel des Prototrochs (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 52, 54—63, 67—69; Taf. 16 Fig. 76—78).

Die kleinen Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems, die ihrer Lage nach den absteigenden Längsnervenstämmen des

driften bis sechsten Paares ( $n^3-n^6$ ) entsprechen, sind einander durchaus ähnlich, sowohl in Bezug auf ihren Bau als auch hinsichtlich der Menge der aus ihnen hervorgehenden Muskelzellen. Etwas weniger ausgebildet sind die Anlagen an den Nerven des ersten Paares ( $n^1$ ). Dagegen weisen die Neuromuskelanlagen des dorsal-medianen Nervenpaares ( $n^7$ ) einige Eigenthümlichkeiten auf, wesshalb wir dieselben etwas genauer betrachten wollen.

#### Die sogenannten rudimentären Rückenantennen.

Das dorsal-mediane Paar Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems hat auch KLEINENBERG gesehen. Auf eine gewisse Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den jüngeren Entwicklungsstadien der definitiven Antennen hinweisend, nannte er sie »Rückenantennen«. Da es nun KLEINENBERG, wie er selbst sagt, nicht gelungen ist, auch nur eine Zelle zu finden, »die sich von ihnen abgelöst und irgend welche Thätigkeit gezeigt hätte«, so erschienen ihm die in Rede stehenden Gebilde als »in der richtigen Bedeutung des Wortes rudimentäre Anlagen«.

Hiermit bin ich nicht einverstanden, denn ich habe im Gegentheil in den sogenannten Rückenantennen (*da*) einen sehr regen Process der Bildung von Muskelzellen constatiren können, von denen der größte Theil zur Verstärkung des bis zum ersten, oberen Ringsystem hinaufreichenden, dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre (7) aufgebraucht wird (Taf. 13 Fig. 34; Taf. 14 Fig. 44).

In den bezeichneten Anlagen entstehen junge primäre Muskelzellen ( $mz$ ) aus dem Ectoderm rings um ein relativ dünnes Bündel von Sinneszellen ( $sz$ ), die sich durch hellere, ovale Kerne auszeichnen. Dabei treten ihre fest an einander gelegten, peripheren Enden an die Körperoberfläche heran, die hier eine kleine, grubenförmige Einsenkung erkennen lässt, während die fadenförmig ausgezogenen, proximalen Enden in den ersten oberen Ringnerven ( $rn^1$ ) an der Stelle einzudringen scheinen, von wo aus das siebente Längsnervenpaar nach unten abgeht. Dieses Nervenpaar stellt somit die Verbindung zwischen den sogenannten Rückenantennen und dem Ringnerven des Prototrochs her. Außerdem liegen in der nächsten Nachbarschaft der besagten Gebilde einige von den oben beschriebenen Nervenzellen ( $nz$ ), die allem Anscheine nach den Rückenantennen angehören (Taf. 15 Fig. 70, 71), und somit hätten wir hier ein Paar typischer Neuromuskelanlagen, welche die

drei Hauptkomponenten eines einfachen Reflexapparates, nämlich Sinnes-, Nerven- und Muskelzellen, enthalten. Wie es scheint, haben also diese Anlagen, abgesehen von ihrer Bestimmung, primäre Muskelelemente zu produciren, noch die Bedeutung provisorischer Sinnesorgane der Larve.

Ihrem Bau nach erinnern die »rudimentären Rückenantennen« an die beiden Paare der größeren Neuromuskelanlagen des oberen Prototrochrandes, die ja zu einer gewissen Zeit ebenfalls mit einem Achsenbündel von Sinneszellen versehen sind. Hierin spricht sich nun allerdings eine gewisse Übereinstimmung aller dieser Gebilde mit den Anlagen der bleibenden Antennen aus; dennoch scheint mir diese Ähnlichkeit der letzteren mit den ersteren nicht größer zu sein, als überhaupt mit jener einfachen Form von Sinnesorganen, die wir als Sinnesknospen bezeichnen. Im vorliegenden Falle aber finde ich die Deutung der dorsal-medianen Neuromuskelanlagen des ersten, oberen Ringsystems als rudimentäre Antennenanlagen noch um so weniger zutreffend, als es wohl äußerst schwer sein dürfte, eine Annelidenform anzugeben, welche im ausgebildeten Zustande ihrer Entwicklung nach wirklich dorsale, antennenartige Kopfhänge aufzuweisen hätte.

Abgesehen von denjenigen Myoblasten, die sich den oberen Endzweigen des dorsal-medianen Längsmuskelpaares der unteren Hemisphäre anschließen, und einigen Ringmuskelzellen, liefern die eben besprochenen Neuromuskelanlagen wahrscheinlich noch das Material zur Bildung des dorsoventralen Kopfmuskelpaares, das beim erwachsenen *Lopadorhynchus* an der Innenfläche der hinteren Hirnlappen vertikal zwischen der Rücken- und Bauchwand ausgespannt ist. Wenigstens entspricht die Stelle ihrer dorsalen Insertion an der Haut der Lage der sogenannten Rückenantennen vollkommen, die dazu noch, wie auch KLEINENBERG beobachtet hat, merkwürdig lange bei der Larve erhalten bleiben.

#### Das System des zweiten, oberen Nervenringes.

Der folgende, unserer Rechnung nach zweite Ringnerv (*rnö*<sup>2</sup>) entspricht jenem Nervenringe der oberen Hemisphäre, der nach KLEINENBERG von den vier riesigen »Reflexzellen« (*oNxv*, *oNxvl*, und ihren, sich unter einander verbindenden Ausläufern hergestellt wird. Dieser Ringnerv verläuft auf gleicher Höhe mit der transversalen Hirncommissur (*Hc*) und bildet in seinem ventralen Abschnitte

einen Theil der letzteren. Von unten her treten an ihn alle paaren Längsnerven ( $n^1$ — $n^6$ ) mit Ausnahme des siebenten Paares heran, das, wie wir sahen, nach oben bloß bis zum ersten Ringsystem hinaufreicht und da in den sogenannten Rückenantennen endet. Außer den erwähnten vier sehr großen Nervenzellen gehört dem zweiten, oberen Nervenringe noch eine ganze Reihe anderer Nervenzellen an, und wiederum bilden sich in seinem ganzen Umkreise an verschiedenen Stellen primäre Muskelzellen aus dem Ectoderm. Endlich befinden sich im Bereiche dieses Systems noch die Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen ( $aa$ ), sowie das auf der rechten Seite gelegene Scheitelwimperorgan der Larve ( $So$ ) und, diesem entsprechend, eine besondere Neuromuskelanlage ( $so$ ) links von der ventralen Mittellinie (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40—44).

#### Das Scheitelwimperorgan der Larve.

Wie KLEINENBERG ganz richtig bemerkt, ist im Gegensatze zu den meisten übrigen Annelidenlarven bei *Lopadorhynchus* das Scheitelwimperorgan eine bedeutende Strecke weit vom oberen Pol der Trochophora nach unten, auf die Bauchseite hin, verschoben. Dabei befindet sich hier dieses Organ nicht auf der Mittellinie, wie das gewöhnlich der Fall ist, sondern etwas mehr rechts. In Folge dessen glaubte KLEINENBERG, dass eine solche asymmetrische Lage möglicher Weise auf eine ursprüngliche Paarigkeit des Scheitelwimperorgans hindeute. Zu Gunsten dieser Vermuthung spreche auch der Umstand, dass auf der linken Seite an der Stelle, wo früher das verschwundene, linke Wimperorgan gewesen sein mag, sich bei der *Lopadorhynchus*-Larve eine Gruppe von drei bis vier großen Zellen befindet, welche schon bald degeneriren und dann den in der Rückbildung begriffenen Elementen des rechten Scheitelwimperorgans sehr ähnlich seien. Dem widerspreche nun allerdings, so meinte KLEINENBERG, die stets mediane Lage des in Rede stehenden Gebildes bei anderen Anneliden.

Nach der Darstellung von KLEINENBERG ist das Scheitelwimperorgan eines der am frühesten auftretenden Larvenorgane und zeichnet sich durch ein Büschel langer, unbeweglicher Cilien aus, die sich pinselförmig zusammenlegen und am oberen Ende hakenförmig nach vorn und unten vorgebeugt sind. Sie erheben sich im Centrum einer Grube, welche an ihrem ganzen Umkreise mit kurzen Flimmerhaaren versehen sei. Das ganze Gebilde liege an derjenigen

Stelle der Körperoberfläche, wo sich in der Tiefe nachher das Gehirn anlege, und bestehe aus fünf großen, längsstreifigen, mit großem, rundem Kerne ausgestatteten Wimperzellen, die eine nach außen etwas vorspringende Platte herstellen und drei Sinneszellen umgeben. Den letzteren, die eine keilförmige Gestalt und einen kleinen, runden Zellkern haben, sitzt je ein Bündel jener langen, starren Cilien auf. In der Umgebung dieses percipirenden Theils des Scheitelwimperorgans beobachtete KLEINENBERG eine gewisse Anzahl von Nervenzellen. So sollen an dessen oberer Seite einige »automatische« Elemente auftreten, welche sich der schon früher hier vorhandenen, aus vier oder fünf solcher Zellen bestehenden, medianen Gruppe anschließen. Später kämen noch ein Paar seitliche Gruppen birnförmiger Nervenzellen hinzu, deren Fortsätze unterhalb des Scheitelwimperorgans gegen einander gerichtet seien und sich hier mit den Sinneszellen des Organs in Verbindung setzen sollen. Rechts und links erscheinen dann endlich noch einzelne »automatische« Zellen.

Den centralen Theil (So) des Scheitelwimperorgans habe ich im Allgemeinen so gebaut gefunden, wie ihn KLEINENBERG beschrieben hat. Er stellt einen im Ectoderm gelegenen, annähernd eiförmigen Körper vor, dessen stumpfes Ende nach unten gerichtet ist, die obere Spitze aber gleichsam abgesehritten erscheint und hier mit einer trichterförmigen Einsenkung, der eigentlichen Wimpergrube, versehen ist. Dabei wäre hervorzuheben, dass die Achse dieses centralen, percipirenden Abschnittes in besonderer Weise gegen die Körperoberfläche geneigt ist: oben in der Nähe der Medianlinie beginnend, geht dieselbe schräg nach unten und nach innen und weicht zugleich ein wenig nach rechts ab (Taf. 14 Fig. 40). Daher ist es außerordentlich schwierig, solche Schnitte von der Larve zu erhalten, auf denen die gegenseitigen Beziehungen der Wimper- und Sinneszellen sofort deutlich erkennbar wären.

Die fünf großen Wimperzellen (Wz) des centralen Abschnitts bilden die Hauptmasse des eiförmigen Körpers und sind in der Weise angeordnet, wie es KLEINENBERG darstellt. Drei von ihnen liegen im Halbkreise oben dicht bei einander und stellen die obere, hintere, resp. innere Wand des Gebildes her, während die beiden übrigen symmetrisch zu beiden Seiten gelegen sind und sich den vorhergehenden Zellen von unten und vorn, resp. von außen anschließen. Alle fünf Wimperzellen sind mit ihren etwas verjüngten, distalen Enden derart unter einander verkittet, dass sie die trichter-

förmige Grube vollkommen auskleiden; in der Tiefe aber berühren sie sich bloß mit ihren Seitentheilen, und außerdem bleibt noch zwischen den beiden untersten Zellen ein Zwischenraum frei. Auf diese Weise entsteht im Inneren des eiförmigen Körpers ein axialer, conischer Spaltraum, welcher vorn von den Wimperzellen gar nicht bedeckt ist und sich nach unten zu etwas erweitert: ihn nehmen die Sinneszellen ein (Taf. 15 Fig. 73—75; Taf. 16 Fig. 76—78, 82).

In ihren Dimensionen stehen die Wimperzellen des Scheitelorgans den mittleren Zellen des präoralen Wimperkranzes nur wenig nach und bekrunden überhaupt eine große Ähnlichkeit mit ihnen, sowohl in der Form als auch in Bezug auf den histologischen Charakter. Es sind große, epitheliale Elemente mit breitem Basaltheil, wo sich im dunklen, körnigen Protoplasma ein sehr großer, runder oder nur leicht ovaler Vollkern befindet, der mit einem großen, dunklen Nucleolus und nur wenigen, relativ hellen und kleinen Chromatinkörnchen ausgestattet ist. Distal sind die Zellen etwas weniger breit und zeigen die charakteristische Längsstreifung des Protoplasmas; hier sieht man an Schnitten einen scharf contourirten Saum, der sich aus den glänzenden Fußstücken der Wimpercilien zusammensetzt. Die Flimmerhaare sind ziemlich lang, so dass sie aus der Wimpergrube nach außen vorragen; dabei befinden sich dieselben nicht nur am Rande, sondern auch im Centrum dieser Einsenkung.

Die Lage der Sinneszellen (*sz*) innerhalb des percipirenden Abschnittes ist durch die vorhergehende Beschreibung der Wimperzellen, welche den ersteren gegenüber die Rolle von Stützelementen spielen, bereits genügend gekennzeichnet. Es sei nur noch hinzugefügt, dass die keilförmigen Sinneszellen, deren gewöhnlich drei vorhanden sind, sich gegenseitig bloß mit ihren proximalen Theilen berühren (Taf. 15 Fig. 74), während die dünnen, peripheren Enden ein wenig aus einander weichen und einzeln die Körperoberfläche erreichen, indem sie sich zwischen den großen Wimperzellen bis zum Boden der trichterförmigen Grube vordrängen. Hier erhebt sich auf einer jeden Sinneszelle ein besonderes Bündel langer Sinneshärchen, die also nur mit ihren freien Enden zu einem pinselförmigen Büschel zusammentreten. Ihre basalen Theile bleiben manchmal bei der Conservirung erhalten und sind dann auch auf Schnitten zu erkennen (Taf. 15 Fig. 75).

Was die Gestalt der percipirenden Elemente des Scheitelwimperorgans anbelangt, so haben dieselben einen dünnen, nur im Basal-

theile etwas verdickten, hellen Zellkörper und einen mittelgroßen, runden, körnerreichen Kern mit centralem Kernkörperchen, so dass sie quer durchschnitten an gewisse Nervenzellen der Larve erinnern. Ob die Sinneszellen an ihren inneren Enden mit einem Nervenfortsatze versehen sind, habe ich nicht ermitteln können, obgleich ich das im Hinblick auf das Verhalten der entsprechenden Elemente aller übrigen Sinnesorgane der *Lopadorhynchus*-Larve für sehr wahrscheinlich halte. Übrigens weist hierauf bis zu einem gewissen Grade auch die Art und Weise, wie das Organ innervirt ist, hin.

Aus dem unteren Ende des eiförmigen Körpers tritt nämlich in der Mitte, also dort, wo sich die Sinneszellen befinden, ein dünnes Bündel von Nervenfasern aus, welches sich sofort nach oben wendet, um sich an den hier vorbeiziehenden rechten Längsnerven des ersten Paares ( $n^1$ ) anzulehnen und dann zusammen mit diesem in die transversale Hirncommissur ( $He$ ) einzudringen. Im Inneren des Gehirns angelangt, schließt sich der bezeichnete Nerv derjenigen Fasergruppe an, die in der Tiefe des Ectoderms unmittelbar über dem percipirenden Centraltheile des Scheitelwimperorgans verläuft und sich nach beiden Seiten hin in den zweiten, oberen Ringnerven fortsetzt (Taf. 16 Fig. 79). Auf diese Weise steht das Scheitelwimperorgan vermittels des ersten, rechten Längsnerven der Bauchseite nicht bloß mit dem provisorischen, larvalen Nervensystem, speciell mit dem Prototrochnerven und den beiden ersten, oberen Ringnerven, sondern auch mit dem in der Entwicklung befindlichen, bleibenden Gehirn in Verbindung (Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 76).

Nach oben, sowie nach beiden Seiten hin setzt sich die Bewimperung des Organs eine Strecke weit über die trichterförmige Grube hinaus in Gestalt eines Wimperfeldes ( $wf$ ) fort, welches sich ein wenig über die allgemeine Körperoberfläche erhebt. Das Protoplasma zeigt in den nicht scharf gegen einander abgegrenzten Epithelzellen dieses Wimperfeldes gleichfalls eine Längsstreifung, und die Kerne haben ungefähr denselben Charakter wie im vorhergehenden Falle, nur sind sie etwas kleiner; ferner sind die Flimmerhaare hier bedeutend kürzer, als in der Wimpergrube (Taf. 13 Fig. 32, 33; Taf. 15 Fig. 73, 75; Taf. 16 Fig. 77—79).

Rings um den centralen Abschnitt des Scheitelwimperorgans entstehen Muskelzellen ( $m$ ) aus dem Ectoderm, von denen sich die Mehrzahl dem oberflächlich gelegenen Wurzelbündel des unpaaren Bauchmuskels der oberen Hemisphäre (1) anschließt (Taf. 13

Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 73—75; Taf. 16 Fig. 76—78). In jüngeren Stadien scheint nun aber auch im Achsentheil des Organs selbst, in nächster Nähe der Sinneszellen, eine Bildung von Myoblasten stattzufinden (Taf. 16 Fig. 82). Die Folge davon ist die, dass die Endfasern des oberflächlichen Wurzelstranges des ventralen Muskels sich zwischen den Zellen des percipirenden Abschnittes bis zum Boden der Wimpergrube, d. h. also bis zur äußeren Oberfläche des Körpers, fortsetzen. Dank einer derartigen Insertionsweise eines Theils seiner Wurzelfasern erhält der obere, unpaare Bauchmuskel die Bedeutung eines Retractors des Scheitelwimperorgans.

Nach außen von den sich bildenden, jungen Muskelementen finden wir rechts und links eine Anzahl von Nervenzellen, die auf beiden Seiten vom Centralapparate einen verschiedenen Charakter aufweisen, worin wiederum die Asymmetrie des ganzen Gebildes deutlich zu Tage tritt.

Links befinden sich zwei große, birnförmige Nervenzellen (*nx*), deren Fortsätze, der Basis vom Achsentheil des Scheitelwimperorgans im Bogen ausweichend, in die quere Hirnfasermasse (*Hc*) eindringen. Ihren Dimensionen und ihrem Habitus nach sind diese beiden Zellen den entsprechenden, unipolaren Nervenzellen der Geruchsorgan- und Antennenanlagen durchaus ähnlich (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 81).

Auf der rechten Seite bietet sich uns ein ganz anderes Bild dar: hier treffen wir nämlich eine dem Scheitelwimperorgan angehörige Ganglienanlage (*gSo*) an, welche dem Centralapparat des Gebildes etwas von oben her aufliegt und eine recht ansehnliche Menge kleiner Nervenzellen producirt (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 76, 82). Diese Elemente sammeln sich hauptsächlich an der Stelle an, wo der rechte Längsnerv des ersten Paares (*n<sup>1</sup>*) in die Hirneommissur (*Hc*) eintritt, und bilden hier einen Theil des rechten, vorderen resp. ventralen Ganglienzellenbelags des Gehirns (Taf. 16 Fig. 79).

Die Nervenzellen der Ganglienanlage sind im Allgemeinen recht klein, durch unbestimmte Umriss ihres unbedeutenden Plasmakörpers ausgezeichnet und enthalten einen kleinen, dunkelkörnigen, gewöhnlich runden Kern. Es sind das Elemente, wie wir sie auch im Gehirn des erwachsenen *Lopadorhynchus* in großer Menge vorfinden. Daneben sind aber auch noch einige etwas größere, deutlich unipolare Zellen vorhanden, deren runder Zellkörper scharf contourirt erscheint, und deren gleichfalls runder Kern die oben beschriebene

concentrische Anordnung der Chromatinkörner um den central gelegenen Nucleolus herum erkennen lässt (Taf. 15 Fig. 75).

Dem Scheitelwimperorgan gehören, wie es mir scheint, noch zwei große, multipolare Nervenzellen ( $N_x$ ) an, welche rechts von der Ganglienanlage dicht an der Stelle gelegen sind, wo der zweite, obere Ringnerv ( $rno^2$ ) die Hirneommissur ( $He$ ) verlässt (Taf. 15 Fig. 59, 75). Der Zellkörper dieser Elemente ist recht groß, aus feingranulirtem Plasma bestehend und im Ganzen spindelförmig. Medianwärts gehen von demselben einige dünne Fortsätze, wahrscheinlich Dendrite, aus, die sich in der Ganglienanlage des Scheitelwimperorgans verlieren, während in entgegengesetzter Richtung nur ein einziger, stärkerer Fortsatz, vermuthlich der Achsenzylinderfortsatz, von den beiden Nervenzellen ausgesandt wird und in den bezeichneten Ringnerv eindringt. Der Zellkern ist hier besonders charakteristisch. Er ist groß, oval-bläschenförmig und färbt sich im Allgemeinen sehr schwach. Die meist blassen Chromatinkörner sind gewöhnlich der Kernmembran dicht angepresst, und, wenn deren nicht viele vorhanden sind, so ist das farblose Lininfasergerüst, welches diese Körner mit dem centralen Nucleolus verbindet, sehr deutlich wahrnehmbar. Beide beschriebenen Nervenzellen bleiben sehr lange erhalten und sind selbst noch während der Larvenmetamorphose zu erkennen; dort fallen sie inmitten der dunklen kleinzelligen Ganglienneurone des bereits fast ausgebildeten Gehirns durch das besondere Aussehen ihres großen Kernes, der inzwischen noch viel heller geworden ist, sofort in die Augen.

Die obere Gruppe von »automatischen« Nervenzellen, welche KLEINENBERG erwähnte, liegt meiner Beobachtung nach höher polaufwärts, vom Scheitelwimperorgan etwas abgertückt, und gehört nicht diesem Organe an, sondern, wie wir sehen werden, einer besonderen Neuromuskelanlage des nächstfolgenden Ringsystems, von dessen Vorhandensein KLEINENBERG keine Kenntnis hatte.

#### Das rudimentäre Scheitelwimperorgan der linken Seite.

Wenden wir uns nun zum linken Ectodermbezirk der Bauchseite, welcher seiner Lage nach dem eben beschriebenen Scheitelwimperorgan der rechten Seite entspricht (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 40). Hier finden wir eine Neuromuskelanlage ( $so$ ), die außer den gewöhnlichen Bestandtheilen noch mit Wimperzellen und einer der Hirneommissur ( $He$ ) anliegenden Ganglienanlage ausgestattet

ist. Ferner geht an der Basis dieses Gebildes der linke Längsnerv des ersten Paares ( $n^1$ ) vorbei, der sich dann gleich darauf in die untere Partie der transversalen Hirnfaser-masse begiebt, die den ventralen Abschnitt des zweiten, oberen Ringnerven vorstellt.

Der Achsentheil der in Rede stehenden Neuromuskelanlage ( $so$ ) befindet sich in der Mitte eines kleinen Wimperfeldes von genau demselben Baue, wie der entsprechende Theil des rechten Organs, in den es sich übrigens manchmal ununterbrochen fortsetzt. Es besteht nämlich aus zwei oder drei längsgestreiften Epithelzellen, die einen mittelgroßen, runden Kern enthalten und mit kurzen Flimmerhaaren versehen sind ( $wf$ , Taf. 15 Fig. 75;  $wx$ , Taf. 16 Fig. 80). Im Centrum des Wimperfeldes ist ein kleines, flaches Grübchen bemerkbar, an welches innen einige typische, spindelförmige Sinneszellen ( $sx$ ) mit ihren peripheren, zu einem dünnen Bündel vereinten Enden heratreten, während die fadenförmig ausgezogenen, proximalen Fortsätze derselben in entgegengesetzter Richtung in die Hirncommissur ( $Hc$ ) eindringen. Neben diesem Achsenbündel von Sinneszellen befindet sich eine Anzahl junger Muskelzellen ( $mx$ ), die nach ihrem Austritt aus dem Ectoderm sich theils den äußeren Wurzelzweigen des unpaaren Bauchmuskels beigesellen, theils aber Ringfaserzellen den Ursprung geben.

Abgesehen von seiner Lage erweist sich das Gebilde auch in Bezug auf die Anordnung der ihm angehörig, nervösen Elemente asymmetrisch, die hier denselben Charakter haben wie im rechten Scheitelwimperorgan, aber in umgekehrter Folge placirt sind. Rechts vom Achsenbündel, also näher zur Mittellinie des Körpers, finden wir hier zunächst wiederum zwei unipolare, birnförmige Nervenzellen ( $nx$ ), die jedoch bedeutend kleiner als im vorhergehenden Falle sind, und links die bereits erwähnte Ganglienanlage ( $gso$ ), bestehend aus kleinen Nervenzellen, die einen Theil des linken, ventralen Ganglienzellenbelags des Gehirns herstellen. Auch sind zwischen ihnen wieder einige etwas größere, unipolare Zellen zu bemerken. Noch mehr lateralwärts endlich liegen, wie auf der rechten Seite des Körpers, zwei große, multipolare Nervenzellen hart am Austritt des zweiten, oberen Ringnerven ( $no^2$ ) aus der Querfaser-masse des Gehirns, die sich ebenfalls sehr lange Zeit erhalten. (Auf den abgebildeten Schnitten sind sie nicht zu sehen.) Das betrachtete Organ wird durch den linken ersten Längsnerven ( $n^1$ ) mit den übrigen Theilen des Nervensystems der Larve in Verbindung gesetzt.

Wie man sieht, sind hier alle hauptsächlichsten Componenten des vollkommen ausgebildeten, rechten Scheitelwimperorgans wiederzufinden, obgleich einige von ihnen ihrer Anzahl, Form und Entwicklung nach gewisse Unterschiede aufweisen. Unausgebildet erscheint eigentlich bloß der centrale, percipirende Abschnitt, so dass das Organ der linken Seite bezüglich seines Achsentheils gewissermaßen eine Übergangsstufe zwischen den mit einem axialen Bündel von Sinneszellen versehenen, einfacheren Neuromuskelanlagen und dem vollkommen ausgebildeten Scheitelwimperorgan vorstellt.

Aus dem Mitgetheilten glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass die *Lopadorhynchus*-Larve thatsächlich ein rudimentäres, linkes Scheitelwimperorgan besitzt, das dem typisch entwickelten Organ der rechten Seite homolog ist. Es wird dasselbe in Folge seines abgeänderten Baues wahrscheinlich auch eine etwas andere physiologische Bedeutung als larvales Sinnesorgan haben; zu gleicher Zeit erscheint aber dieses Gebilde, wie auch die meisten in Entwicklung begriffenen, provisorischen und definitiven Sinnesorgane, als eine echte Neuromuskelanlage.

Der von KLEINENBERG ausgesprochene Gedanke, dass das Scheitelwimperorgan ursprünglich ein paares Gebilde gewesen sein dürfte, erweist sich somit als weit mehr berechtigt, als er selbst vermuthete. Obgleich KLEINENBERG das rudimentäre Organ der linken Seite nicht erkannt hatte, so scheint er doch einige zu demselben gehörige Elemente beobachtet und irrthümlicher Weise für Bestandtheile des rechten Scheitelwimperorgans gehalten zu haben. Was nun aber die großen Zellen anbelangt, die KLEINENBERG als Rudiment eines verschwundenen, linken Scheitelwimperorgans zu deuten geneigt war, so gehören dieselben einer ganz anderen Art von Gebilden an. Dieselben haben sich als untere Ausläufer eines mehr polaufwärts gelegenen Larvenorgans, des sogenannten Kopfschildes nämlich, erwiesen, wie weiter unten, bei Besprechung des letzteren, gezeigt werden soll (*ks*, Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 80, 81).

#### Die Anlagen der vorderen Antennen.

Dem zweiten oberen Ringnerven (*rno*<sup>2</sup>) oben anliegend, schließen sich die Anlagen der vorderen Antennen (*aa*) der ventralen, hufeisenförmigen Nervenfaserbahn ungefähr an der Stelle an, wo die transversale Hirncommissur (*Hc*) in die absteigenden Hirnconnective (*n*<sup>2</sup>) übergeht (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 41).

Nach KLEINENBERG'S Darstellung gehen diese Anlagen aus einem Paar durchaus selbständiger Ectodermverdickungen hervor, welche in einiger Entfernung vor oder oberhalb von den sogenannten Sinnesplatten des Kopfes auftreten. Es sind das anfangs, eben so wie die Anlagen der hinteren Antennen, zwei knospenförmige Zellgruppen, an denen in der tieferen Ectodermsechicht eine rege Produktion von Nervenzellen für das Gehirn stattfindet. Eben diese vorderen Antennenanlagen hielt KLEINENBERG für den Hauptbildungs-herd derjenigen nervösen Elemente, aus denen sich nachher die hinteren Hirnlappen zusammensetzen, woher die Anlagen der hinteren Antennen und der Geruchsorgane, wie er meinte, nur eine relativ geringe Anzahl von Nervenzellen für die bezeichneten Hiraabschnitte liefern sollen.

Diese Ansicht meines Vorgängers beruht auf einem Beobachtungsfehler. Derselbe ist jedenfalls auf die Schwierigkeit zurückzuführen, welche die Anlagen der vorderen Antennen in Folge ihrer besonderen Lagebeziehungen der Untersuchung bieten. Die Achse des knospenförmigen, percipirenden Abschnittes dieser Anlagen, welche, wie auch die entsprechenden Theile aller übrigen Gebilde dieser Kategorie, senkrecht auf der ventralen, hufeisenförmigen Nervenbahn steht, trifft nämlich die letztere gerade an dem bogenförmig gekrümmten Übergange der horizontalen Hirneommissur in die vertikal verlaufenden Connective und fällt somit weder mit der Ebene gewöhnlicher Querschnitte, noch mit derjenigen einer regelrechten Sagittalschnittserie zusammen. Daher können uns solche Präparate keine richtige Vorstellung von den wahren Beziehungen der verschiedenen Bestandtheile der vorderen Antennenanlagen geben. Geeigneter sind in dieser Beziehung Frontalschnitte, jedoch nur solche, die nicht ganz vertikal geführt sind, sondern oben eine leichte Neigung nach vorn, gegen die Bauchfläche der Larve haben, da auch die Elemente des Achsen-theils der Anlage in eine derartig schiefe Ebene zu liegen kommen.

Zu einem genauen Studium des Baues der vorderen Antennenanlagen ist eine Serie dorsoventraler Längsschnitte unentbehrlich, welche die Sagittalebene der Trochophora in einem Winkel von ungefähr  $30^\circ$  treffen. Dann erhält man entsprechende Bilder von diesen Anlagen (Taf. 16 Fig. 82), wie sie die hinteren Antennen uns an Querschnitten durch die Larve zeigen, und kann sich hier von der vollkommenen Übereinstimmung der Structur der beiden mit einander verglichenen Gebilde überzeugen.

In den Anlagen der vorderen Antennen finden wir wieder

denselben Achsentheil (*aa*), bestehend aus den gleichen, spindelförmigen Sinneszellen und einem kleinen, peripheren Ganglion an der Hirncommissur (*He*), sowie in der Umgebung desselben in Entwicklung begriffene, primäre Muskelzellen (*mx*). Ein Theil der letzteren schließt sich dem vorderen Längsmuskelpaare (2) der Larve an, während ein anderer Theil später die speciellen Antennenmuskeln herstellt. Auch eine Ganglienanlage (*gaa*) ist hier vorhanden, deren centrales Nervenfaserbündel an der Stelle in den zweiten, oberen Ringnerven (*rno*<sup>2</sup>) eintritt, wo dieser die Hirncommissur verlässt. Nur die Stützzellen des percipirenden Achsentheils habe ich in diesem Falle nicht deutlich unterscheiden können.

Hat man sich einmal über das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Theile der vorderen Antennenanlagen orientirt, so ist es nicht besonders schwierig, dieselben auch an gewöhnlichen Sagittalschnitten (Taf. 16 Fig. 76), sowie an Querschnitten, welche die Längsachse der Larve etwas schräg getroffen haben, wieder zu erkennen. Auf einem solchen Querschnitte (Taf. 15 Fig. 75) treten die beiden großen, birnförmigen Nervenzellen (*nx*) in ihrer charakteristischen Lage an der Bauchseite des Achsentheils (*aa*) schön hervor; auch sehen wir hier, dass die Anlagen der vorderen Antennen lateral von demjenigen Ectodermabschnitt der Bauchfläche gelegen sind, in welchem sich rechts von der Mittellinie das ausgebildete, links das rudimentäre Scheitelwimperorgan befindet.

Frontalschnitte mit der oben erwähnten, leichten Neigung nach vorn (Taf. 14 Fig. 41; Taf. 15 Fig. 59) zeigen uns in sehr anschaulicher Weise die Lagebeziehung der Ganglienanlage (*gaa*) zum Achsentheil (*aa*), welche hier im Vergleich zu den hinteren Antennen die umgekehrte ist. Während nämlich bei den letzteren die Ganglienanlage (*gap*) über der Sinnesknospe (*ap*) gelegen ist, befindet sich dieselbe in den Anlagen der vorderen Antennen nach unten vom percipirenden Abschnitt, was aus einem verschiedenen Verhalten zu den entsprechenden Ringnerven (*rno*<sup>1</sup>, *rno*<sup>2</sup>) resultirt, die einander genähert im freien Zwischenraum zwischen den einander zugewandten Ganglienanlagen der vorderen und hinteren Antennen der centralen Hirnfaser-masse zustreben. In dem von uns betrachteten Larvenstadium stellen also die den vorderen Antennen zukommenden Ganglienanlagen ein Paar durchaus selbständiger, scharf umschriebener Gebilde vor, die zu dieser Zeit mit den entsprechenden Theilen der Sinnesorgananlagen des vorhergehenden Ringsystems absolut nichts zu thun haben.

## Der zweite, obere Ringnerv, seine Nervenzellen und kleineren Neuromuskelanlagen.

Wie gesagt, ist der ventrale Abschnitt dieses Ringnerven in der Querfasermasse des Gehirns (*He*) enthalten und bildet hier eine deutlich abgegrenzte Gruppe transversaler Nervenfasern. Die letztere ist in der Mittellinie besonders gut zu erkennen, indem an dieser Stelle der zweite, mittlere Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels (1) die Hirneommissur durchsetzt und gerade jene Fasergruppe von der ganzen übrigen, tiefer und höher gelegenen Masse der Hirnfasern abtheilt (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 76—81).

Dem ventralen Abschnitte des betrachteten Ringnerven schließen sich die bereits beschriebenen Sinnesorgane des Systems an, sowie die zwei Paar großen, multipolaren Nervenzellen mit den eigenthümlichen Kernen.

Weiter lateralwärts, zu beiden Seiten von den Ganglienanlagen der vorderen Antennen, wird der zweite, obere Ringnerv frei und hat dann das Aussehen und den Bau der übrigen Larvennerven. Ganz im Ectoderm, an dessen innerer Grenze gelegen, stellt er eine gut umschriebene, ringförmige Faserbahn vor, die am Rücken, wo der Nerv etwas dünner wird, vollkommen geschlossen ist (Taf. 13 Fig. 33). Ich will hier besonders darauf aufmerksam machen, dass wir es im vorliegenden Falle mit einem wirklichen Nerven und nicht bloß mit einer kreisförmigen Verflechtung der horizontalen Fortsätze der vier riesigen, diesem Systeme angehörenden »Reflexzellen«, wie das KLEINENBERG glaubte, zu thun haben.

Die von KLEINENBERG entdeckten vier riesigen, multipolaren Nervenzellen sind eine Eigenthümlichkeit des zweiten, oberen Ringsystems. Sie sind vollkommen symmetrisch angeordnet, indem das eine Paar von ihnen (*oN<sub>2</sub>v*) in der ventralen Körperhälfte an den Meridianen des dritten Längsnervenpaares (*n<sup>3</sup>*), das andere (*oN<sub>2</sub>d*) in der Rückenhälfte an den absteigenden Nerven des fünften Paares (*n<sup>5</sup>*) sich befindet (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 42, 44).

Dem Ringnerven von oben anliegend, sind diese Zellen mit ihrem mächtigen, länglich ovalen Plasmakörper theilweise in die Fasermasse desselben eingesenkt (Taf. 16 Fig. 83, 84). Von den entgegengesetzten Enden der Zellen gehen je zwei kräftige Fortsätze aus, die an ihrer Wurzel etwas verdickt sind; indem sie allmählich dünner werden, verlieren sie sich zwischen den übrigen Fasern der Ringbahn. Außer-

dem besitzen die vier »Reflexzellen« noch andere, dünnere, in der Richtung der entsprechenden Längsnerven verlaufende Fortsätze, von denen je einer polaufwärts, der andere aber abwärts gerichtet ist. Die oberen Fortsätze scheinen bis zum folgenden, dem dritten oberen Ringsysteme hinaufzureichen.

Der Kern der in Rede stehenden, multipolaren Nervenzellen ist auch sehr groß und hat eine ovale, bläschenförmige Gestalt. Er enthält sehr wenig Chromatin, das in Form von kleinen, blassen Körnchen sich in der Nähe der Kernmembran befindet, so dass der Kern im Allgemeinen schwach gefärbt erscheint. Dafür ist hier aber stets ein sehr großes, dunkles Kernkörperchen vorhanden.

Den zweiten Ringnerven der oberen Hemisphäre begleitet noch eine recht ansehnliche Anzahl mittelgroßer und kleinerer Nervenzellen ( $nx$ ). Sie gruppieren sich theils um die eben beschriebenen vier riesigen, multipolaren Zellen, theils an denjenigen Stellen, wo von unten her die Längsnervenpaare heraufkommen (Taf. 13 Fig. 33; Taf. 14 Fig. 42—44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 82—84). Da jedoch hier der Durchmesser des Körperumfanges ein geringerer als weiter unten ist, so erscheinen die einzelnen Gruppen von Nervenzellen näher zusammengedrückt. Die Mehrzahl dieser Elemente stellt bipolare Zellen vor, die mit gegenständigen, horizontalen Fortsätzen und einem ovalen Kern, ähnlich wie ihn die riesigen, multipolaren Nervenzellen besitzen, versehen sind.

Im Bereiche aller dieser Gruppen von Nervenzellen werden im Ectoderm Muskelzellen ( $mx$ ) gebildet, so dass wir wiederum im ganzen Umkreise eine Reihe dicht bei einander gelegener, kleiner Neuromuskelanlagen vorfinden. Sie sind als unvollständige Gebilde dieser Art zu betrachten, da ihnen die Sinneszellen fehlen.

Die hier entstehenden Myoblasten schließen sich größtentheils den larvalen Längsmuskeln an, welche sich somit auch auf der Höhe des zweiten oberen Ringsystems mit feinen Wurzelfasern am Larvenintegument inseriren. Die übrigen Muskelzellen bilden unter der Haut verlaufende Ringfasern, von denen sich eine gewisse Anzahl zu einem vollständig geschlossenen, zweiten, oberen Ringmuskel ( $orm^2$ ), der dem entsprechenden Nervenringe innen anliegt, zusammenfügen.

### Das System des dritten, oberen Nervenringes.

Den dritten, obersten Nervenring ( $no^3$ ) kann man als Polring bezeichnen, da er den oberen Pol der Trochophora umgreift. Auf der Bauchseite senkt sich dieser Ringnerv etwas nach unten und bildet seinerseits einen Theil der Hirncommissur ( $He$ ). Hier befinden sich an demselben eine besondere, mediane Neuromuskelanlage ( $snm$ ) und die Anlagen eines Paares nicht zu definitiver Ausbildung gelangender Scheitelantennen ( $sa$ ). Dann, mehr seitlich, finden wir ein Paar riesiger, multipolarer Nervenzellen ( $sNx$ ), sowie eine Reihe kleiner Neuromuskelanlagen (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 41—44).

### Die mediane Scheitelneuromuskelanlage.

Am Scheitelpol der *Lopadorhynchus*-Larve beschrieb KLEINENBERG eine kleine, auf der Bauchseite gelegene, mediane Gruppe »automatischer« Zellen, der sich jederseits einige birnförmige Nervenzellen anschließen. Dieses Gebilde hat sich meinen Beobachtungen nach als eine besondere, typische Neuromuskelanlage ( $snm$ ) erwiesen (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 41).

Gerade nach unten vom oberen Pole, also schon auf der Bauchseite der Larve, fand ich ein dünnes Bündel von Sinneszellen ( $sx$ ), dessen peripheren Zellenden ein flaches Grübchen ( $snm$ ) an der äußeren Oberfläche des Ectoderms entspricht. Von hier aus richtet sich das Bündel dieser spindelförmig ausgezogenen Elemente schräg nach unten und einwärts, bis es die Hirncommissur ( $He$ ) erreicht, in deren oberen Abschnitt die proximalen Faserfortsätze der Sinneszellen eindringen. Das percipirende Achsenbündel des Gebildes umgeben junge, noch im Ectoderm gelegene Muskelzellen ( $mx$ ), und dann folgen kleine, unipolare Nervenzellen ( $nx$ ) von runder oder leicht birnförmiger Gestalt, die inmitten einer ziemlich unbedeutenden, jedoch scharf contourirten Plasmamasse einen runden Kern enthalten, wie er für diese Zellart charakteristisch ist. Die Mehrzahl dieser Nervenzellen ist nach innen von dem Achsentheil der Anlage, in der tieferen Ectodermischiebt angesammelt, so dass hier an der Hirncommissur gewissermaßen ein kleines Ganglion zu Stande kommt (Taf. 16 Fig. 85, 86).

Nach ihrem Austritt aus der Neuromuskelanlage ordnen sich die Myoblasten in zwei Gruppen an. Die vordere Gruppe bildet ein

Faserbündel, welches die Hirncommissur durchsetzt und diese in zwei, dem zweiten und dritten Ringnerven entsprechende Abschnitte sondert. Unterhalb der Hirncommissur weichen dann die Faserfortsätze dieser Muskelzellen in drei verschiedenen Richtungen aus einander. Der mittlere Theil derselben geht nach unten und schließt sich dem unpaaren Bauchmuskel (1) als dessen mittlerer Wurzelstrang an. Die übrigen Fasern richten sich nach rechts und links und bilden einen Theil der Endverzweigungen des ventralen Paares (2) der larvalen Längsmuskeln, welches die absteigenden Hirnconnective begleitet. Diese Verhältnisse treten besonders deutlich auf Frontalschnitten hervor, die, der Richtung des Achsentheils der Neuromuskelanlage entsprechend, oben ein wenig nach vorn geneigt sind (Taf. 16 Fig. 86).

Die hintere Gruppe der Muskelemente nimmt einen bedeutenderen Bezirk an der hinteren, resp. inneren Oberfläche der Hirncommissur ein. Die einzelnen Zellen schließen sich auch hier den drei bezeichneten Längsmuskeln der Bauchseite an, wobei jedoch der mittlere Theil derselben einen besonderen, nämlich den dritten, innersten Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels (1) herstellt.

Functionell wird die unpaare Neuromuskelanlage der Scheitelregion die Bedeutung eines besonderen, larvalen Sinnesorgans haben. Morphologisch aber dürfte dieselbe als rudimentäre Anlage einer medianen Antenne aufzufassen sein, also als Homologon jenes unpaaren Stirnfühlers, wie wir ihn am Kopflappen bei verschiedenen Anneliden antreffen.

#### Die rudimentären Anlagen der paaren Scheitelantennen.

Zu beiden Seiten der medianen Neuromuskelanlage befindet sich in einigem Abstände nach rechts und links von der letzteren ein Paar knospenförmiger Anlagen, welche KLEINENBERG Scheitelantennen genannt hat. In die definitive Organisation von *Lopadorhynchus* gehen sie nicht über und sind daher von ihm ganz richtig als rudimentäre Organe gedeutet worden, die bloß eine provisorische Rolle bei der Bildung von Nervenzellen spielen, aus denen sich die vorderen Hirnganglien zusammensetzen. Da diese Gebilde ihrem Baue nach den Anlagen der beiden bleibenden Kopffühlerpaare durchaus ähnlich sind, so ist die Bezeichnung derselben als rudimentäre Anlagen eines nicht zur Ausbildung gelangenden Scheitelantennenpaares voll-

kommen zutreffend. Nach KLEINENBERG's Beobachtung soll dieses Anlagenpaar, welches früher als alle übrigen derartigen Gebilde erscheint, anfangs ganz isolirt sein und erst später, wenn sich die centrale Hirnfaser-masse entwickelt, mit den übrigen Sinnesorganen des Kopfes in Verbindung treten.

Die rudimentären Scheitelantennen (*sa*) schließen sich der Hirn-commissur (*Hc*) von oben her an der Stelle an, wo die Seitentheile des polaren Ringnerven (*rno*<sup>3</sup>) aus der Gehirn-anlage heraustreten. Daher hat ihr Achsentheil eine fast vertikale Richtung (Taf. 14 Fig. 41) und erscheint auf Querschnitten der Larve quer durchschnitten (Taf. 13 Fig. 32). Dabei ist derselbe, ähnlich wie wir das bei der medianen Neuromuskelanlage sahen, oben ein wenig nach vorn geneigt. Die Ganglienanlagen (*gsa*) haben hier dieselben Beziehungen zum percipirenden Achsentheil, wie bei den vorderen, definitiven Antennenanlagen, indem sie seitlich und etwas nach hinten von demselben gelegen sind.

Ventral von den rudimentären Scheitelantennen fand ich wiederum jene großen, birnförmigen Nervenzellen (*nx*); wenn ich nicht irre, waren es auch zwei an jedem Organe (Taf. 16 Fig. 79). Überhaupt sind hier alle für die typischen Antennenanlagen charakteristischen Bestandtheile vorhanden (Taf. 16 Fig. 77—79, 86).

Der aus Sinneszellen und jungen Myoblasten (*mx*) bestehende Achsentheil (*sa*) ist jedoch im vorliegenden Falle weniger stark entwickelt, was sich augenscheinlich auf seine provisorische Bedeutung zurückführen lässt. Er erscheint hier bloß als zeitweilig functionirender Sinnesapparat, der gewissermaßen die Bildung von Nervenzellen und Muskelementen im umgebenden Ectoderm anregt und danach allmählich verschwindet. Vorher aber macht sich bei älteren Larven eine immer mehr zunehmende Ausammlung von kleinen Nervenzellen an der Basis des Achsentheils bemerkbar, welche an der Hirncommissur, ähnlich wie bei den übrigen Antennenanlagen, ein peripheres Ganglion bildet. In dieses Gebilde gehen wahrscheinlich nach und nach alle Sinneszellen des percipirenden Abschnittes der rudimentären Scheitelantennen über, indem sie ihre peripheren Zellfortsätze von der äußeren Oberfläche zurückziehen und sich auf diese Weise in echte Nervenzellen verwandeln.

Von hervorragender Bedeutung sind hier die Ganglienanlagen (*gsa*), indem sie das Zellmaterial zum Aufbau der vorderen Hirnlappen produciren. Aus ihnen geht nämlich eine recht ansehnliche Menge kleiner Nervenzellen hervor, welche als compacte Massen

die Hirncommissur von vorn, resp. von außen, und an der hinteren, resp. inneren Oberfläche bekleiden (Taf. 16 Fig. 77—81, 86).

Die in den rudimentären Anlagen der Scheitelantennen entstehenden Muskelzellen schlagen hauptsächlich eine seitliche Richtung ein, doch wenden sich einige von ihnen auch medianwärts nach unten, so dass sie sich den oberen Endzweigen der drei Längsmuskeln der Bauchseite (1, 2) anschließen.

#### Der polare Ringnerv, seine Nervenzellen und kleineren Neuromuskelanlagen.

Vom ventralen Abschnitt des dritten, oberen Ringnerven (*mo*<sup>3</sup>) ist schon mehrfach die Rede gewesen; er bildet den hinteren, oberen Theil der transversalen Hirnfasermasse (*Hc*), mit welchem die drei beschriebenen, rudimentären Antennenanlagen dieses Systems (*sm*, *sa*) in Verbindung stehen.

Aus der Hirncommissur tritt der Ringnerv an der Hinterseite der Ganglienanlagen der paarigen, rudimentären Scheitelantennen heraus und stellt in seinem freien Abschnitte einen dünnen Faserreifen vor, dessen Durchmesser in Folge der Nähe mit dem oberen Pole der Larve bedeutend geringer ist als bei den beiden vorhergehenden Ringnerven (Taf. 13 Fig. 32). Von den letzteren unterscheidet sich der polare Ringnerv ferner dadurch, dass seine Fasern nicht besonders dicht zusammengefügt sind, wesshalb denn auch seine Umrisse weniger scharf hervortreten.

Am freien Abschnitte des polaren Ringnerven sind es die zwei riesigen multipolaren Nervenzellen (*sNx*), welche vor allen übrigen Elementen unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Sie liegen symmetrisch an beiden Seiten des Körpers, etwas näher zur Bauchfläche (Taf. 13 Fig. 32).

Nach KLEINENBERG sollen sich diese beiden Zellen, wie es ihm schien, vermittels ihrer unteren Fortsätze, welche sich gabelförmig verzweigen, mit den weiter abwärts gelegenen, vier großen »Reflexzellen« verbinden, während sie polaufwärts kurze, stark verästelte Fortsätze aussenden, die hier ein dichtes, zartes Nervennetz bilden.

Das gegenseitige Verhalten der multipolaren Zellen des Scheitelpolrings hat KLEINENBERG im Allgemeinen richtig beschrieben; dagegen scheinen diese Elemente zu den riesigen Nervenzellen des zweiten, oberen Ringsystems in keiner directen Beziehung zu stehen. Ihrem Habitus nach an die letzteren erinnernd, besitzen sie eben-

falls zunächst je zwei in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper ausgehende, horizontale Fortsätze, die sich zwischen den Fasern des Ringnerven verlieren. Außerdem haben sie mehrere stark verzweigte, obere Fortsätze, wahrscheinlich Dendrite, die einander zustreben und am Pole das von KLEINENBERG beobachtete Geflecht herstellen. Sehr schön lässt sich das gegenseitige Verhalten der in Rede stehenden Nervenzellen auf Querschnitten von jüngeren Larven erkennen, wo dieselben näher zum Scheitelpole liegen, und wo daher auch die Entfernung zwischen ihnen noch geringer ist (Taf. 16 Fig. 87). Nach unten endlich sendet eine jede dieser Zellen nur einen einzigen, ziemlich dünnen Fortsatz gegen den zweiten, oberen Ringnerven hin aus, dessen Richtung mit dem Meridian des vierten Längsnervenpaares ( $n^4$ ) der oberen Hemisphäre zusammenfällt (Taf. 14 Fig. 43). Gabeläste, wie sie KLEINENBERG erwähnt, habe ich hier nicht gefunden. Wenn daher wirklich eine directe Beziehung zwischen den unteren Fortsätzen der Polnervenzellen und den vier riesigen, multipolaren Zellen des zweiten Ringsystems bestehen sollte, so könnte eine solche bloß durch Vermittlung des zweiten Ringnerven zu Stande kommen. Jedenfalls ist die Möglichkeit vorhanden, dass die absteigenden Fortsätze der beiden oberen Zellen, die wahrscheinlich Neurite vorstellen, sich auf der Höhe des zweiten, oberen Ringnerven T-förmig theilen oder wenigstens Collateralen abgeben, welche längs dieser Ringfaserbahn die vier riesigen Nervenzellen derselben erreichen könnten.

Die übrigen, meist bipolaren, kleineren Nervenzellen des Polringsystems liegen dem freien Theile des obersten Ringnerven von oben, von außen und von unten an; sie befinden sich recht nahe bei einander, und zwischen ihnen entstehen aus dem Ectoderm primäre Muskelzellen. Zusammengenommen stellen diese beiden Zellarten dicht gedrängte kleine Neuromuskelanlagen vor (Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 42—44; Taf. 15 Fig. 52).

Die im Bereiche des Polarringes sich entwickelnden Muskelzellen schließen sich den terminalen Wurzelzweigen der verschiedenen larvalen Längsmuskelpaare an, und außerdem bildet ein Theil derselben am oberen Pole ein buntes Gewirr subdermaler Muskelfasern, wovon einige wohl einen ringförmigen Verlauf haben; ein concreter Ringmuskel, wie ihn die weiter nach unten gelegenen Systeme besitzen, kommt jedoch hier nicht mehr zu Stande.

Am Scheitelpole sind von KLEINENBERG noch einige Gruppen von unipolaren, birnförmigen, sowie mittelgroßen, reflectorischen,

d. h. multipolaren Nervenzellen beschrieben worden, die nach und nach in verschiedenen Larvenstadien entstehen sollen. Ein Theil dieser Elemente wird gewiss mit den im Obigen erwähnten Nervenzellen des polaren Ringnerven identisch sein. Andererseits muss ich jedoch hier bemerken, dass KLEINENBERG gewisse, der Scheitelregion angehörige Zellen als nervöse Elemente aufgefasst hat, denen, wie wir weiter unten sehen werden, durchaus nicht eine solche Bedeutung zukommt, sondern die sich als abgetrennte, proximale Theile von drüsigen Elementen des sog. Kopfschildes (*Ks*) erwiesen haben (Taf. 16 Fig. 80, 82, 85, 86).

Dieses bezieht sich vor Allem auf die von KLEINENBERG beschriebenen »reflectorischen Zellen«, welche »oberhalb des Scheitelorgans, nahe an den äußeren Enden der Scheitelantennen ein breites Band, das quer über die Mittellinie hinzieht (Taf. 14 Fig. 19 a, b, *gxa*)«, bilden sollen.

#### Jüngere Entwicklungsstadien der Gebilde der oberen Hemisphäre.

Alle bisher betrachteten Gebilde der oberen Hemisphäre entstehen natürlich bei der Larve nicht gleichzeitig, sondern in verschiedenen jüngeren Stadien der Entwicklung. Das Erscheinen der einzelnen Theile des larvalen und definitiven Kopfnervensystems und der hierher gehörigen Sinnesorgane vollzieht sich im Allgemeinen in der von KLEINENBERG geschilderten Reihenfolge, wesshalb ich meinerseits von einer ausführlichen Darstellung dieser Verhältnisse absehen kann. Im Folgenden will ich demnach bloß in allgemeineren Zügen die histogenetischen Vorgänge skizziren, die sich bei der Entwicklung der verschiedenen Anlagen im Bereiche der oberen Hemisphäre abspielen.

Leider habe ich jenes jüngste Larvenstadium von *Lopadorhynchus*, bei welchem KLEINENBERG in der präoralen Region außer einigen Elementen des larvalen Nervensystems nichts weiter als die beiden, von ihm »Sinnesplatten des Kopfes« genannten Ectodermverdickungen vorfand, nicht zu meiner Verfügung gehabt. Bei den jüngsten Larven, die ich habe untersuchen können, waren die Anlagen der Nackenwimperorgane und der hinteren Antennen inmitten der eben erwähnten, seitlichen Ectodermverdickungen bereits zu erkennen, über ihnen ferner die Anlagen der vorderen und der paaren Scheitelantennen, sowie auf der Bauchseite das vollkommen ausgebildete Scheitelwimperorgan.

Immerhin zeigten die Anlagen der complicirteren Sinnesorgane des Kopfes, mit Ausnahme des Scheitelwimperorgans, noch einen sehr geringen Differenzierungsgrad ihrer Elemente, deren Anzahl in einer jeden Anlage zugleich eine sehr viel beschränktere war. In solchen jüngeren Stadien ist das Ectoderm im Bereiche dieser Anlagen nur wenig dicker als das ganze übrige Larvenintegument, so dass es sich dort nur unbedeutend nach innen vorwölbt. Die Zellen sind da etwas höher als in dem benachbarten Ectodermepithel, aber schon ziemlich dünn, dabei an den inneren und äußeren Enden bemerkbar verjüngt und nach Art einer Knospe zusammengefügt, die vorläufig noch kurz ist und daher relativ dicker erscheint als später.

Die Kerne aller, ihrem Aussehen nach ziemlich gleichförmiger Elemente einer Sinnesorgananlage sind im Allgemeinen relativ groß, ziemlich hell und mit einem deutlichen Nucleolus und vielen Chromatinkörnern ausgestattet. Von den übrigen, meist ganz runden Ectodermkernen der Larvenhaut unterscheiden sie sich hauptsächlich durch eine mehr ovale Form. In den Zellen der Sinnesorgananlagen erscheint das Protoplasma dunkler als in den Elementen des indifferenten Integuments; dabei ist die einer einzelnen Zelle zukommende Plasmamenge im ersten Falle eine sehr viel geringere als in den gewöhnlichen Ectodermzellen. Diese Erscheinung haben wir jedenfalls dem Umstande zuzuschreiben, dass beim Entstehen der knospenförmigen Anlagen eine mehrfache Theilung der Zellen des äußeren Keimblattes stattfindet, in Folge dessen deren Zellkörper in ihren Dimensionen beträchtlich reducirt werden und die charakteristische, hohe, schmale Gestalt erhalten.

In so jungen Entwicklungsstadien ist in den Anlagen der Sinnesorgane des Kopfes zwischen Sinnes-, Stütz- und Muskelzellen noch keine scharfe Grenze zu ziehen. Vorläufig erscheint bloß die eine oder die andere Zelle der Anlage etwas mehr nach innen verlängert, indem sie sich gegen die primäre Leibeshöhle hin in einen kurzen Fadenfortsatz auszieht, der in seinem Farbentone an die spezifische Färbung der Muskelfasern erinnert. Der Zellkern solcher, augenscheinlich noch im Entstehen begriffener Myoblasten streckt sich etwas in die Länge und wird dabei schmaler und dunkler, da die Chromatinkörner dichter zusammentreten; er erscheint aber nur sehr selten ganz dunkel gefärbt. Noch seltener ist zu dieser Zeit ein Heraustreten von jungen Muskelementen aus dem Ectoderm zu beobachten.

Die jungen Sinneszellen lassen sich an ihrem noch viel dünneren, proximalen Fortsatz erkennen, der in Gestalt eines äußerst zarten, fadenförmigen Gebildes erscheint, aber nicht wie bei den Myoblasten über die innere Ectodermgrenze hinausragt. Aus solehen Fortsätzen von Sinnes- und Nervenzellen, die in die Länge wachsen und sich zu concreten Bündeln dicht unter der inneren Oberfläche des Ectoderms vereinigen, entstehen die anfangs ganz dünnen, häufig schwer zu erkennenden Nerven der Larve. Sehr viel deutlicher gestaltet sich die Bildung der Nervenfaserbündel im Bereich der Ganglienanlagen, welchem Vorgange die hufeisenförmige Leitungsbahn der Hirneommissur und Hirnconnective hauptsächlich ihren Ursprung verdankt. Hier nimmt die Plasmamenge aller Zellen, die sich als typische, neuroepitheliale Elemente erweisen, merkbar ab, indem sie zur Bildung und Verlängerung der fadenförmigen Nervenfortsätze zu Nervenfäsern nach und nach aufgebraucht wird. Eine Folge dieser allmählichen Plasmaabnahme in den einzelnen Zellen ist ferner der Umstand, dass die Kerne der immer dichter zusammenrückenden, dünner werdenden Zellen keinen Platz mehr finden, um auf ein und derselben Höhe bleiben zu können, so dass man auf den ersten Blick sehr leicht den Eindruck erhält, als würden die Ganglienanlagen mehrschichtig.

Von den Stützelementen der jungen Sinnesorgananlagen differenzieren sich am frühesten die Wimperzellen der Geruchsgrübchen, die auch später in Folge ihres besonderen, histologischen Charakters am deutlichsten hervortreten.

Die in den Anlagen der Kopfsinnesorgane vorkommenden Mitosen befinden sich stets in der äußeren Schicht des Ectodermepithels, wobei die achromatische Spindel immer eine der Körperoberfläche parallele Richtung hat. Hieraus folgt nun, dass alle Zellen der Sinnesorgananlagen bei ihrem Entstehen an der Körperoberfläche liegen und sich somit als Elemente eines einschichtigen Epithels documentiren. Dieses bezieht sich in gleicher Weise auch auf diejenigen Zellen, welche nachher, wie z. B. die primären Muskelemente, aus dem epithelialen Gefüge des Ectoderms heraustreten und in die primäre Leibeshöhle vorrücken.

Am besten ausgebildet erscheinen die zu den Anlagen der Kopfsinnesorgane gehörenden, birnförmigen Nervenzellen, die ich selbst bei den jüngsten Larven mit Leichtigkeit habe auffinden können. Wahrscheinlich geht überhaupt die Bildung derselben dem Entstehen aller dieser Anlagen voran, indem sie möglicher Weise

provisorische Elemente des larvalen Nervensystems vorstellen, welche die Zelltheilung im benachbarten Ectoderm anregen, die eben zur Bildung der Sinnesorgananlagen führt. Allerdings ist auf den jüngsten Stadien der Kern dieser Nervenzellen noch nicht so groß wie später, und auch der Zellkörper vorläufig kleiner und weniger scharf contourirt; jedoch nehmen die in Rede stehenden Zellen sehr rasch an Größe zu und bekunden schon bald alle ihnen eigenthümlichen Merkmale.

Das eben Gesagte gilt auch für die sechs riesigen, multipolaren Nervenzellen, die dem zweiten und dritten, oberen Ringsystem angehören, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Umrisse noch viel früher deutlich hervortreten.

Was nun den feineren Bau des allgemeinen, ectodermalen Larveninteguments betrifft, so zeigt er auch bei den jüngsten Larven ungefähr denselben Charakter, wie oben beschrieben wurde, was auch mit KLEINENBERG's Darstellung vollkommen übereinstimmt. Auf Schnitten sind die Grenzen der einzelnen Ectodermzellen der Haut nirgends deutlich ausgeprägt, doch kann man aus der dichteren Anordnung der Kerne schließen, dass die Zellen kleiner als in älteren Stadien sein müssen. Außerdem ist die Abgrenzung der äußeren, hellen, vacuolisirten Schicht des Ectoderms gegen die tiefere, dunklere, unregelmäßig faserige Schicht noch nicht so scharf wie später. Die Ectodermkerne der jüngeren Larven aber sind beträchtlich größer und etwas heller, so dass sowohl der Nucleolus als auch die sämmtlichen Chromatingebilde in ihnen besser unterschieden werden können.

Hier sei noch bemerkt, dass im Ectoderm der jüngsten Larven, welche sowohl von mir als auch von KLEINENBERG untersucht wurden, schon ganz deutlich eine Menge diffus zerstreuter kleiner, einzelliger Drüsen zu erkennen ist. Ihre Anzahl wird später noch bedeutend größer. Sie haben gewöhnlich die Gestalt heller, gewundener Röhrechen, die am inneren Ende leicht kolbenförmig erweitert sind und sich gegen die kleine Ausmündungsöffnung hin stark verdünnen. Ihr Inhalt stellt in der Regel eine vollkommen homogene, wahrscheinlich schleimige Masse vor; doch findet man häufig auch Drüsenzellen, die mit glänzenden, der Länge nach in Reihen angeordneten Granulis angefüllt sind (*dr* in den verschiedenen Abbildungen auf Taf. 15—17). Die Kerne der einzelligen Drüsen sind zum Theil den gewöhnlichen Ectodermkernen noch sehr ähnlich, in den meisten Fällen aber erscheinen sie in allen mög-

lichen Übergangsphasen zu jener ganz dunklen, länglichen Kernform, wie sie für diese Drüsenzellen bei etwas älteren Larven allgemein charakteristisch ist.

In der Tiefe des Larveninteguments habe ich schon sehr früh die hauptsächlichsten, larvalen Nerven unterscheiden können, die anfangs zwar noch sehr dünn sind, sich aber bald allmählich verdicken, indem sich ihnen nach und nach immer neue Nervenfasern beigesellen, die allem Anscheine nach von den neu entstehenden Nerven- und Sinneszellen herrühren. Nervenzellen werden an den verschiedensten Stellen des larvalen Nervensystems gebildet; sie gehen aus der Umwandlung gewöhnlicher Ectodermzellen der Larvenhaut hervor. In den betreffenden Elementen verändert sich zuerst der Zellkern, indem er größer und heller wird. Darauf verdichtet sich das Protoplasma, und der Zellkörper erhält allmählich schärfere Umrisse, wodurch er innerhalb der übrigen Ectodermmasse, in der sonst keine Zellgrenzen zu erkennen sind, immer deutlicher hervortritt. Aus den Elementen des indifferenten Larveninteguments entwickeln sich auch die verschiedenen kleineren, larvalen Sinnesorgane und Neuromuskelanlagen. An bestimmten Stellen treten, wahrscheinlich nach vorhergegangener Zelltheilung, einige Zellen zu einer kleinen Gruppe zusammen, die sich durch dichter gedrängte, vorläufig noch undifferenzierte Kerne auszeichnet. Die Individualität dieser Zellen kommt dann erst nach und nach zum Ausdruck, wobei zugleich mit der Kernmetamorphose auch die histologischen Eigenthümlichkeiten der Zellen selbst immer deutlicher werden, je nachdem sie sich in sensorielle, nervöse oder contractile Elemente verwandeln.

Die primären Muskeln, welche oben beschrieben wurden, fehlen in jüngeren Larvenstadien entweder ganz, wie z. B. die Mehrzahl der einzelnen, subdermalen Muskelfasern und der unbedeutenderen Larvenmuskeln, oder sie bestehen, wie z. B. die Längsmuskeln und der Muskelreifen des Prototrochs, zunächst noch aus einer sehr geringen Anzahl contractiler Faserzellen. Mit dem Wachsthum der Larve nimmt sowohl die Zahl der einzelnen Muskeln als auch der sie zusammensetzenden Elemente zu. Nun habe ich aber mit Ausnahme der noch unvollkommen differenzierten Myoblasten der sich bildenden Schlundmuskulatur, deren Entwicklung weiter unten ausführlicher dargestellt werden soll, nirgends bei der Larve eine Vermehrung der fertigen Muskelemente durch Theilung wahrgenommen. Bei der Bildung der Myoblasten neu entstehender

oder wachsender, primärer Muskeln beobachtete ich immer ein locales Austreten von Muskelzellen direct aus dem Ectoderm, dabei in gewisser Abhängigkeit von Nerven- oder Sinnesapparaten, sei es auch von einfachster Form. Allerdings waren bei den jüngsten Larven, die ich untersucht habe, schon einige functionirende Muskeln vorhanden. Wenn diese aber ausschließlich auf dem beschriebenen Wege an Stärke zunehmen, und die nach ihnen entstehenden Larvenmuskeln in eben derselben Weise sich bilden, so liegt kein Grund vor, noch irgend einen anderen, besonderen Bildungsmodus für die ersten bei der Larve erscheinenden Muskeln anzunehmen. Sie werden eben, wie auch alle übrigen Primärmuskeln, aus dem Ectoderm in situ entstanden sein.

Zu Gunsten meiner Behauptung ließe sich noch der Umstand anführen, dass sich bei der *Lopadorhynchus*-Larve nirgends zwischen Ecto- und Entoderm indifferente Mesodermzellen vorfinden, welche als Material für die Bildung neuer oder zur Verstärkung schon vorhandener Muskeln dienen könnten. In der oberen Hemisphäre giebt es keine freien Zellen, von denen man annehmen könnte, dass sie etwa in den unterhalb des Prototrochs gelegenen Neuromuskelanlagen gebildet und von dort nach oben gewandert seien, wie das KLEINENBERG glaubte. Und auch in der unteren Hemisphäre habe ich niemals freie Wanderzellen in der primären Leibeshöhle gesehen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich ferner hervorheben, dass jenes primäre Peritoneum, welches nach KLEINENBERG die Darmoberfläche bedecken soll, bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* nicht vorhanden ist. Die Elemente, welche er irrthümlicher Weise für ein derartiges Gebilde gehalten hat, sind meiner Meinung nach nichts Anderes als einzelne Muskelzellen hauptsächlich der unregelmäßigen, subdermalen Ringfaserschicht, deren Plasmakörper nicht selten platt gedrückt erscheint, da Ecto- und Entoderm fast überall einander dicht anliegen. Außerdem können die feinen, contractilen Fasern junger Myoblasten, besonders wenn zu ihrer Darstellung keine geeignete Färbung des Objectes angewandt wurde, nur allzu leicht übersehen werden, und dann erhält man allerdings den Eindruck, als wären das Elemente eines äußerst flachen Plattenepithels.

### Das weitere Schicksal der Gebilde der oberen Hemisphäre.

Die späteren Entwicklungsstadien der complicirteren Sinnesorgane des Kopfes zeichnen sich vor Allem durch eine bedeutende Vermehrung der Elemente in allen ihren Theilen aus. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung bloß die nachher vollständig verschwindenden Achsentheile des Scheitelwimperorgans und der beiden seitlichen, rudimentären Scheitelantennen. In allen diesen Organanlagen werden die Zellen und besonders deren Kerne in Folge wiederholter Theilungen immer kleiner und rücken dabei so dicht zusammen, dass es außerordentlich schwer wird, ihre weitere Differenzirung in allen Einzelheiten zu verfolgen. Daher habe ich, eben so wie auch KLEINENBERG, die endgültige Ausbildung der Kopfsinnesorgane nicht näher untersucht. Gewiss bieten die sich hier abspielenden Vorgänge manches Interessante, doch würde eine eingehendere Behandlung derselben, die für die vorliegende Arbeit beabsichtigten Grenzen zu weit überschreiten. Was jedoch die allgemeine Weiterentwicklung der Anlagen der verschiedenen Antennenpaare, der Nackenwimperorgane und des Gehirns anbelangt, so ist dieselbe schon von KLEINENBERG in durchaus zutreffender Weise geschildert worden und braucht daher hier nicht wiederholt zu werden. Nur möchte ich an dieser Stelle als Ergänzung zu den nicht genauen Angaben KLEINENBERG's über die Hirnbildung eine Thatsache hervorheben, die mir für die Morphologie des Annelidengehirns von theoretischer Bedeutung zu sein scheint.

Bei Beschreibung der Entwicklung des Gehirns von *Lopadorhynchus* spricht KLEINENBERG stets bloß von zwei Paar gangliösen Hirnlappen, von denen das vordere Paar den größten Theil seiner Zellen von den Anlagen der beiden rudimentären Scheitelantennen erhalten, das hintere Hirnlappenpaar aber aus den Anlagen der vorderen und hinteren, bleibenden Antennen zusammen beziehen soll. Nach meinen eigenen Beobachtungen finde ich dagegen, dass am Gehirn von *Lopadorhynchus* bei der Larve vier Paar deutlich gesonderter, gangliöser Hirnlappen zu unterscheiden sind, welche zusammen mit den Anlagen der vier Paar größeren Kopfsinnesorgane entstehen; es sind das die Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane, der hinteren und vorderen definitiven Antennen und der nicht zur Ausbildung gelangenden, paarigen Scheitelantennen (Taf. 14 Fig. 41).

Das Scheitelwimperorgan, welches überhaupt nur die Bedeutung eines provisorisch functionirenden Sinnesapparates hat, geht in älteren Larvenstadien allmählich zu Grunde. Doch bleibt von demselben eine gewisse Anzahl in der zugehörigen Ganglienanlage entstandener Nervenzellen zurück, welche gleichfalls in das Gehirn aufgenommen wird und hier einen Theil des vorderen Zellenbelags der Hirncommissur herstellt. Außerdem verdankt diesem Larvenorgane, wie wir sahen, eine gewisse Anzahl primärer Muskelemente ihren Ursprung. Alles eben Gesagte bezieht sich in gleicher Weise auf das linke, rudimentäre Scheitelwimperorgan.

In den kleineren, larvalen Sinnesorganen und Neuro-muskelanlagen hört die Production von neuen Myoblasten schon lange vor Eintritt der Larvenmetamorphose auf, und dann bleiben in jenen Gebilden nur Nervenzellen übrig, welche in der tieferen Ectodermischieht liegen und sich verschiedenen Nerven der Larve anschließen. Wie wir sahen, besitzen sehr viele dieser Nervenzellen zwei in entgegengesetzter Richtung abgehende Fortsätze, von denen der eine wahrscheinlich mit den in nächster Nachbarschaft aus dem Ectoderm entstandenen Muskelzellen in Contact bleibt, während der andere als in die Länge wachsende Nervenfaser innerhalb des entsprechenden Nerven der Larve in irgend einen centralen Theil des Nervensystems vordringen könnte. So etwa stelle ich mir das Zustandekommen der ursprünglichen Innervirung der Primär-muskeln vor. Beweisen ließe sich dieses vielleicht nur dann, wenn es gelingen sollte, die electiven Methoden der neueren, neurologischen Technik mit Erfolg auch bei embryologischen Untersuchungen an niederen Seethieren anzuwenden. Die Sinneszellen, welche in den erwähnten Anlagen vorkommen, ziehen schon relativ bald ihre distalen Enden von der Körperoberfläche zurück und werden danach zum Theil wenigstens, wie es scheint, zu solchen Nervenzellen, von denen eben die Rede war. Was aus den letzteren nachher wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; nur so viel habe ich beobachten können, dass sie allmählich immer kleiner werden und zur Zeit der Larvenmetamorphose nicht mehr zu erkennen sind. Von allen Neuro-muskelanlagen der oberen Hemisphäre bleiben, wie gesagt, die sog. rudimentären Rückenantennen am längsten erhalten.

Von den primären Muskeln, die in der oberen Halbkugel der Trochophora gebildet werden, verschwindet ein gewisser Theil, jedoch lange nicht alle, sondern nur diejenigen Muskeln, die bloß speciell für das Larvenleben von Bedeutung waren. Der bei

Weitem größere Theil dagegen bleibt erhalten und geht unter entsprechender Umwandlung in die definitive Organisation des Wurmes über.

Zu letzterer Kategorie gehören beim erwachsenen *Lopadorhynchus* außer den ventralen und dorsalen Antennenmuskeln, den Retractoren der Nackenwimperorgane und einer schwach entwickelten, subdermalen Ringmuskelschicht noch folgende bedeutenderen Muskeln der Kopfregion: 1) ein vorderes Paar dorsoventraler Muskelbänder, welches dicht vor dem Gehirn die Kopfhöhle in vertikaler Richtung durchzieht, 2) ein hinteres Paar dorsoventraler Muskelbänder, welches zwischen der mittleren Partie des Gehirns und den beiden hinteren Hirnlappen vom Rücken zur Bauchseite geht, und 3) ein horizontales, transversales Muskelband, das über dem Gehirn zwischen den Antennenwurzeln der rechten und linken Seite ausgespannt ist.

#### Das sogenannte Kopfschild.

Unter den ectodermalen Organen der oberen Hemisphäre der *Lopadorhynchus*-Larve nimmt das von KLEINENBERG als Kopfschild beschriebene Gebilde eine Sonderstellung ein. Dieses Larvenorgan, das sowohl in Bezug auf den Zeitpunkt seines Erscheinens als auch in seiner Ausbildung sehr bedeutenden Schwankungen unterliegen soll, hat nach KLEINENBERG's Beschreibung die Form eines dicken, dicht über dem Scheitelwimperorgan in der Tiefe des Ectoderms gelegenen Querbogens, von welchem zwei seitliche Ausläufer nach innen von der aus den Anlagen der paaren, größeren Kopfsinnesorgane gebildeten Hufeisenfigur in vertikaler Richtung gegen den Prototroch herabsteigen. Das Kopfschild soll sich aus den gleich unterhalb der Scheitelantennen befindlichen Ectodermzellen bilden, indem sich die letzteren in die Tiefe zurückziehen und sich da plötzlich mit einer durchsichtigen Flüssigkeit anfüllen. So entsteht ein blasiges Stützgewebe, dessen Elemente dicht an einander gepresst sind. Die Rückbildung, welche dieses provisorische Organ während der Larvenmetamorphose erfahre, stellte KLEINENBERG in der Weise dar, dass die Zellen desselben wieder aus einander rücken, wobei sie in Gestalt einzelner Bläschen erscheinen, und darauf endgültig verschwinden.

Die Form und Lagebeziehungen des sog. Kopfschildes (*Ks*, Taf. 13 Fig. 32; Taf. 14 Fig. 40) sind von KLEINENBERG im Allge-

meinen richtig beschrieben worden, doch ist die Structur desselben eine durchaus andere, als er sich das vorgestellt hat.

Untersucht man nämlich diese Gebilde auf Sagittalschnitten (Taf. 16 Fig. 81), so kann man sich leicht davon überzeugen, dass sie aus einer großen Anzahl langer, schlauchförmiger Zellen bestehen, die in der tieferen Ectodermsechicht dicht bei einander liegen und hier parallel zur Körperoberfläche in longitudinaler Richtung angeordnet sind. Wenn das Kopfschild seine volle Ausbildung erreicht hat, so erscheinen dessen Zellen fast ihrer ganzen Länge nach stark erweitert und sind mit einer glashellen, homogenen Inhaltsmasse prall angefüllt. Nur ihre abgerundeten, inneren Enden bestehen dann noch aus einem körnigen Protoplasma, in welchem sich ein großer, runder, ziemlich dunkler Kern befindet, der einen großen Nucleolus und eine Menge Chromatinkörner enthält. Die distalen Zellenden verengern sich zu dünnen Röhren, die gleichfalls mit jener glashellen, wahrscheinlich schleimigen Masse angefüllt sind, sich im rechten Winkel gegen die äußere Oberfläche wenden und hier nach außen münden. Das sog. Kopfschild ist also nichts Anderes, als eine Anhäufung dicht gedrängter, langer, einzelliger Hautdrüsen.

Im Hauptabschnitte des Kopfschildes ( $\bar{K}s$ ) bilden die verengerten, peripheren Enden der Drüsenzellen einen bogenförmigen Streifen, welcher sich am oberen Rande des Wimperfeldes vom rechten, vollkommen ausgebildeten und linken, rudimentären Scheitelwimperorgan in transversaler Richtung hinzieht. Von hier aus richtet sich die Mehrzahl der Drüsenzellen mit ihren schlauchförmig verlängerten, inneren Enden polaufwärts, wobei sie sich in der Tiefe des an dieser Stelle stark verdickten Ectoderms zu beiden Seiten der medianen Scheitelneuromuskelanlage ( $snm$ ), zwischen dieser und den paaren, rudimentären Scheitelantennen ( $sa$ ), sowie zwischen den letzteren und den Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen ( $aa$ ) hindurchdrängen (Taf. 16 Fig. 80, 81, 85, 86). Nicht alle Zellen sind von gleicher Länge, so dass ihre protoplasmatischen Endabschnitte, die den Zellkern enthalten und stets eine möglichst tiefe Lage innerhalb des Ectoderms einnehmen, auf verschiedene Höhe zu liegen kommen. Durchmustert man also, vom oberen Pole beginnend, eine Querschnittserie der Larve, so sieht man zuerst die abgeschnittenen Enden der Drüsenzellen, die hier nur aus körnigem Protoplasma mit dem Kerne in der Mitte bestehen. Auf den folgenden Schnitten erscheinen dann, der Körperoberfläche zunächst liegend, die von heller

Inhaltsmasse prall angefüllten, mittleren Zelltheile und dahinter, in der Tiefe des Ectoderms, wiederum die kernhaltigen, protoplasmatischen Enden der kürzeren Zellen. Derartige Bilder werden, so viel man aus den Fig. 19a und b ersehen kann, die irrthümliche Auffassung KLEINENBERG's von der Bedeutung der Elemente des Kopfschildes verschuldet haben. Da nämlich dort alle Zellen des Kopfschildes quer durchschnitten sind, so ist es natürlich kaum möglich, den richtigen Zusammenhang ihrer verschiedenen Abschnitte zu errathen. Die hellen, aufgeblähten, mittleren Theile der Drüsenzellen, welche dicht an einander liegen, machen in ihrer Gesamtheit thatsächlich den Eindruck, als hätte man es mit einem blasigen Bindegewebe (*ks*) zu thun, während die inneren Enden der Elemente in Folge ihres körnigen Protoplasmas mit dem großen Kern in der Mitte gewissen Nervenzellen der Larve sehr ähnlich sind, wofür sie von KLEINENBERG auch gehalten wurden (*g:xa* in seinen angeführten Abbildungen).

Allein nicht alle Drüsenzellen, deren distale Enden in dem bezeichneten Querstreifen des Larveninteguments zusammentreffen, sind mit ihren inneren Theilen nach oben gerichtet; eine gewisse Anzahl von ihnen haben eine entgegengesetzte Richtung. Besonders in der Medianebene bemerkt man einige Kopfschildzellen (*ks*), welche sich zwischen dem auf der rechten Seite gelegenen Scheitelwimperorgan und dessen linkem, rudimentärem Homologon vertikal nach unten wenden (Taf. 15 Fig. 75; Taf. 16 Fig. 80, 81), wie ich das schon erwähnt habe.

Den eben beschriebenen Bau hat das Kopfschild im vollkommen ausgebildeten Zustande, welchen es bald früher, bald später erreicht. Wie KLEINENBERG richtig bemerkt hat, entwickelt sich dieses Organ sehr rasch, so dass es als ein glücklicher Zufall bezeichnet werden muss, wenn man dasselbe im Moment seines Entstehens zu Gesichte bekommt.

In den Anfangsstadien der Entwicklung des Kopfschildes bestehen dessen Elemente ganz und gar aus feinkörnigem Protoplasma und können dann, da sie auch einen großen, runden Kern und eine birnförmige Gestalt haben, sehr leicht für Nervenzellen gehalten werden. Im Gegensatz zu letzteren aber ist ihr dünner Fortsatz stets nach außen gerichtet und erreicht schon von Anfang an die äußere Oberfläche des Ectoderms (Taf. 16 Fig. 77, 78).

In den jungen Drüsenzellen treten zuerst kleinere Vacuolen auf, die sich mit einer hellen Flüssigkeit anfüllen. Darauf beginnen die

Zellen in die Länge zu wachsen, und das Protoplasma zieht sich mit dem Kerne in Folge einer immer mehr zunehmenden Ansammlung der durchsichtigen Secretmasse im distalen Abschnitte allmählich gegen das innere Zellende zurück. Dabei kann man im hellen, peripheren Theile der Zellen anfangs das die homogene Inhaltmasse durchsetzende Spongioplasmanetz noch deutlich erkennen (Taf. 16 Fig. 79); nachher aber verschwindet es ganz (Taf. 16 Fig. 81).

Die seitlichen, unteren Ausläufer des Kopfschildes, welche die beiden Reihen der Antennenanlagen von der medianen Seite begleiten, münden hier *in situ* nach außen. Davon kann man sich z. B. auf Querschnitten, welche durch die Anlagen der hinteren Antennen gehen, sehr gut überzeugen (Taf. 15 Fig. 64). Die Drüsenzellen (*ks*) haben hier eine annähernd horizontale Lage und erscheinen als schlauchförmige Säckchen mit hellem Inhalte und einem dunklen Zellkern im unveränderten Plasmareste am inneren Ende. Häufig drängen sie sich zwischen den Achsentheil der Antennenanlage und deren birnförmige Nervenzellen, so dass die letzteren von ihnen ein wenig gegen die Bauchseite hin verschoben werden. Diese einzelligen Drüsen entstehen local durch Umwandlung gewöhnlicher Integumentzellen.

Das Verschwinden der einzelnen Elemente des Kopfschildes in späteren Larvenstadien geht eben so schnell von statten wie ihr Entstehen. Meiner Meinung nach geschieht das in der Weise, dass die ganze flüssige Inhaltmasse der Zellen, die sich im Laufe einer gewissen Zeit in den letzteren angesammelt hat, plötzlich nach außen entleert wird; in Folge dessen collabiren die Wände der schlauchförmigen Drüsenzellen, die dann zu langen, dünnen Gebilden zusammenschrumpfen, welche sich nur allzuleicht der Beobachtung entziehen. Da nun nicht alle Zellen sich auf einmal entleeren, so wird das Gewebe des Kopfschildes allmählich gelockert. Diejenigen Drüsenzellen aber, welche noch ihre Inhaltmasse behalten haben, nehmen dann, da sie von den benachbarten Elementen nicht mehr eingeengt werden, abgerundete Formen an und erscheinen, wenn sie quer durchschnitten sind, als isolirte, runde Bläschen, wie das KLEINENBERG auch beschrieben hat.

So lange die Elemente des Kopfschildes mit Flüssigkeit prall angefüllt sind, wird das ganze Gewebe gewiss eine recht bedeutende Elasticität besitzen, und in diesem Sinne erscheint die Ansicht KLEINENBERG's, dass wir es hier mit einem larvalen Stützgebilde zu thun hätten, bis zu einem gewissen Grade gerechtfertigt. Die

Hauptfunction des Organs ist aber jedenfalls eine secretorische, vielleicht sogar excretorische, wesshalb dasselbe besser als Scheitel- oder einfach als Kopfdrüse zu bezeichnen wäre.

## B. Die untere Hemisphäre der Trochophora.

Die gegenseitigen Beziehungen der aus dem Ectoderm der unteren Hemisphäre hervorgehenden Gebilde werden dadurch sehr complicirt, dass sich hier in äußerst gedrängter Form der ganze, gegliederte Rumpf des zukünftigen Ringelwurmes anlegt. Dazu kommt noch die besondere Eigenthümlichkeit der *Lopadorhynchus*-Larve, dass die ventralen und lateralen Theile des postoralen Rumpfabchnittes mit ihren hauptsächlichsten, ectodermalen und mesodermalen Organen nicht, wie bei der LOVÉN'schen Larve, an der Vorderseite eines terminalen Rumpfkegels, sondern an der Unterseite der kugeligen Trochophora, d. h. also nicht in vertikaler, sondern in horizontaler Lage entstehen. Dabei ist nun das zukünftige Hinterende des Rumpfes mit der Stelle, wo nachher das Proctodäum durchbricht, anfangs weit gegen den Rücken hin verlegt und liegt also viel näher zum Prototroch als bei der typischen Trochophora von *Polygordius*, bei welcher sich der After am unteren Larvenpol bildet. Die Trochophora von *Lopadorhynchus* gehört somit zu jenem Typus von Annelidenlarven, wo sich die Achsen des Kopffheiles und des Rumpfes unterhalb des Mundes anfangs unter einem rechten Winkel kreuzen, und wo dieser Winkel erst später allmählich bis zu 180° anwächst, wodurch endlich die normalen, topographischen Lagebeziehungen aller Theile, wie sie für die Ringelwürmer charakteristisch sind, erreicht werden.

Eine Folge der hervorgehobenen Eigenthümlichkeit ist nun der auf den ersten Blick sonderbare Umstand, dass viele Gebilde in Bezug auf die Längsachse der Larve eine transversale Lage einnehmen, während sie morphologisch, mit Berücksichtigung ihrer Lage zu gewissen Theilen des sich entwickelnden Wurmkörpers, als longitudinale Gebilde bezeichnet werden müssen. Die letztere, morphologische Bezeichnungsweise der Lagebeziehungen von Organen halte ich für die richtigere, denn der Larventypus, welchem die Trochophora von *Lopadorhynchus* angehört, hat jedenfalls die Bedeutung einer secundären Abänderung jenes meiner Ansicht nach ursprünglichen Entwicklungstypus, wo das Prosoma und Metasoma eine

gemeinsame, geradlinige Längsachse besitzen, die mit der Hauptachse der Larve zusammenfällt.

In meiner weiteren Darstellung werde ich mich an die eben ausgesprochenen Betrachtungen halten und gehe nun zur Beschreibung der hauptsächlichsten Nervenbahnen der unteren Hemisphäre über, deren Kenntnis es uns erleichtern wird, die verschiedenen, hier auftretenden, ectodermalen Anlagen in bestimmte Systeme zu ordnen.

### Die allgemeine Anordnung der unteren Nervenbahnen.

Nach KLEINENBERG'S Angaben bilden sich die bleibenden Theile des centralen Nervensystems von Kopf und Rumpf durchaus selbständig, indem sie sich aus weit von einander abliegenden Anlagen entwickeln; diesen fehlen zur Zeit ihres ersten Auftretens noch jene longitudinalen Verbindungsbahnen, die bei der ausgebildeten Form im Nervenschlundring enthalten sind. Dennoch sollen die Anlagen von Gehirn und Bauchmark schon sehr früh in leitender Verbindung stehen, die sich KLEINENBERG in folgender Weise gedacht hat. »Die Erregung, die in irgend einer Ganglienzelle der Umbrella entspringt, verläuft längs der Verbindungsfaser dieser Zelle zum Ringnerven des Prototrochs, tritt in diesen auf der ventralen Seite ein, durchzieht fast die Hälfte des Ringes bis zur dorsalen Mittellinie, springt auf die Verbindungsfaser einer der hier gelegenen Ganglienzellen über, durchsetzt den Körper dieser Zelle, verlässt ihn innerhalb des Ausläufers, der sich dem Rückenerven anschließt, zieht nach unten bis in eine der primären Ganglienzellen, durch deren Hauptfortsatz sie in die Neuralplatte hineingeleitet wird: hier angekommen erlischt sie.«

»Dieser Weg ist lang und sicherlich reich an Hindernissen«, wie KLEINENBERG selbst sagt; er hat nur eine provisorische Bedeutung und wird nachher durch eine andere Leitungsbahn ersetzt, die mit der Bildung des Nervenschlundringes auf der Bauchseite des Körpers zu Stande kommt. Die Entwicklung des letzteren soll in der Weise von Statten gehen, dass die Hirnconnective über den Ringnerven des Prototrochs hinaus nach unten vorwachsen und, in der unteren Hemisphäre angelangt, zunächst sich noch eine kurze Strecke weit vertikal fortsetzen, dann aber im rechten Winkel gegen den Rücken hin abbiegen. Diese ganzen unteren Fortsetzungen der Hirnconnective hat KLEINENBERG als Seitennerven bezeichnet. Über ihre Endigungsweise ist er nicht ins Reine gekommen, doch glaubte er,

dass die Seitennerven in der Analregion auch mit jenen Ganglienzellen in Verbindung treten, die längs der ventralen Mittellinie der Larve in zwei Längsreihen angeordnet sind. Erst später sollen dann in den Neuralplatten ein Paar Längsfaserstränge erscheinen, welche die Connective des sich entwickelnden Bauchmarks vorstellen. Nach oben vorwachsend, sollen sie den äquatorialen Ringnerven genau an der Stelle erreichen, wo die unteren Verlängerungen der Hirnconnective, d. h. also die Seitennerven, aus demselben heraustreten, und allmählich mit deren kurzen, vertikal absteigenden Theilstücken verschmelzen. So werde die Bildung des Schlundrings durch einander entgegenwachsende Elemente des Gehirns und Bauchmarks zugleich bewerkstelligt.

Alles das ist ganz richtig, nur muss ich meinerseits hinzufügen, dass ich eine ähnliche, kurze ventrale Leitungsbahn, welche die nervösen Gebilde der oberen und unteren Hemisphäre unter einander in Verbindung setzt, auch schon am larvalen Nervensystem habe constatiren können.

In dem von uns betrachteten Entwicklungsstadium stellen die unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*) nach ihrem Austritt aus dem äquatorialen Ringnerven ein Paar relativ kurzer, ziemlich kräftiger Längsstämme vor, die in vertikaler Richtung gegen die vorderen Enden der Bauchplatten absteigen. An der Stelle, wo sie den präoralen Wimperring verlassen, zweigen sich von ihnen zwei dünne Nerven (*Pnu*) ab, die sich dem Stomodäum zuwenden und, sich hier verästelnd, an die Basaltheile der Schlundsäcke herantreten. Man kann dieselben untere Schlundnerven nennen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 88). Etwas weiter abwärts kreuzen die beiden Längsstämme ein Ringsystem, in welchem nicht nur eine aus Ganglienzellen und ihren Ausläufern zusammengesetzte ringförmige Nervenbahn, wie KLEINENBERG meinte, sondern ein wirklicher, aus einer großen Anzahl fest zusammengefügter Nervenfasern bestehender, unterer Ringnerv (*rnv*) enthalten ist. An den Seiten des Larvenkörpers und am Rücken verläuft derselbe parallel mit dem Prototrochnerven; ventral von den Hirnconnectiven aber bildet seine Verlängerung ein Paar Nerven (*VDn*), die ein wenig nach unten abweichen und dicht unter der Mundöffnung einander begegnen. Hier geben sie an die Wände des Larvenösophagus eine Menge kleinerer Zweige ab und können daher als Vorderdarm- oder Stomodäalnerven bezeichnet werden. Ob sie sich ventral auch wirklich zu einem vollkommen geschlossenen Ringe vereinigen,

kann ich nicht mit Gewissheit behaupten, obgleich ich das für sehr wahrscheinlich halte (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 15 Fig. 45—47, 52; Taf. 16 Fig. 92—94).

Nach einer weiteren kurzen Strecke ihres vertikalen Verlaufes spalten sich die unteren Verlängerungen der Hirnconnective in je zwei Äste, von denen der eine Ast fast im rechten Winkel gegen den Rücken abbiegt, der andere aber sich schräg nach unten der ventralen Mittellinie zuwendet.

Die dorsalen Äste der Hirnconnective verdienen nun durchaus den Namen von Seitennerven (*h*); sie entsprechen jedoch nur den horizontalen Abschnitten derjenigen Nervenbahnen, welche von KLEINENBERG als Seitennerven bezeichnet worden sind. Diese beiden Nerven halten sich genau an die Seitenränder der Bauchplatten, denen sie sich dicht anschließen, und haben somit anfangs einen vollkommen horizontalen Verlauf; auf der Rückenseite dagegen steigen sie allmählich im Bogen nach unten herab und gelangen so schließlich in die Region des Proctodäums (Taf. 14 Fig. 39, 41—44; Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115, 116). Ein derartiger Verlauf der Seitennerven ist natürlich durch die Form und Lage der Bauchplatten (*Bp*) bedingt. Diese haben nämlich die Gestalt zweier länglichen Platten mit breiteren Vorder- und sich verjüngenden Hintereenden; ihre unteren, medianen Ränder sind fast geradlinig, während die oberen, lateralen Ränder bogenförmig geschweift sind. Auf der unteren, horizontalen Oberfläche der Trochophora gelegen, convergieren die Bauchplatten mit ihren hinteren Enden und weichen nach vorn allmählich nach beiden Seiten hin aus einander, wo sich zwischen ihnen, unmittelbar hinter dem Munde, ein besonderes Larvenorgan, das »Bauchschild« (*Bs*) mit der »Bauchdrüse« (*Bd*) in der Mitte, einschiebt.

Wie schon KLEINENBERG richtig bemerkt hat, erhalten sich die Seitennerven bei der Larve sehr lange. Etwas später, wenn die Bauchplatten breiter werden, wird dieses Nervenpaar ein wenig nach oben verschoben, so dass die beiden Nerven wenigstens mit ihren vorderen Abschnitten dem höher gelegenen Prototrochnerven bedeutend genähert erscheinen. Diese Beziehungen erfahren nun wiederum eine Abänderung, sobald der Rumpfabschnitt sich in die Länge zu strecken beginnt, und seine Hauptachse allmählich eine Längsrichtung annimmt. Dann wird es auch vollkommen klar, dass die Seitennerven, die im vorliegenden Falle anfangs als horizontale, fast ringförmige Nervenbahnen erscheinen,

morphologisch die Bedeutung eines Paares lateraler Längsstämme haben.

Der anfängliche Verlauf der Seitennerven in einer Ebene, welche die Hauptachse der Trochophora in einem rechten Winkel schneidet, muss jedenfalls als eine secundäre Erscheinung gedeutet werden, die durch die oben erörterte, allgemeine Verlagerung der meisten Theile der Rumpfanlagen bedingt ist. Eine derartige Verschiebung der lateralen Nervenbahnen aus ihrer ursprünglich longitudinalen Richtung wird nun aber ihrerseits eine ganze Reihe von Abänderungen im larvalen Nervensystem der unteren Hemisphäre verursacht haben müssen. Als Beispiel sei hier nur folgende Betrachtung eingeschaltet. Nehmen wir an, und dafür habe ich verschiedene Gründe, dass beim ursprünglichen Larventypus mit terminalem Rumpfkegel, ähnlich wie in der oberen Hemisphäre, auf den einen, beschriebenen, unteren Ringnerven noch weitere solche Ringnerven folgten. Bei den angedeuteten Verschiebungen werden sich dann die Seitennerven, indem sie aus der vertikalen in eine horizontale Lage übergingen, diesen unteren Ringnerven auf beiden Seiten des Körpers immer mehr genähert haben und mit ihnen in Berührung gekommen sein, was schließlich zu einer vollkommenen Verschmelzung der unteren Ringnerven mit den Seitennerven oder aber zu einer Substitution der ersteren durch die letzteren wenigstens in der dorsalen Hälfte des Larvenkörpers geführt haben dürfte.

Die beiden medianen Äste der nach unten verlängerten Hirnconnective sind von KLEINENBERG ganz überschen worden; und gerade diese bilden die erwähnte, kürzere, ebenfalls provisorische Verbindungsleitung zwischen den Anlagen des definitiven Kopf- und Rumpfnervensystems. Dieses Paar medianer Bauchnerven (*vn*), das sich schon bei den jüngsten, von mir untersuchten Larven vorfand, begleitet die unteren, medianen Ränder der Bauchplatten ihrer ganzen Ausdehnung nach und grenzt somit hart an jene beiden ectodermalen Längsstreifen (*gB*), aus denen die beiden Bauchmarkshälften hervorgehen (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43; Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115). Der Verlauf der Bauchnerven, die vorn ziemlich stark sind und nach hinten allmählich dünner werden, ist ebenfalls durch die Gestalt der Bauchplatten vorgezeichnet. An den unteren Enden der Hirnconnective, wo sich die beiden ventralen Längsstämme von den Seitennerven trennen, ist der Abstand zwischen ihnen ein recht bedeutender. An der Vorderseite der Larve herabsteigend, nähern sie sich einander beträchtlich und verlaufen dann an der horizontalen

Unterseite der Trochophora in relativ geringem Abstände von der ventralen Mittellinie bis zu den Hinterenden der Bauchplatten. Hier treffen die Bauchnerven mit den Seitennerven zusammen und vereinigen sich zu einem Paar kurzer, adanaler Nervenstämme (*an*), die dann hinter dem After (*A*) in die Gabeläste des unpaaren Rücken-nerven (*dn*) der unteren Hemisphäre direct übergehen (Taf. 14 Fig. 39, 44; Taf. 17 Fig. 108—110).

Mit den eben beschriebenen, larvalen Längsnerven haben die Connective des Bauchmarks (*Bc*) gar nichts zu thun, da sie später als jene und durchaus selbständig im Zusammenhange mit den sich differenzirenden Ganglienanlagen (*gB*) des bleibenden Rumpfnervensystems entstehen. Anfangs liegen die Bauchmarkconnective ziemlich nahe rechts und links von den Bauchnerven. Später aber wird der Abstand zwischen diesen beiden Paaren von Längsstämmen größer, indem die ersteren in Folge der starken Verdickung des Ectoderms im Bereiche der wulstförmigen Bauchmarkanlagen, deren innerer Grenzfläche sie anliegen, immer mehr in die Tiefe rücken. Am Vorderrande der Bauchplatten stoßen die Connective des Bauchmarks auf die Anfangsstücke der Bauchnerven und senden ihre Nervenfasern in die letzteren hinein, innerhalb welcher dieselben, nach aufwärts vorwachsend, endlich bis in die unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Sc*) vordringen (Taf. 14 Fig. 39, 41—43; Taf. 17 Fig. 111, 115). Auf diese Weise vermitteln die Bauchnerven der Larve das Zustandekommen des definitiven Nervenschlundringes, indem sie den sich entgegengestrebenden, ab- und aufsteigenden Verbindungsfasern der Nervencentren des Kopf- und Rumpfabschnittes gleichsam den Weg vorbereiten.

Die Commissuren des Bauchmarks bilden sich, wie KLEINENBERG angab, in einem ziemlich späten Larvenstadium, wenn nämlich die Bauchplatten fast bis zu gegenseitiger Berührung median zusammengerückt sind. Aber schon sehr viel früher, bei ganz jungen Larven, deren Bauchplatten bei einem ganz geringen Differenzirungszustande noch weit von einander entfernt liegen, und bei denen die Bauchmarkconnective noch gar nicht vorhanden sind, habe ich einige dünne Querbrücken constatiren können, welche die Bauchnerven der beiden Seiten unter einander verbinden. In Hinblick auf ein so frühzeitiges Auftreten dieser transversalen Verbindungen und auf den Umstand, dass ihnen eigene Neuromuskelanlagen zukommen, die ihrem Bau nach primäre Sinnesknospen vorstellen, müssen sie meiner Ansicht nach als besondere Commissuren des

larvalen Rumpfnervensystems gedeutet werden. In dem von uns betrachteten Larvenstadium habe ich ganz deutlich zwei solche Commissuren ( $cm^1$ ,  $cm^2$ ) erkennen können; es schien mir jedoch, als wäre auch noch eine dritte vorhanden (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42; Taf. 17 Fig. 100, 101, 111).

Die erste larvale Bauchnervencommissur ( $cm^1$ ) verbindet die vorderen, verdickten Abschnitte der ventralen Längsstämme und befindet sich ungefähr auf gleicher Höhe mit den Vorderrändern der Bauchplatten. Sie hat die Form eines nach hinten gerichteten Bogens und liegt an der Innenfläche des sog. Bauchschildes. Die zweite Commissur ( $cm^2$ ) ist kürzer, befindet sich in einiger Entfernung hinter der ersten und umgreift den Hinterrand der Hauptmasse des Bauchschildes. Bemerkenswerth ist dabei der Umstand, dass die zweite Commissur sich an der Innenfläche der Bauchplatten bis zu deren lateralen Rändern hin weiter fortsetzt, so dass sie hier die Bauchnerven mit den Seitennerven verbindet. Außerdem tritt diese Commissur etwas später auch noch mit den sie kreuzenden Connectiven des Bauchmarks in Verbindung (Taf. 14 Fig. 39, 42).

Da die beiden Bauchnerven aufwärts von der Stelle, wo die erste, bogenförmige Commissur mit ihren nach oben gerichteten Enden in dieselben eintritt, plötzlich bedeutend stärker werden, so ist es klar, dass sich die Commissurenfasern innerhalb der ventralen Nervenstämme gegen die unteren Enden der Hirnconnective hin fortsetzen und hier endlich mit den Anfangstheilen der Seitennerven zusammentreffen müssen. Ferner scheint auch der ventrale Abschnitt des unteren Ringnerven, d. h. die beiden, sich hinter dem Munde begegnenden Stomodäalnerven, eine solche transversale Leitungsbahn zwischen den unteren Verlängerungen der Hirnconnective, in denen die vorderen, resp. oberen Endtheile der Seiten- und Bauchnerven sich vereinigen, vorzustellen.

Somit hätten wir in der unteren Hemisphäre der Trochophora eine Reihe auf einander folgender Commissuren, welche die median-ventralen und lateralen Längsstämme des larvalen Rumpfnervensystems verbinden und zugleich die erste Verbindung dieser Nerven der Larve mit den sich bildenden, definitiven Längsstämmen, nämlich den Connectiven des Bauchmarks, so wie der letzteren unter einander herstellen. Nimmt man dabei in Betracht, dass die horizontale Lage des postoralen Abschnittes der Rumpfanlagen eine secundäre Erscheinung ist, so ist es einleuchtend, dass diese larvalen

Commissuren möglicher Weise nichts Anderes sind, als übrig gebliebene Theile einer früher hier vorhanden gewesenen Serie von Ringnerven des Rumpfes, deren dorsale Abschnitte, wie oben erörtert, verschwunden oder vielleicht in die Seitennerven aufgenommen sein mögen.

Hier sei noch hinzugefügt, dass ein Paar hinterer Commissuren die Bauch- und Seitennerven ein und derselben Seite mit einander verbindet, nicht weit von der Stelle, wo diese Längsnerven in die adanaln Nervenstämme übergehen (Taf. 14 Fig. 39; *n\**, Taf. 17 Fig. 109).

Wie sich die bisher beschriebenen, larvalen Commissuren zur später erscheinenden Metamerie des Rumpfes und zu den definitiven Bauchmarkcommissuren verhalten, habe ich nicht verfolgt. Auch kann ich über das weitere Schicksal der transversalen Verbindungen zwischen den ventralen und lateralen Längsstämmen nichts Bestimmtes angeben, da dieselben in älteren Entwicklungsstadien in Folge des immer complicirter werdenden Baues der Bauchplatten schwer zu erkennen sind.

Von den übrigen longitudinalen Nervenbälmen der unteren Hemisphäre erreicht nur noch der unpaare Rückennerv (*dn*) das Hinterende des Körpers. Dieser scharf contourirte, ziemlich starke Nervenstamm tritt aus dem Ringnerven des Prototrochs mit verbreiteter Basis oder geradezu mit zwei symmetrischen Wurzeln heraus. Der letztere Umstand scheint mir nun direct darauf hinzuweisen, dass der untere, unpaare Rückennerv dem medianen Dorsalnervenpaare (*n'*) der oberen Hemisphäre entspricht und somit wahrscheinlich aus der Verschmelzung zweier symmetrischer Längsnerven hervorgegangen ist. Zu Gunsten einer solchen Auffassung spricht auch die Spaltung des unteren, resp. hinteren Endes desselben in zwei Gabeläste, welche das Proctodäum von hinten her umgreifen und nach vorn in die beiden adanaln Nervenstämme unmittelbar übergehen. Durch die letzteren wird nun, wie wir schon oben sahen, der Rückennerv sowohl mit den Bauchnerven als auch mit den Seitennerven in leitende Verbindung gesetzt. Auf seinem Wege vom äquatorialen Ringsystem zur unteren Oberfläche der Trochophora kreuzt der dorsale Nervenstamm den unteren Ringnerven (*rn*), wobei zwischen ihnen ein Faseraustausch zu Stande kommt (Taf. 13 Fig. 37, 38; Taf. 14 Fig. 39, 44; Taf. 16 Fig. 92; Taf. 17 Fig. 109, 110).

An den Seitenflächen der unteren Hemisphäre habe ich noch zwei Paar dünne Stämmchen gefunden, welche untere Fort-

setzungen der Nerven des dritten und fünften Paares der oberen Hemisphäre vorstellen ( $n^3$ ,  $n^5$ ). Sie kreuzen ebenfalls den unteren Ringnerven, um dann weiter abwärts sich mit den Seitennerven zu vereinigen (Taf. 13 Fig. 37, 38; Taf. 14 Fig. 39, 42, 44; Taf. 15 Fig. 45, 46; Taf. 16 Fig. 88).

Diese Vereinigung mit den Seitennerven muss meiner Ansicht nach auch als eine secundäre Abänderung betrachtet werden, wofür wir den Grund in der veränderten Lage der Bauchplatten zu suchen haben. Es werden sich ursprünglich wohl alle Längsnerven der Larve bis zum hinteren Körperende erstreckt haben, ähnlich wie der Rückennerv und die Seiten- und Bauchnerven, wo sie wahrscheinlich alle durch einen adanalen Ringnerven unter einander in Verbindung standen. Als aber dann die Bauchseite der Rumpfanlage ihre ursprünglich vertikale, zur Hauptachse der Trochophora parallele Lage verließ und sich allmählich der horizontalen Querebene näherte, mussten die Seitennerven nach und nach gegen die unteren Enden der mehr dorsal verlaufenden Längsstämme hin verschoben werden. Durch eine derartige Verschiebung konnte, abgesehen von der oben angedeuteten Vereinigung mit den unteren Ringnerven, auch noch eine theilweise Verschmelzung der Seitennerven mit den übrigen Längsnerven der dorsalen Körperhälfte verursacht werden, die auf einer um so größeren Strecke aufwärts vom After erfolgen musste, je näher sich das betreffende Längsnervenpaar zur Bauchfläche befand. Thatsächlich finden wir nun auch dem entsprechend die Lage der Vereinigungspunkte der Nerven des dritten und fünften Paares mit den Seitennerven. Das letztere Paar hätte somit bei der *Lopadorhynchus*-Larve eine sehr complicirte, morphologische Bedeutung. Endlich lässt sich, wie ich glaube, auch die Unpaarheit des Rückennerven auf die allgemeine Verringerung der ganzen dorsalen Oberfläche der unteren Hemisphäre zurückführen, welche durch die veränderte Lage der Hauptachse des postoralen Rumpfabschnittes verursacht worden sein muss. Wie wir sehen, sind ja auch die Seiten- und Bauchnerven in ihren Endtheilen mit einander verschmolzen und bilden so die beiden kurzen, adanalen Stämme; ihrer weiteren Vereinigung aber standen gewiss die zwischen ihnen eingeschalteten Bauchplatten entgegen.

Ob sich die oberen Nerven des vierten und sechsten Paares ( $n^4$ ,  $n^6$ ) ebenfalls auf die untere Hemisphäre fortsetzen, kann ich nicht sicher sagen, obgleich ich einige Andeutungen davon an meinen Präparaten gesehen habe (z. B. Taf. 15 Fig. 49).

### Der untere Theil des äquatorialen Ringsystems.

In der dem Prototroch von unten anliegenden Ectodermzone beschrieb KLEINENBERG drei Gruppen »automatischer« Zellen und vier riesige »Reflexzellen«, aus denen sich seiner Meinung nach ein vielleicht nur median ventral nicht vollkommen geschlossener Nervenring zusammensetzt. Hierher zog KLEINENBERG auch die einzigen, von ihm aufgefundenen zwei Paar Neuromuskelanlagen, die, wie er glaubte, das ganze Zellmaterial zur Bildung der gesammten Larvenmuskulatur liefern.

Die »reflectorischen«, multipolaren Nervenzellen ( $uNx_d$ ,  $uNx_r$ ) gehören nun thatsächlich einem besonderen Ringsystem an, indem sie dem unteren Ringnerven ( $rnu$ ) anliegen (Taf. 13 Fig. 38); dagegen stehen die dorsale und die beiden lateralen Gruppen der »automatischen«, d. h. unipolaren Nervenzellen ( $nx_d$ ,  $nx_r$ ) zum Ringnerven des Prototrochs ( $Rn$ ) in directer Beziehung, wie bereits KLEINENBERG durch unmittelbare Beobachtung an Isolationspräparaten nachgewiesen hat. Als Bestandtheile des äquatorialen Ringsystems erweisen sich auch die von meinem Vorgänger entdeckten, subtrochealen Neuromuskelanlagen. Von ihnen befindet sich das eine Paar ( $Unml$ ) an beiden Seiten des Körpers, nach außen von den Nerven des dritten Paares ( $n^3$ ), das andere Paar ( $Unmv$ ) an den unteren Verlängerungen der Hirnconnective ( $Sc$ ). Außerdem fand ich hier noch ein Paar ähnlicher, nur weniger stark entwickelter, rechts und links von der ventralen Medianlinie gelegener Gebilde ( $uPnm$ ), eine Anzahl kleiner Muskelanlagen und einige kleinere, zerstreute Nervenzellen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40—41).

### Die unteren, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs.

KLEINENBERG war der Ansicht, dass dieses Anlagenpaar »vielleicht die letzten Reste eines früher reichlich producirenden Bildungsherdes« vorstelle, da es, wie er meinte, »seine Thätigkeit allein auf die Hervorbringung von Muskelzellen beschränkte«. Hiernit bin ich nicht einverstanden. Ich finde im Gegentheil, dass die lateralen, subtrochealen Neuromuskelanlagen durchaus typisch und dabei außerordentlich stark entwickelt sind, und dass in ihnen alle drei Arten von Elementen, nämlich außer den in Bildung begriffenen Myoblasten

auch Sinnes- und Nervenzellen, gerade sehr deutlich hervortreten. Ferner habe ich bemerkt, dass das bezeichnete Anlagenpaar seine volle Ausbildung früher erlangt, als die an den Hirnconnectiven gelegenen Neuromuskelanlagen, und gar nicht so bald verschwindet, wie das KLEINENBERG behauptete.

Ihrer Lage nach entsprechen die in Rede stehenden Gebilde (*Unml*) den oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs vollkommen. Ähnlich wie die letzteren dem oberen Rande, so lehnen sich die ersteren dem Unterrande des präoralen Wimperkranzes dicht an und befinden sich mit ihnen auf den gleichen Meridianen, längs welchen die Nerven des dritten Paares ( $n^3$ ) und das entsprechende, primäre Längsmuskelpaar (3) verlaufen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 42).

Auch ist der Bau der unteren, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs im Allgemeinen derselbe, wie ihn die entsprechenden, oberen Anlagen in jüngeren Larvenstadien zeigen; doch ist er in mancher Hinsicht deutlicher ausgeprägt, da das untere Anlagenpaar viel länger in Thätigkeit bleibt und eine bedeutend stärkere Ausbildung erreicht, in Folge dessen sich auch die einzelnen Bestandtheile besser differenziren. So sind hier (*Unml*) besonders deutlich die zu einem Achsenbündel vereinigten, hellkernigen Sinneszellen ( $s_x$ ) erkennbar, die mit ihren dünnen, peripheren Enden in einem Grübchen an der Körperoberfläche zusammentreten und ihre inneren, fadenförmigen Fortsätze schräg nach oben gegen den Prototrochnerv (*Rn*) aussenden. Im gegebenen Falle scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass wir es hier mit einem Paar larvaler Sinnesorgane zu thun haben, die nach dem Typus der Sinnesknospen gebaut sind. Um das Achsenbündel herum finden wir im Ectoderm eine reichliche Menge junger Myoblasten ( $m_x$ ), und auf diese folgen unipolare, meist birnförmige Nervenzellen ( $n_x$ ), deren Fortsätze auch in den Äquatorialnerv eintreten. Die Nervenzellen sind hier von mittlerer Größe, doch trifft man bei älteren Larven die eine oder die andere noch größere Zelle an, und solche Elemente zeichnen sich dann gewöhnlich durch eine besondere Kernstructur aus: man sieht da im blassen Vollkerne von einem großen, central gelegenen Nucleolus gegen die Kernmembran radiäre Linienfasern ausstrahlen, die mit kleinen, schwach tingirten Chromatinkörnchen besetzt sind (Taf. 15 Fig. 45—48; Taf. 16 Fig. 88, 89).

Die Myoblasten, welche aus den beschriebenen Neuromuskelanlagen hervorgehen, werden zum Theil zu Elementen des Proto-

trochmuskels (*Rmx*), wobei sie die oben angegebene, charakteristische Umwandlung erfahren. Ein anderer Theil derselben schließt sich den beiden hier vorbeiziehenden Längsmuskelsträngen (3) der Larve an.

### Die äquatorialen Neuromuskelanlagen der Hirn-connective.

Dem zweiten, mehr ventral gelegenen Paare der von ihm aufgefundenen Neuromuskelanlagen schrieb KLEINENBERG eine weit größere Bedeutung zu. Seiner Meinung nach nimmt hier nicht bloß der größte Theil der Larvenmuskulatur seinen Ursprung, sondern es sollen die in diesen Anlagen auftretenden, nervösen Elemente einen besonderen Entwicklungsgrad erlangen und als provisorisches Bindeglied bei der Bildung des Nervenschlundringes eine sehr wichtige Rolle spielen. Im Bereich des ventralen Anlagenpaares fand KLEINENBERG beide Formen von larvalen Nervenzellen: im oberen Theile, näher zum Wimperringe, »automatische«, nach unten vom Achsentheile, den er für den eigentlichen Muskelbildungs-herd hielt, »reflectorische« Zellen.

Die Lage des zweiten Paares der subtrochalen Neuromuskelanlagen (*Umv*) hat KLEINENBERG vollkommen richtig beschrieben (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 41). Ihr Achsentheil schließt sich dem Ringnerven des Prototrochs (*Rn*) an der ventralen Seite der Hirn-connective (*Sc*) an. In dessen Umgebung befindet sich nun thatsächlich eine größere Anzahl von Nervenzellen, als man sonst bei dieser Art von Larvenorganen antrifft; allein ein gewisser Theil dieser Zellen gehört meiner Beobachtung nach einem anderen, weniger ausgebildeten und von KLEINENBERG unbemerkt gebliebenen Anlagenpaare an (*umv*), welches etwas weiter abwärts gelegen ist und dem System des unteren Ringnerven (*rnv*) angehört. Zum letzteren müssen auch die bipolaren und multipolaren Nervenzellen gerechnet werden, die wir unmittelbar nach unten von den in Rede stehenden, äquatorialen Neuromuskelanlagen vorfinden.

Alle diesem Anlagenpaar zukommenden Nervenzellen haben sich als unipolare Elemente erwiesen. Ihr scharf umschriebener, gewöhnlich runder Plasmakörper enthält einen gleichfalls runden Zellkern, in welchem die dunklen Chromatinkörperchen in regelmäßig gleichem Abstände um den centralen Nucleolus einschichtig angeordnet sind. Übrigens kommen hier, besonders bei nicht ganz jungen Larven,

auch recht große, birnförmige Elemente ( $nx$ ) vor, in deren feinkörnigem Protoplasma man deutliche NISSL'sche Körper wahrnehmen kann. Die Richtung der Nervenfortsätze aller dieser Zellen ist eine derartige, dass es schwer zu entscheiden ist, ob sie in die Hirnconnective oder direct in den äquatorialen Ringnerven eindringen. Dasselbe muss auch von den Fortsätzen der Sinneszellen des Achsen-theils gesagt werden, der hier sehr stark entwickelt ist. Somit documentiren sich diese Anlagen ohne Zweifel auch als larvale Sinnesorgane (*Ummv*, Taf. 16 Fig. 88—90).

Die in ihnen entstehenden Myoblasten ( $mx$ ), deren hier recht viele producirt werden, bilden sich nun nicht, wie KLEINENBERG glaubte, aus den Zellen des für einen »Propf undifferenzirten Gewebes« gehaltenen Achsenbündels, sondern aus dünnen, dunkelkernigen Ectodermzellen, welche den centralen, percipirenden Theil des Organs dicht umgeben. Auch ist die Bestimmung dieser Muskelemente bei Weitem keine so umfangreiche, wie das mein Vorgänger glaubte: sie betheiligen sich bloß am Aufbau des Prototrochmuskels (*Rm*), ferner des Längsmuskel-paares (2), welches den Hirnconnectiven von innen anliegt, und schließen sich außerdem, theilweise wenigstens, jenem Zellmaterial (*Pmu*) an, das sich um die Schlundanlagen herum ansammelt und später einen Theil der Schlundmuskulatur liefert.

#### Die unteren, pharyngealen Neuromuskelanlagen.

Das dritte Paar der unteren, äquatorialen Neuromuskelanlagen (*uPmm*) befindet sich ganz auf der Bauchseite der Larve, in nächster Nähe der Medianlinie und des unpaaren Bauchmuskels (1), der hier, im Ectoderm eingebettet, nach außen vom Prototrochnerven (*Rn*) verläuft. Zu diesem Nerven stehen die besagten Anlagen in direkter Beziehung; doch treten an dieselben noch außerdem obere Zweig-äste der unteren Pharyngealnerven (*Pnu*) heran (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 40).

Die Structur dieses medianen Anlagenpaares ist bedeutend einfacher. Um ein dünnes Bündel hellkerniger Zellen ( $sx$ ) herum, die vermuthlich auch die Bedeutung von Sinneselementen haben, gruppiren sich einzelne, kleinere, birnförmige Nervenzellen ( $nx$ ) und einige junge Myoblasten. Aus einem Theil der letzteren setzt sich ein dünnes Querband zusammen, welches dicht über dem Stomodäum zwischen den beiden sackförmigen Schlundanlagen ausgespannt ist. Die übrigen Muskelzellen begeben sich in die Außenschicht der in

Entwicklung begriffenen Muskulatur des Pharynx (*uP<sub>im</sub>*, Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 91). Vielleicht schließt sich noch die eine oder die andere Zelle dem Muskelringe des Prototrochs an, doch kann ich dieses nicht mit Sicherheit behaupten.

#### Die unteren Gruppen der äquatorialen Nervenzellen.

Die größeren Nervenzellen, welche am unteren Rande des präoralen Wimperkranzes vorkommen, sind, wie schon erwähnt, in drei Gruppen, zwei laterale und eine dorsale, angeordnet.

Die beiden lateralen Gruppen (*nxr*) befinden sich in der ventralen Körperhälfte und nehmen den Zwischenraum zwischen den Hirnconnectiven und den unteren, seitlichen Neuromuskelanlagen dieses Ringsystems ein. Meiner Beobachtung nach ist somit ihre Lage etwas anders, als es KLEINENBERG dargestellt hat, nach dessen Angaben die betreffenden Elemente ganz auf der Bauchseite an den Hirnconnectiven gelegen sein sollen. Wahrscheinlich hat KLEINENBERG diesen Zellgruppen Nervenzellen zugerechnet, die zwar den ersteren sehr ähnlich sind, thatsächlich aber dem zweiten Paare der subtrochalen Neuromuskelanlagen angehören. Die Zahl der einzelnen Zellen beträgt auf jeder Seite etwa fünf oder sechs (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 16 Fig. 88, 89).

Die gleiche Anzahl von Nervenzellen habe ich in der dorsalen Gruppe (*nx<sub>d</sub>*) vorgefunden, durch welche der mediane Rückennerv (*dn*) der unteren Hemisphäre mitten hindurchgeht. In Folge dessen erscheinen die Zellen mehr oder weniger deutlich symmetrisch gruppiert, worauf auch schon KLEINENBERG hingewiesen hat (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 92, 95, 99).

Alle diese Nervenzellen sind unipolar. Für sie hat KLEINENBERG mit Hilfe des Macerationsverfahrens nachgewiesen, dass ihre Fortsätze in den Ringnerven des Prototrochs eindringen und sich da in je zwei horizontale, in entgegengesetzter Richtung aus einander weichende Äste theilen. Das Eindringen der Nervenfortsätze in den Äquatorialnerv habe ich auch oft genug beobachtet; was aber weiter mit ihnen geschieht, kann ich nicht sagen, da ich sie nicht an Isolationspräparaten untersucht habe. Meinerseits hätte ich nur hinzuzufügen, dass die Zellfortsätze aus den lateralen Gruppen mir größtentheils gegen die Hirnconnective gerichtet zu sein schienen. Die Zellen aller drei Gruppen sind von mittlerer Größe oder noch etwas größer und haben einen runden Plasmakörper, der sich von

der umgebenden Ectodermsehicht sehr scharf abhebt. Wenn sie quer durchschnitten sind, so erscheint ihr Protoplasma als schmaler, heller Ring, der den vollkommen runden Kern umgiebt, in welchem die charakteristische Anordnung der Chromatinkörperchen in einem Kreise um den Nucleolus deutlich hervortritt.

Die beschriebenen Nervenzellen stehen zum folgenden Ringssysteme in keiner directen Beziehung, obschon der untere Ringnerv auf der Rückenseite am abgerundeten Theile der dorsalen Zellen ganz dicht vorbeizieht (Taf. 16 Fig. 92). Eben so wenig habe ich irgend welche unmittelbaren Beziehungen dieser Elemente zu den benachbarten Neuromuskelanlagen erkennen können.

#### Die einzeln vertheilten Nervenzellen und kleinen Muskelanlagen.

Am Unterrande des Prototrochs findet man noch eine gewisse Anzahl kleinerer Nervenzellen, die nicht zu den eben beschriebenen drei Gruppen gehören, sondern ohne bestimmte Anordnung an der Peripherie zerstreut sind (Taf. 13 Fig. 37). Ihre Umrisse sind nicht besonders deutlich; sie scheinen bald nur einen, bald zwei entgegengesetzte Fortsätze zu haben und auch mit dem Äquatorialnerven in Verbindung zu stehen.

Möglicher Weise haben diese kleinen Nervenzellen irgend einen Bezug zu den Myoblasten, die hier im ganzen Umkreise an verschiedenen Stellen, jedoch unabhängig von den drei Paar größeren Neuromuskelanlagen, entstehen. Ganz ähnlich, wie wir das am oberen Rande des Wimperkranzes sahen, treten auch an dessen Unterrande Muskelzellen einzeln oder zu mehreren aus dem Ectoderm nach innen heraus. Diese Bildungsstellen repräsentiren eine Reihe sehr reducirter, kleiner Muskelanlagen, welche hauptsächlich da gelegen sind, wo sich in der primären Leibeshöhle die larvalen Längsmuskelstränge (4—6) befinden. Den letzteren schließt sich auch die Mehrzahl der auf diese Weise gebildeten Muskelzellen an. Außerdem aber schien es mir, dass hier noch einige Elemente des äquatorialen Muskelringes ihren Ursprung nehmen (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 43).

Auf der Rückenseite der Trochophora, im Bereiche der oberen Enden des dorsalen Muskelpaares der unteren Hemisphäre (7), verlassen die Myoblasten das Ectoderm zu beiden Seiten des unpaaren Rückennerven (*dn*), also zwischen den Nervenzellen der medianen

Gruppe (*n<sub>2</sub>d*). Zusammen mit diesen Elementen, die ja eine deutliche Neigung zu symmetrischer Anordnung zeigen, stellen die noch im Ectoderm befindlichen, jungen Muskelzellen gewissermaßen ein dorsales Paar rudimentärer Neuromuskelanlagen vor, jedoch ohne Sinneszellen, welche früher vielleicht auch in diesen Anlagen vorhanden gewesen sein dürften (Taf. 13 Fig. 37; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 92, 95, 99).

### Das System des unteren Nervenringes.

Als Grundlage dieses Systems erscheint der untere Ringnerv (*rmu*), der möglicher Weise nur unterhalb der Mundöffnung, wo seinen ventralen Abschnitt die beiden, sich in der Mitte begegnenden Stomodäalnerven (*VDn*) repräsentieren, nicht vollständig geschlossen ist. Außer den vier riesigen, unteren, multipolaren Nervenzellen (*uN<sub>2</sub>v*, *uN<sub>2</sub>d*), die bereits KLEINENBERG bekannt waren, gehören hierher noch andere Zellen von verschiedener Größe, von denen die größten sich in zwei laterale Gruppen (*uN<sub>2</sub>l*) um die unteren Verlängerungen der Längsnerven des dritten Paares (*n<sup>3</sup>*) ansammeln. Außerdem befinden sich hier zwei Paar Neuromuskelanlagen, das eine auf der Bauchseite (*vmm*), das andere auf der Rückenseite (*dmm*) der Larve, und ferner wiederum, im ganzen Umkreise vertheilt, eine Reihe kleiner, ectodermaler Muskelbildungs-herde (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44).

### Die stomodäalen Neuromuskelanlagen.

Da die beiden ventralen, medianen Neuromuskelanlagen (*vmmv*) rechts und links vom Munde den seitlichen Wänden des Larven-ösophagus (*VD*) dicht anliegen und gleichzeitig mit dem ventralen Abschnitt der Ringbahn, d. h. mit den Vorderdarmnerven (*VDn*), in Verbindung stehen, so bezeichne ich dieselben als stomodäale.

Diese Anlagen scheinen ihrem Bau nach auch als provisorische Sinnesorgane zu functioniren. Ihr axiales Bündel von Sinneszellen tritt sehr schön hervor und ist von einigen birnförmigen Nervenzellen umgeben. Hier bilden sich Myoblasten, die sich an den Vorderdarm anlehnen und später der Muskulatur des Mundes den Ursprung geben. Ferner werden einige Muskelzellen nach oben an den Schließmuskel des Mundes abgegeben, der aus den Gabelästen des oberen, medianen Längsstranges (1) besteht, während andere

derartige Elemente sich dem benachbarten Muskelpaare (2) anschließen, das die Hirnconnective begleitet (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 89, 90, 96).

#### Die unteren, dorsalen Neuromuskelanlagen.

Seiner Lage nach entspricht dieses dorsale Anlagenpaar (*dnn*) den sog. rudimentären Rückenantennen der oberen Hemisphäre, indem es sich im Bereiche derselben Meridiane befindet. Auch liefern die beiden mit einander verglichenen Paare von Neuromuskelanlagen Myoblasten für dieselben Längsmuskeln (7), nämlich für die beiden medianen, dorsalen Stränge der unteren Halbkugel.

Nimmt man nun in Betracht, dass von den »Rückenantennen« her zwei Längsnerven herabsteigen, und dass Fortsätze der Sinnes- und Nervenzellen des unteren, dorsalen Anlagenpaares unter Vermittlung des unteren Ringnerven (*rnv*) oder auch direct in den unpaaren Rückennerven (*dn*) eindringen, so erscheint das Vorhandensein dieses Paares von Neuromuskelanlagen als ein weiteres Argument dafür, dass der mediane Dorsalnerv der unteren Hemisphäre wahrscheinlich aus der Vereinigung zweier, ursprünglich symmetrischer Längsstämme hervorgegangen ist.

Das Achsenbündel der in Rede stehenden Anlagen ist im Allgemeinen relativ wenig differenzirt, so dass es manchmal schwer fällt, die betreffenden Sinneszellen hier zu erkennen. Es sei noch bemerkt, dass diese beiden Neuromuskelanlagen innen stark nach oben geneigt sind, und dass in eben derselben Richtung auch die jungen Muskelzellen aus ihnen heraustreten, während die peripheren Enden der centralen Elemente die Körperoberfläche etwas unterhalb des Ringnerven erreichen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 15 Fig. 52; Taf. 16 Fig. 95, 97, 99).

#### Die Nervenzellen und kleinen Neuromuskelanlagen des unteren Ringnerven.

Vor Allem fallen hier die vier von KLEINENBERG beschriebenen »Reflexzellen«, welche zu je einem Paare in der dorsalen und ventralen Körperhälfte gelegen sind, durch ihre Größe in die Augen. Bezüglich des letzteren Paares gab KLEINENBERG an, dass es sich

seitlich von den lateralen Gruppen der »automatischen Zellen« des Prototrochnerven befinde.

Diese vier riesigen, multipolaren Nervenzellen ( $uN_xv$ ,  $uN_xd$ ), die mein Vorgänger schon bei der jüngsten Larve gesehen hat, sind den entsprechenden Elementen des zweiten, oberen Ring-systems sehr ähnlich, jedoch gewöhnlich bloß etwas kleiner. Meiner Beobachtung nach liegen sie tiefer nach unten als die drei Gruppen unipolarer Zellen des vorhergehenden Ringsystems und schließen sich dem unteren Ringnerven ( $rmu$ ) von außen her an. Dabei sind die Zellen mit ihrem großen, dunklen Plasmakörper zum Theil in die Fasermasse dieses Nerven eingesenkt, in welcher auch ihre starken, in entgegengesetzter Richtung vom Zellkörper abgehenden, horizontalen Fortsätze verlaufen.

Von den übrigen Ausläufern der vier multipolaren Zellen, vermittels welcher nach KLEINENBERG's Vermuthung eine Verbindung mit dem Äquatorialnerven und vielleicht auch mit den »automatischen« Nervenzellen hergestellt werde, habe ich mit Sicherheit nur noch je einen unteren Fortsatz der beiden ventralen Zellen ( $uN_xv$ ) verfolgen können. Er steigt in den Hirnconnectiven bis zu der Stelle herab, wo sich diese in die Bauch- und Seitennerven spalten. Dennoch halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die besagten Zellen auch nach oben gerichtete Fortsätze besitzen, die innerhalb eben derselben Längsstämme den Prototrochnerven erreichen. Dafür spricht auch die Lage dieser Elemente, welche ich etwas anders finde, als sie KLEINENBERG bezeichnete: ich habe dieselben stets etwas mehr ventral genau an der Stelle gesehen, wo der untere Ringnerv ( $rmu$ ) die Hirnconnective ( $Sc$ ) kreuzt, und wo aus den letzteren seine medianen Verlängerungen, d. h. die beiden Stomodäalnerven ( $VDn$ ), heraustreten (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40; Taf. 16 Fig. 93).

Die Lage der beiden dorsalen Zellen ( $uN_xd$ ) hat KLEINENBERG zutreffend geschildert. Sie liegen auf der Rückenseite der Trochophora, in recht bedeutendem Abstände von der Mittellinie und von den dorsalen Neuromuskelanlagen ( $dnm$ ). An ihrer Innenseite durchsetzen die Verlängerungen der Nerven des fünften Paares ( $n^5$ ) den unteren Nervenring. Dieser Umstand spricht wiederum zu Gunsten der Vermuthung KLEINENBERG's, dass auch das dorsale Paar »Reflexzellen« außer ihren horizontalen Fortsätzen noch vertikale Ausläufer besitzen und durch dieselben mit dem Ringnerven des Prototrochs in Verbindung stehen könnte. Meinerseits möchte ich

noch hinzufügen, dass mir auch das Vorhandensein unterer, in den Nerven des fünften Paares zu den Seitennerven herabsteigender Fortsätze sehr wahrscheinlich erscheint. Die Zellen liegen eben genau an denselben Meridianen, wie die bezeichneten Längsnerven, innerhalb welcher ihre vertikalen Ausläufer die Systeme sowohl höher als auch tiefer gelegener, horizontal verlaufender Nervenbahnen erreichen könnten (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 44; Taf. 16 Fig. 94).

Abgesehen von den eben beschriebenen Elementen ist das untere Ringsystem noch mit einer recht ansehnlichen Anzahl anderer Nervenzellen ( $n^2$ ) versehen. Dieselben sind ebenfalls vorwiegend bipolar und mit gegenständigen, horizontalen Fortsätzen, die sich den Fasern des unteren Ringnerven beigesellen, ausgestattet. Dem letzteren liegen diese Zellen entweder von oben oder von unten, sowie auch von außen her an verschiedenen Stellen des Umkreises an. Sie kommen hier sowohl vereinzelt, als auch in kleine Gruppen vereinigt vor und halten sich dabei besonders an die absteigenden Längsnerven und die larven Längsmuskelstränge. Hiernach ist die Annahme zulässig, dass manche dieser Zellen auch noch vertikale Fortsätze besitzen dürften.

Die Größe der in Rede stehenden Elemente ist verschieden. So kann man z. B. in der Nachbarschaft der ventralen, multipolaren Zellen ( $n^2v$ ) stets einige größere Nervenzellen vorfinden. Ganz besonders aber treten in Folge ihrer Dimensionen diejenigen Nervenzellen hervor, welche um die Längsnerven des dritten Paares ( $n^3$ ) angesammelt sind und hier zwei laterale Gruppen ( $n^3l$ ) bilden. Die größten von ihnen liegen dem unteren Ringnerven oben an, so dass gerade über diesen Zellen sich die unteren, lateralen Neuromuskelanlagen ( $Uuml$ ) befinden, zu denen sie vielleicht durch aufsteigende Fortsätze in engeren Beziehungen stehen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 40—44; Taf. 16 Fig. 90, 93, 94).

Im Bereiche des ganzen unteren Ringsystems entsteht eine ziemlich bedeutende Menge junger Muskelzellen. Dort, wo keine größeren Anlagen vorhanden sind, entwickeln sich dieselben einfach im Ectoderm, neben und zwischen den zahlreichen Nervenzellen des unteren Ringnerven, so dass auch in diesem Systeme eine ganze Reihe kleiner Neuromuskelanlagen zu beobachten sind, die eines axialen Bündels von Sinneszellen entbehren.

Die Muskelzellen werden an die verschiedenen Längsmuskeln abgegeben, wesshalb die letzteren auch hier, auf der Höhe des

unteren Nervenringes, am Ectoderm befestigt erscheinen. Ferner bildet sich aus einem Theile der hier entstehenden Myoblasten ein deutlich unterscheidbarer, unterer Muskelring (*um*), der den entsprechenden Ringnerv begleitet. Derselbe ist, wie der letztere, vielleicht ebenfalls bloß in der ventralen Medianebene, unterhalb der Mundöffnung, unterbrochen. Schließlich wäre noch zu erwähnen, dass an dieser Stelle, wie auch in den übrigen Systemen, eine gewisse Anzahl von Myoblasten zu keinen concreten Muskeln zusammentreten, sondern sich an der Innenseite des Ectoderms vertheilen und einer lockeren, diffusen Schicht subdermaler Ringmuskelfasern den Ursprung geben.

### Das System der Seitennerven.

Bei der obigen, cursorischen Übersicht der Nervenbahnen der unteren Hemisphäre habe ich die allgemeineren secundären Umwandlungen angedeutet, in Folge deren bei der Larve von *Lopadorhynchus* die Seitennerven anfangs einen horizontalen Verlauf haben und erst später zu wirklichen Längsstämmen werden, welche Bedeutung ihnen morphologisch, d. h. in Hinblick auf ihre Lagebeziehungen zum postoralen Theile des sich entwickelnden Rumpfes, eigentlich während der ganzen Zeit ihres Bestehens, zukommt. Andererseits habe ich darauf hingewiesen, dass in den Lateralnerven möglicher Weise Theile von verloren gegangenen Ringleitungsbahnen enthalten sein könnten. In Anbetracht der Möglichkeit einer derartig zwiefachen, morphologischen Natur bietet uns das System dieser Nerven ein besonderes Interesse, und das um so mehr, als die zu demselben gehörigen Neuromuskelanlagen ebenfalls einen ähnlichen, zwiefachen Charakter beurkunden, wodurch die eben erwähnte Vermuthung noch an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Von den hierher gehörigen Neuromuskelanlagen begleitet ein Theil (*lmm*) die beiden Seitennerven (*ln*) ihrer ganzen Ausdehnung nach und lehnt sich ihnen von unten her an. Dieht an einander gefügt, bilden dieselben auf jeder Seite des Körpers eine ununterbrochene Reihe von Anlagen längs den Seitenrändern der Bauchplatten (*Bp*) und stellen topographisch Bestandtheile der letzteren vor. Außerdem aber ist hier noch ein Paar anderer Neuromuskelanlagen (*lmo*) von gewöhnlichem Typus vorhanden, und diese schließen sich den lateralen Nervenstämmen von oben her an (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

## Die oberen Neuromuskelanlagen der Seitennerven.

In etwas jüngeren Larvenstadien, als das von uns betrachtete, ist an der oberen Seite der Lateralnerven (*ln*) ein Paar kleiner Neuromuskelanlagen (*Inno*) zu erkennen, welches in dem Zwischenraume zwischen den unteren Enden der Hirnconnective (*Sc*) und den unteren Verlängerungen der Nerven des dritten Paares (*n*<sup>3</sup>) gelegen ist; somit befindet es sich ungefähr auf gleichem Niveau mit der ersten Commissur (*cm*<sup>1</sup>) des larvalen Rumpfnervensystems (Taf. 14 Fig. 39, 42).

Zu den Bestandtheilen dieser Anlagen gehören je zwei oder drei kleinere, birnförmige Nervenzellen an der Oberseite eines spindelförmigen Bündels von axialen Elementen. Unter den letzteren sind keine deutlich differenzirten Sinneszellen zu unterscheiden; dennoch reicht ein Theil der Achsenzellen, deren Zahl hier überhaupt nur eine sehr beschränkte ist, bis dicht an die äußere Körperoberfläche, und außerdem schien es mir, als wenn die Innenfortsätze einiger dieser Zellen in die Seitennerven eindringen. Der Achsentheil der beiden Anlagen ist schräg nach unten gegen die Bauchplatten (*Bp*) gerichtet, so dass die hier entstehenden Muskelzellen (*mx*) auf die Innenfläche der letzteren gelangen (Taf. 17 Fig. 102). Ein anderer Theil solcher Zellen schließt sich dagegen, wenn ich nicht irre, den longitudinalen Muskelsträngen des ersten oder zweiten Paares (2 oder 3) an, die sich hier in nächster Nachbarschaft mit ihren unteren Wurzeln an die Seitenränder der Bauchplatten anheften. Die eben betrachteten Anlagen differenziren sich überhaupt äußerst wenig und verschwinden bald vollständig.

Das Vorhandensein solcher, wenn auch nur rudimentärer Neuromuskelanlagen an der oberen Seite der Lateralnerven scheint mir von besonderer Bedeutung zu sein. Wie wir sahen, befinden sich diese Gebilde in der Nähe der unteren Enden der Hirnconnective, etwa dort, wo die Seiten- und Bauchnerven aus einander weichen, und wo zugleich auch Fasern der ersten larvalen Quercommissur herantreten. Außerdem aber habe ich bereits angedeutet, dass die Seitennerven noch eine Reihe ihnen von unten anliegender Neuromuskelanlagen besitzen, welche die lateralen Randpartien der Bauchplatten bilden. Indem ich die letztgenannten Anlagen als specifisch den lateralen Längsstämmen zukommende Gebilde auffasse, komme ich zu dem Schlusse, dass das obere Paar Neuromuskelanlagen der Seitennerven ursprünglich wahrschein-

lich gar nicht diesen larvalen Nervenbahnen, sondern einem besonderen, unteren Ringnerven angehörte, von welchem bloß der ventrale Abschnitt sich in Gestalt einer Quereommissur des larvalen Rumpfnervensystems erhalten hat.

Der vermuthete Ringnerv wäre also der zweite in einer Serie von unteren Nervenringen gewesen. Als sich nun dessen partielle Verschmelzung mit den sich ihm von unten her annähernden Seitennerven nach Vollendung von deren allmählichem Übergange aus ihrer ursprünglich vertikalen in die horizontale Lage vollzog, gelangte ein Paar der diesem zweiten, unteren Ringnerven angehörigen Neuromuskelanlagen, und zwar das laterale Paar, in directe Beziehung zu den Seitennerven, denen es sich eben von oben her anschließen musste. Ein anderes, ventrales Paar solcher Anlagen (*cnm*<sup>1</sup>) finden wir an dem übrig gebliebenen Abschnitt des hypothetischen Ringnerven, welcher die erste Quereommissur repräsentirt; wir werden es weiter unten näher in Augenschein nehmen.

Die lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Den ganzen Seitenrändern der Bauchplatten (*Bp*) entlang befinden sich zwei Reihen birnförmiger Nervenzellen, deren Fortsätze in die Lateralnerven (*ln*) eindringen. Diese Zellen, die im Allgemeinen eine mittlere Größe haben, sind vorn am größten und hier sehr oft zu je zwei über einander angeordnet; nach hinten werden sie allmählich kleiner und sind dann schließlich schwerer von den Elementen des umgebenden Ectoderms zu unterscheiden (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Wie bereits erwähnt, müssen die lateralen Randelemente der Bauchplatten, welche jederseits eine Reihe allem Anscheine nach gesonderter, aber bloß dicht an einander gereihter Anlagen (*lmm*) vorstellen, ebenfalls dem System der Seitennerven zugezählt werden. Obgleich diese Gebilde dem übrigen Theile der Bauchplatten dicht anliegen, so sind sie dennoch derart durch den histologischen Charakter ihrer Elemente unterschieden, dass sie in ihrer Gesamtheit sowohl an Totopräparaten, als auch an Horizontalschnitten als ein Paar schmaler, dunkler, bogenförmiger, scharf abgegrenzter Zellstreifen sofort deutlich erkennbar sind.

In dem von uns betrachteten Stadium sind die sog. Muskelplatten KLEINENBERG's, d. h. die Mesodermstreifen (*M*), ihrer ganzen

Länge nach von der Außenschicht der Bauchplatten gesondert und haben sich bereits in zwei Reihen solider Somite gegliedert; nur mit ihren äußersten, hinteren Enden (*MP*) stehen sie noch mit dem Ectoderm in unmittelbarer Verbindung. Auf Frontalschnitten, welche die untere, horizontale Leibeswand der Trochophora und somit auch die Bauchplatten quer durchschneiden, erscheint im Bereich der letzteren das Ectoderm bedeutend verdickt, so dass es hier zwei breite, nach innen vorgewölbte Längswülste bildet. In der Mitte dieser beiden, longitudinalen Verdickungen senkt sich die Körperoberfläche jederseits in Form einer seichten Längsrinne ein, in welcher die dünnen, peripheren Enden aller hierher gehöriger Ectoderm-elemente in radiärer Anordnung zusammentreten. Alle Zellen sind hier dünn und in die Länge gestreckt; die längsten von ihnen befinden sich gerade über der Rinne und nehmen somit die Mittellinie der Ectodermwülste ein, während nach beiden Seiten hin die Elemente allmählich kürzer werden. Im mittleren Abschnitt der Bauchplatten, wo das Gewebe im Allgemeinen heller erscheint, haben sich die Zellen bereits in bestimmte Längsstreifen oder Gruppen angeordnet, welche den Anlagen des Bauchmarks (*gB*), den Borstensäcken (*bo*) und den hämalen Parapodialeirren (*he*) entsprechen. Die neuralen Cirrenanlagen differenzieren sich erst später. Die äußersten Bauchplattenelemente, die sich auf beiden Seiten des Körpers dicht über, resp. nach außen von den hämalen Cirrenanlagen befinden, stellen nun jene besonderen Gebilde vor, die meiner Ansicht nach dem System der Seitennerven angehören (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

In diesen lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten (*mm*) sind die Elemente gleichfalls dünn und gestreckt, aber kürzer als die Zellen der mittleren Plattentheile. Ihre Innenden sind nach oben gerichtet und zugleich nach rechts oder links hin von der Sagittalebene abgewandt, je nachdem, auf welcher Seite der Larve die betreffenden Anlagen gelegen sind. Ein Theil dieser Zellen zeichnet sich durch länglich ovale, ziemlich helle Kerne aus und stößt direct an die Seitennerven an, in die ihre fadenförmigen, proximalen Ausläufer eintreten, während die dünnen, distalen Enden die Körperoberfläche an der lateralen Grenze der beiden rinnenförmigen Integumentvertiefungen erreichen. Diese Elemente haben allem Anscheine nach die Bedeutung von Sinneszellen. Die übrigen Zellen der Anlagen sind durch stark gestreckte und meist ganz dunkle Kerne gekennzeichnet; sie schließen sich den eben

beschriebenen Elementen hauptsächlich auf der Seite der hämalen Parapodialcirren dicht an, kommen jedoch auch auf der Außenseite, also am Lateralnerven vor. Sie allmählich nach innen vordrängend, verlassen diese Zellen nach und nach das Ectoderm und verwandeln sich in primäre Muskelelemente. Unmittelbar oberhalb, d. h. lateralwärts von den Randelementen der Bauchplatten ziehen sich die beiden Reihen der erwähnten Nervenzellen hin, die mit den Seitennerven in directer Verbindung stehen (Taf. 17 Fig. 101—106, 111, 115, 116).

Alle eben aufgezählten Elemente zusammengenommen stellen nun meiner Meinung nach typische Neuromuskelanlagen vor, deren sensorielle Achsenbündel jederseits bis zu vollständiger, gegenseitiger Berührung in der Längsrichtung serial an einander gefügt sind. Die einzelnen Organe, aus welchen sich die Randstreifen der Bauchplatten zusammensetzen, wirklich zu unterscheiden, gelang mir nicht, so dass mir ihre Beziehungen zur entstehenden Metamerie des Rumpfabchnittes unbekannt geblieben ist. Allein, dass wir es hier nicht mit einem Paare langer, continuirlicher Gebilde, sondern mit zwei Längsreihen larvaler Sinnesorgane zu thun haben, in denen zugleich primäre Muskelzellen producirt werden, das lässt sich bis zu einem gewissen Grade aus der Anordnung der zugehörigen Nervenzellen erschließen, denn dieselben folgen auf einander von vorn nach hinten, anfangs zu je zweien und weiter einzeln, in kleinen, ziemlich regelmäßigen Intervallen.

Die lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten entstehen sehr früh und verschwinden wahrscheinlich zusammen mit den Seitennerven zur Zeit der endgültigen Larvenmetamorphose. Im Verlauf dieser recht langen Periode ihres Bestehens geben sie einer ansehnlichen Menge von Myoblasten den Ursprung, von denen einer ziemlich bedeutenden Anzahl eine hervorragende Rolle bei der Segmentirung des Rumpfes zukommt. Die Anlagen verlassend, drängen sich diese jungen Muskelzellen sowohl zwischen die Mesodermstreifen und das Bauchplattenectoderm, als auch besonders zwischen die einzelnen Mesodermisomite ein und gelangen theilweise auch auf die proximale Oberfläche der letzteren. Außerdem wird ein gewisser Theil der bezeichneten Myoblasten beim Wachsthum und zur Verstärkung der primären Längsmuskelstränge der Larve (2—6) verwandt, deren untere Endverzweigungen mit ihren Wurzelfasern in die Seitenränder der Bauchplatten eingesenkt erscheinen.

Die beiden Reihen der betrachteten Gebilde (*mm*) begleiten die Seitennerven (*m*) bis zu deren Vereinigung mit den Bauchnerven (*vn*), wo sie mit den ersteren zusammen die abgerundeten Hinterenden der Bauchplatten umgeben, die von den terminalen, im Ectoderm steckenden Wucherungsherden der Mesodermstreifen (*MP*) eingenommen werden, und gehen dann ohne Unterbrechung in zwei ähnliche, mediale Reihen von Neuromuskelanlagen (*vmm*) über, die dem System der Bauchnerven angehören (Taf. 14 Fig. 39; Taf. 17 Fig. 107—110, 112).

### Das System der Bauchnerven.

Außer den eben erwähnten medialen Reihen von Neuromuskelanlagen (*vmm*), welche die ventralen Ränder der Bauchplatten ihrer ganzen Länge nach einnehmen, gehören hierher noch die Anlagen des definitiven Rumpfnervensystems, also des Bauchmarks, das in Gestalt eines Paares longitudinaler Ganglienleisten (*gB*) dicht neben jenen larvalen Gebilden angelegt wird (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

### Die ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Schon KLEINENBERG hatte das Vorhandensein besonderer, larvaler Sinnesorgane an den medialen Rändern der Bauchplatten constatirt. Da er jedoch die Bauchnerven nicht gesehen und außerdem nicht bemerkt hatte, dass hier zugleich primäre Myoblasten entstehen, so konnte er zu keiner klaren Vorstellung von diesen Gebilden gelangen. An verschiedenen Stellen seiner Darstellung der Entwicklung und weiteren Differenzirung der Bauchplatten finden wir die folgenden, sich auf jene Organe beziehenden Angaben.

In einem sehr jungen Stadium, welches demjenigen unmittelbar vorausgeht, in welchem die sog. Muskelplatten erscheinen, beschreibt KLEINENBERG zwei ventral mediale Reihen kleine Büschel bildender, unbeweglicher Sinneshärcchen. Dabei betont er es ausdrücklich, dass diese Härcchenreihen keine »ununterbrochenen, ventralen Leisten zu den Seiten der Mittellinie« vorstellen, sondern wirklich »isolierte Büschel« sind, »die freilich gegenwärtig so nahe hinter einander gereiht stehen, dass bloß äußerst schmale Zwischenräume sie an der gegenseitigen Berührung hindern«. Annehmend, dass einem jeden dieser Büschel nur eine einzige, in der Tiefe der Ectodermsehicht steckende Zelle entspreche, fügt KLEINENBERG dann hinzu: »Man

wird wohl nichts dagegen haben, wenn ich jedes der Haarbüschelchen mit der dazu gehörigen Zelle für ein primitives Sinnesorgan nehme.«

An einer anderen Stelle, wo von der »inneren Entwicklung des äußeren Blattes« der Bauchplatten die Rede ist, berichtet KLEINENBERG, dass »zu den Seiten der Mittellinie zwei Reihen von Ganglienzellen hinziehen«, welche, ebenfalls durch kleine Zwischenräume getrennt, von hinten nach vorn nach einander auftreten. Sie liegen »medianwärts und später unter den einander zugekehrten Rändern der Platten«, und »ihr Hauptfortsatz dringt in die Bauchplatte dort ein, wo das neurale Blatt mit dem muskulösen verschmilzt — es ist nicht festzustellen, ob er in dem einen oder dem anderen oder in beiden endigt«.

Etwas weiter lesen wir Folgendes: »Von der compacten Platte, die seitlich scharf vom übrigen Ectoderm abgegrenzt ist, löst sich nur eine kleine Zellengruppe etwas ab: dicht an der äußeren Oberfläche unter jedem Haarbüschel der Sinnesorgane stößt man auf dieser Entwicklungsstufe immer auf einige wenige Zellen, deren centrale Enden in die Neuralplatte eintreten.«

Zu alledem wäre noch hinzuzufügen, dass KLEINENBERG die erwähnten Büschel von Sinneshärechen auch noch auf Schnittbildern von bedeutend älteren Larvenstadien abbildet, was für mich besonders wichtig ist, da ich diese zarten Härechen selbst nicht gesehen habe, denn sie blieben bei der von mir angewandten Conservierungsmethode leider niemals erhalten.

Aus dem Vorhergehenden sind die allgemeinen Lagebeziehungen der in Rede stehenden Gebilde (*nm*) zur Genuge ersichtlich. Ich habe nur noch zu ergänzen, dass die beiden Reihen von Anlagen nebst den zugehörigen Nervenzellen sich bis zu den Vorderenden der Bauchplatten fortsetzen, wo die letzteren durch das zwischenliegende Bauchschild (*Bs*) ein wenig nach rechts und links aus einander geschoben werden (Taf. 14 Fig. 39, 40—43).

Eben so wie die lateralen, sind auch die ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten schon an Totopräparaten und auf Flächenschnitten von der Unterseite der Trochophora sehr gut erkennbar; sie erscheinen hier gleichfalls in Gestalt zweier dunkler, schmaler Zellstreifen, welche die Bauchplatten medial begrenzen. In ihrem Baue zeigen die verglichenen Anlagenreihen genau dieselben Verhältnisse, nur mit dem einzigen Unterschiede, dass in den ventralen Randorganen (*nm*) die einzelnen Componenten in Bezug zur

Sagittalebene in umgekehrter Reihenfolge angeordnet sind. Von der Mittellinie nach außen hin finden wir hier zunächst die birnförmigen Nervenzellen (*nx*), und dann folgen die Achsenbündel der einzelnen, in longitudinaler Richtung dicht an einander gereihten Anlagen. Innerhalb der letzteren unterscheiden wir wiederum hellkernige Sinneszellen, deren Innenfortsätze, wie auch die Ausläufer der Nervenzellen, diesmal in die Bauchnerven (*vn*) eindringen, und junge, jene umgebende Myoblasten (*mx*), die nach und nach aus dem Ectoderm in die primäre Leibeshöhle vorrücken (Taf. 17 Fig. 100—107. 111, 115).

Dass diese serialen Neuromuskelanlagen, welche die medialen Randpartien der Bauchplatten einnehmen, wirklich die Bedeutung von larvalen Sinnesorganen haben, beweist am besten das von KLEINENBERG constatirte Vorhandensein jener Büschel unbeweglicher Sinneshärechen an der äußeren Körperoberfläche. Außerdem weist diese Anordnung der Härechen in concrete Büschel direct darauf hin, dass die beiden Längsreihen thatsächlich aus gesonderten Einzelorganen bestehen, wie man das übrigens auch auf Sagittalschnitten recht deutlich erkennen kann. Hier erscheinen die einzelnen, ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten nicht nur gegen einander abgegrenzt, sondern zugleich auch streng metamer, indem sie in ihrer Anordnung den segmentalen Mesodermsomiten entsprechen (Taf. 17 Fig. 109, 110).

Im Hinblick auf die volle Übereinstimmung, welche die lateralen Randorgane der Bauchplatten in allen übrigen Strukturverhältnissen, mit den entsprechenden ventralen Gebilden aufweisen, wird nun die Annahme zulässig, dass die ersteren auch ein gleiches Verhalten zur entstehenden Körpermetamerie haben möchten.

Da das Ectoderm der Bauchplatten nachher ventral sehr stark an Dicke zunimmt, so haben die in den medialen Randanlagen (*vmm*) entspringenden Muskelzellen in älteren Larvenstadien einen weit größeren Weg zurückzulegen, um in die primäre Leibeshöhle zu gelangen, als das im Bereich der Seitenränder (*lmm*) der Bauchplatten der Fall ist (Taf. 17 Fig. 115). Dabei bleiben jedoch die Ventralnerven (*vn*) nebst den birnförmigen Nervenzellen (*nx*) stets in relativ geringem Abstände von der äußeren Körperoberfläche zurück, wesshalb denn auch die Sinneszellen ihre ursprüngliche Länge ungefähr beibehalten.

Was nun die Thätigkeitsperiode dieser Anlagen betrifft, so erweist sich dieselbe auch als ziemlich lang, aber dennoch immerhin

von kürzerer Dauer als bei den lateralen Randorganen (*lmm*). Die letzteren lassen sich nämlich noch sehr gut zu einer Zeit erkennen, wenn die ersteren bereits verschwunden sind. Noch bevor die Streckung des Rumpfabchnittes der Larve eingetreten ist, werden die ventralen Randneuromuskelanlagen zusammen mit den Bauchnerven und den zugehörigen Nervenzellen von der gangliösen Zellmasse der beiden Bauchmarkhälften (*gB*) umwuchert und vollkommen eingehüllt. Was weiter hier vorgeht, ist mir unbekannt geblieben; nur habe ich bemerkt, dass die birnförmigen Nervenzellen (*n<sub>2</sub>*), deren Kern ganz hell wird, sich am längsten erhalten. Von außen her tritt dann an diese Zellen ein schmaler Spalt heran, welcher die Stelle markiert, wo sich über den Bauchnerven und ihren primären Sinnesorganen die Ganglienleisten der Bauchmarkanlagen von oben her gleichsam übergewälzt haben (Taf. 17 Fig. 116). Dieser Process erinnert lebhaft an jene Erscheinung, die wir bei der späteren Entwicklung des Gehirns kennen gelernt haben, wo ebenfalls einige größere, larvale Nervenzellen sehr lange innerhalb der allgemeinen, gangliösen Hirnmasse erhalten bleiben und dort durch ihren großen, blassen Kern besonders in die Augen fallen.

Die beschriebenen Anlagen liefern eben so wie die entsprechenden lateralen Organe eine große Anzahl primärer Myoblasten, welche sich ihrerseits an der Innenfläche der Larvenhaut und um die Mesodermisomite herum gruppieren, indem sie sich den letzteren distal oder proximal anlehnen oder zwischen dieselben eindrängen.

### Die Bauchmarkanlagen.

Die beiden ectodermalen Zellstreifen (*gB*) der Bauchplatten, welche an die ventralen Randneuromuskelanlagen (*rmm*) unmittelbar angrenzen, geben, wie gesagt, den beiden Hälften des Bauchmarks den Ursprung. Diese Ganglienleisten beginnen hinten dicht vor jener Stelle, wo die Mesodermstreifen (*M*) mit ihren Hinterenden (*MP*) im Ectoderm stecken, und erstrecken sich nach vorn bis an den Vorderrand der Bauchplatten. Vorläufig ist an ihnen der Länge nach noch keine Gliederung zu erkennen, doch sieht man in ihrem Bereiche an der Innenfläche des Ectoderms schon die nach vorn allmählich stärker werdenden Längsfasermassen der beiden Bauchmarkeonnective (*Be*). Längs der medialen Kante der Ganglienleisten verlaufen die Ventralnerven (*rn*), sich deren Gewebe fest anschmiegend; sie stehen unter einander und mit den Seitennerven durch

die beiden ersten larvalen Quereommissuren ( $cmm^1$ ,  $cmm^2$ ) in Verbindung. Außerdem ist noch, wie wir oben sahen, ein Paar hinterer Querbrücken vorhanden, die bloß die genannten Längsstämme derselben Seite unter einander verbinden, median aber unterbrochen sind (Taf. 14 Fig. 39, 41—44).

Die Zellen der Ganglienleisten ( $gB$ ) sind sehr hoch. Ihre hellen, ovalen Kerne, die einen deutlichen Nucleolus und eine gewisse Anzahl kleiner Chromatinkörperchen enthalten, befinden sich auf verschiedener Höhe, so dass das Gewebe bei oberflächlicher Betrachtung den falschen Eindruck eines mehrschichtigen Epithels hervorruft. Die fadenförmigen Innenfortsätze der einzelnen Zellen gehen in Nervenfasern über, die in der Mitte der betreffenden Leiste an der inneren Grenze der Ectodermis zusammentreten und größtentheils nach vorn umbiegen, wodurch auf jeder Seite ein Längsfaserstrang ( $Bc$ ) zu Stande kommt. Auf die Weise entstehen die Bauchmarkconnective, wie das auch KLEINENBERG bereits richtig dargestellt hatte; jedoch beginnt dieser Entwicklungsvorgang meinen Beobachtungen nach viel früher, als es mein Vorgänger angegeben hat (Taf. 17 Fig. 111). Am Vorderrande der Bauchplatten stoßen die bezeichneten Längsfaserstränge auf die Bauchnerven und setzen sich innerhalb derselben aufwärts bis in die absteigenden Enden der Hirnconnective hinein fort.

Alle Zellen, welche nach innen die centralen Nervenfortsätze aussenden, reichen auf diesem Entwicklungsstadium mit ihren distalen Enden noch bis an die äußere Körperoberfläche. Besonders deutlich tritt dieses Verhalten an Macerationspräparaten hervor, wie auf Fig. 62 der KLEINENBERG'schen Arbeit ersichtlich ist; auch ich habe mich hiervon mehrfach selbst überzeugt, indem ich die Elemente der Ganglienleisten nach der von KLEINENBERG empfohlenen Isolationsmethode untersuchte. KLEINENBERG hatte somit vollkommen recht, wenn er behauptete, dass die Elemente der Bauchmarkanlagen anfangs, während der ersten Faserbildung, »nicht centrale von der Oberfläche ausgeschiedene Nervenzellen« seien, sondern »ihren morphologischen Charakteren nach als Epithelien, physiologisch als Sinneszellen zu betrachten sind«. Heutzutage bezeichnet man solche Gewebe als Neuroepithelien.

In jüngeren Stadien, wo noch keine deutlichen Bauchmarkconnective vorhanden sind, und wo die beiden Ganglienleisten ( $gB$ ) erst aus zwei bis drei Reihen neuroepithelialer Zellen bestehen, sind die proximalen Fortsätze der letzteren, zum Theil wenigstens,

medianwärts gerichtet und dringen in die Bauchnerven (*vn*) ein (Taf. 17 Fig. 101, 102, 106). Dasselbe scheint auch später noch, obsehon in beschränktem Maße, der Fall zu sein, nur dass dieses Verhalten dann wegen der dichteren Gedrängtheit der zahlreicher gewordenen Elemente weniger klar zu Tage tritt. Solche directe Beziehungen, wenn auch nur eines Theiles der Ganglienleistenzellen zu den larvalen Bauchnerven, weisen nun meiner Meinung nach auf eine genetische Abhängigkeit der Bauchmarkanlagen von den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten hin.

Nachher, wenn die Cölombildung in den Mesodermsomiten begonnen hat, macht sich innerhalb der allgemeinen Zellmasse der Ganglienleisten (*gB*) eine Sonderung in eine tiefere und eine oberflächliche Lage bemerkbar (Taf. 17 Fig. 115). Ein Theil der Elemente rückt nämlich in die Tiefe und gruppirt sich um die Faser-*masse* der Connective (*Be*); dabei runden sich ihre Zellkerne ab und werden etwas dunkler; wir erhalten auf diese Weise echte Nervenzellen, wie sie auch im fertigen Bauchmark wiederzufinden sind. Die übrigen Elemente, deren distale Zellenden, dicht zusammengefügt, sich an die peripheren Theile der Sinneszellen der ventralen Randneuromuskelanlagen (*vmm*) unmittelbar anlehnen, reichen seitlich neben den letzteren noch immer bis an die äußere Körperoberfläche. Daher glaube ich, dass wir das Neuroepithel, aus welchem sich das definitive Bauchmark bildet, als Ganglienanlagen betrachten müssen, die in ursächlichem Zusammenhange mit den larvalen, ventralen Randsinnesorganen der Bauchplatten entstehen und diesen somit genetisch angehören.

Es würde sich demnach hier in modificirter Form ungefähr dasselbe abspielen, was wir in der oberen Hemisphäre bei der Bildung des Gehirns aus Elementen von Ganglienanlagen gesehen haben, die den verschiedenen, im Entstehen begriffenen Kopfantennen, sowie den Nacken- und Scheitelwimperorganen angehören. Dort jedoch entwickelt sich ein Theil der aufgezählten Organe weiter und geht in die definitive Organisation des ausgebildeten Thieres über, während die larvalen Sinnesorgane, die das Entstehen des Bauchmarks bedingen, nachträglich verschwinden.

In allgemeinen Zügen hatte schon KLEINENBERG auf die eben angedeutete Analogie der Vorgänge hingewiesen, die bei der Entwicklung des Gehirns und des Bauchmarks in Erscheinung treten.

»Es ist nicht zu verkennen«, sagte er, »dass diese Sonderungsvorgänge große Übereinstimmung zeigen mit dem, was auf der Umbrella geschieht, um die Bildung des Kopfganglions einzuleiten. Hier wie dort entstehen zuvörderst vereinzelte und vergängliche Ganglienzellen, vergängliche Sinnesorgane und ein vergängliches Stütz- oder Skeletgewebe. Die zeitliche Ordnung der Differenzirungen ist in beiden Körperabschnitten wohl nicht dieselbe, und die Sinnesorgane haben verschiedene Natur, allein das dürfte für allgemeinere Betrachtungen von untergeordneter Bedeutung sein.«

In den Hinterenden der Ganglienleisten (*gB*) sind die Elemente bedeutend größer, erreichen aber doch noch nicht die Dimensionen derjenigen Zellen, aus denen sich die benachbarten, im Ectoderm steckenden Wucherungsherde der »Muskelplatten«, d. h. der Mesodermstreifen (*MP*), zusammensetzen. Die Zellen dieser beiden Gebilde sind auch noch durch andere Merkmale gekennzeichnet, worüber weiter unten genauer berichtet werden soll, so dass sich die zweierlei Anlagen selbst in den jüngsten Larvenstadien schon gut unterscheiden lassen (Taf. 17 Fig. 105—108). Mit einem Worte, es giebt hier keine derartigen gemeinsamen Anlagen für die definitiven nervösen und contractilen Gewebe, wie sie KLEINENBERG an den Hinterenden der Bauchplatten beschrieben hat. Die gegenseitige Abgrenzung der Bildungsherde dieser Gewebsarten tritt später natürlich noch viel deutlicher hervor (Taf. 17 Fig. 109, 110), indem sich nämlich zwischen ihnen jene hinteren, nervösen Querbrücken ( $n^*$ ) trennend einschieben, welche die Bauch- und Seitennerven einer jeden Seite mit einander verbinden.

Die Elemente der Ganglienleisten vermehren sich sehr stark nicht bloß an den Hinterenden, sondern auch auf der ganzen Strecke, welche die Bauchmarkanlagen einnehmen; dabei theilen sich nur diejenigen Zellen, welche, bis an die Körperoberfläche herareichend, ein Neuroepithel bilden. Diese Erscheinung lässt sich sehr lange beobachten, sogar noch, wenn die beiden Bauchmarkhälften bereits recht ansehnliche Dimensionen erreicht haben, da auch dann noch die äußersten, seitlichen Elemente derselben überall ihre peripheren Zellenden beibehalten, welche, dicht an einander gefügt, an den medialen Randtheil der rinnenförmigen Bauchplatteneinsenkung herantreten (*gB*, Taf. 17 Fig. 116).

Wie sich die erst sehr spät eintretende Gliederung der Bauchmarkanlagen in metamere Ganglienpaare vollzieht, habe ich nicht näher untersucht.

Auch die Entwicklung der Bauchmarkcommissuren habe ich nicht genau genug verfolgt, um zur Darstellung KLEINENBERG's, nach welcher dieselben ebenfalls recht spät, nämlich nach dem Zusammenrücken der Bauchplatten in der Medianebene, entstehen sollen, etwas Neues hinzufügen zu können. Es bilden sich diese Querbrücken in der Weise, dass ein Theil der fadenförmigen Innenfortsätze der Neuroepithelzellen in transversaler Richtung von beiden Seiten her einander entgegenwachsen und aus der Ganglienleiste der einen Körperhälfte in das entsprechende Gebilde der entgegengesetzten Seite eindringen. Ob nun die definitiven Commissuren in irgend welcher Abhängigkeit von den ventralen Commissuren des larvalen Rumpfnervensystems entstehen oder nicht, kann ich nicht sagen, obschon mir das auf Grund allgemeinerer Betrachtungen immerhin recht wahrscheinlich vorkommt.

#### Das System der ventralen Commissuren.

Wie oben angegeben, verbinden zwei vordere Commissuren ( $cm^1$ ,  $cm^2$ ) die Bauchnerven ( $vn$ ) und setzen sich lateralwärts über dieselben hinaus noch weiter bis zu den Seitennerven ( $ln$ ) fort, die erste von ihnen nach Vereinigung mit den ventralen Längsstämmen, die zweite dagegen durchaus selbständig (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42). Die Commissuren setzen sich aus Nervenfasern verschiedenen Ursprungs zusammen. In dieselben dringen proximale Fortsätze von Sinnes- und Nervenzellen ein, die den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten ( $vnm$ ) angehören. Ferner schließen sich diesen Fasern Nervenfortsätze einiger Elemente der Ganglienleisten ( $gB$ ) an, wesshalb denn auch oben darauf hingewiesen wurde, dass die larvalen Commissuren die ersten Verbindungsleitungen zwischen den beiderseitigen Hälften des im Entstehen begriffenen Bauchmarks herstellen (Taf. 17 Fig. 101). Zugleich enthält dieser Umstand einen Hinweis darauf, dass zwischen den larvalen und definitiven Bauchcommissuren ein directeres Abhängigkeitsverhältnis bestehen dürfte. Außerdem aber existiren hier noch besondere, den Commissuren unmittelbar angehörige Neuromuskelanlagen ( $cnm^1$ ,  $cnm^2$ ), welche ihrerseits in die ventralen Querbrücken des larvalen Rumpfnervensystems Nervenfortsätze aussenden. Das Vorhandensein dieser Anlagen habe ich im Obigen als Argument dafür angeführt, dass die Bauchcommissuren der Larve wahrscheinlich den übrig gebliebenen letzten Rest einst vollständig abgeschlossener, unterer Ringnerven repräsentiren.

## Die Neuromuskelanlagen der ventralen Commissuren.

Soleher Gebilde habe ich drei Paare feststellen können, von denen die beiden vordersten Paare ( $enn^1$ ,  $enn^2$ ) den zwei ersten Larvencommissuren zukommen, das dritte ( $enn^3$ ) aber ein wenig hinter jenen beiden gelegen ist. Diese Neuromuskelanlagen sind im medianen Ectodermstreifen der Bauchseite in zwei Reihen hinter einander angeordnet, so dass unmittelbar zwischen ihnen der unpaare Bauchmuskel (1, 1a, 1i) der unteren Hemisphäre verläuft (Taf. 14 Fig. 39, 41, 42; Taf. 16 Fig. 97—99).

Das erste Paar der commissuralen Neuromuskelanlagen ( $enn^1$ ) ist in der Regel stärker entwickelt als alle übrigen. Die beiden Achsenbündel sind hier sehr lang wegen der bedeutenden Dicke des Bauchschildes (*Bs*), dessen Gewebe sie durchsetzen. An der Oberfläche in einem flachen Grübchen beginnend, richten sich deren Sinneszellen (*s*:) fast senkrecht nach innen, resp. nach oben, und senden ihre Nervenfortsätze, eben so wie die zugehörigen Nervenzellen (*n*:), in die quer über sie weggehende, erste Commissur ( $em^1$ ). Sowohl diese Elemente, als auch die jungen Myoblasten (*m*:), die hier entstehen, konnte ich bei einer besonders großen Larve — bekanntlich variirt die Größe der *Lopadorhynchus*-Larven unabhängig von ihrem Entwicklungsstadium — mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit unterscheiden (Taf. 17 Fig. 100).

Das zweite Paar Anlagen ( $enn^2$ ) hat denselben Bau, doch lassen sich in demselben die verschiedenartigen Elemente selten so gut erkennen, wie beim ersten Paare, da es überhaupt gewöhnlich keinen so distincten Differenzierungsgrad erreicht. Zusammen mit der zweiten Commissur ( $em^2$ ) liegen auch deren Neuromuskelanlagen am Hinterrande des Bauchschildes. Hier sei nun hinzugefügt, dass die Innenenden der betreffenden Achsentheile nach rechts und links aus einander weichen und die Commissur jederseits an deren Vereinigung mit den Bauchnerven erreichen (Taf. 17 Fig. 101).

Das dritte Paar ( $enn^3$ ) endlich, welches im Bau und in seinen Lagebeziehungen den vorhergehenden durchaus ähnlich ist, fand ich ab und zu bei jüngeren Larven. Sein Abstand vom zweiten Anlagenpaare schien mir etwas geringer zu sein, als der gegenseitige Abstand des ersten und zweiten Paares (Taf. 16 Fig. 97). Die entsprechende Bauchnervencommissur jedoch habe ich nicht unterscheiden können.

Überhaupt sei bemerkt, dass alle drei beschriebenen Anlagen-

paare im Entwicklungsgrade, den sie erreichen, sehr bedeutenden Schwankungen unterliegen und nicht selten zeigt bald dieses, bald jenes Paar einen durchaus rudimentären Charakter. Wie es scheint, produciren diese Neuromuskelanlagen Myoblasten nur für provisorische Muskeln, so vor Allem für den unpaaren Bauchmuskel (1'), der vorn in einen oberflächlichen (1*a*) und einen tieferen (1*i*) Wurzelstrang gespalten ist. Sie verschwinden alle sehr früh und sind somit ausschließlich larvale Gebilde. Es ist daher wahrscheinlich, dass auch die zugehörigen Commissuren, die einen Theil ihrer Nervenfasern von ihnen beziehen, anfangs wenigstens eine ähnliche Bedeutung haben.

Das Vorkommen eines dritten Paares von Commissuralorganen weist ferner auf ein früheres Vorhandensein einer dritten Bauchnervencommissur hin. Übrigens könnte es sein, dass eine solche thatsächlich existirt, aber nur so wenig ausgebildet ist, dass ich dieselbe nicht erkannt habe. Wenn wir nun hierher noch den ventralen Abschnitt des unteren Ringnerven zählen wollen, so würden wir im Ganzen schon vier auf einander folgende, ventrale Querbrücken des larvalen Rumpfnervensystems erhalten, was dann wiederum dafür spräche, dass deren einst eine größere Serie vorhanden gewesen sein möchte.

Verfolgt man die beiden Reihen der eben betrachteten Gebilde nach oben hin weiter, so trifft man folgende Paare larvaler Sinnesorgane an, die mit den ersteren ungefähr auf denselben Meridianen gelegen sind: die stomodäalen und unteren, pharyngealen Neuromuskelanlagen diesseits des äquatorialen Wimpergürtels, die oberen Schlundneuromuskelanlagen und die beiden Scheitelwimperorgane in der oberen Hemisphäre. Alle aufgezählten Gebilde erscheinen also gleichsam als Folgestücke ein und derselben Serie paarer Larvenorgane, von denen die vier obersten Paare den Systemen echter Ringnerven angehören. Hiernach scheint mir die Schlussfolgerung zulässig, dass auch die übrigen, also unteren Glieder dieser Serie früher eben solchen Ringnerven angehört haben möchten, als deren übrig gebliebene Theile die larvalen Bauchcommissuren der unteren Hemisphäre zu betrachten sind.

Außerdem kommt einem jeden Ringnerven, wie wir sahen, ein besonderer Ringmuskel zu. Und was ergibt sich nun für die untere Hemisphäre? Hier finden wir thatsächlich eine Reihe kurzer, ventraler Quermuskelbänder, welche zwischen den beider-

seitigen Bauchplatten ausgespannt sind, und von denen wenigstens zwei den larvalen Commissuren entsprechen (Taf. 14 Fig. 41, 42). Alles Vorhergehende in Betracht ziehend glaube ich, dass wir diese Muskeln gleichfalls als Reste einer früheren Ringmuskelseerie des Rumpfabchnittes auffassen müssen.

Die commissuralen Neuromuskelanlagen geben mir noch zu einer weiteren Betrachtung Veranlassung. Obgleich paar angeordnet, produciren diese Bildungsherde den größten Theil der Elemente des zwischen ihnen verlaufenden, medianen Bauchmuskels (1), der sich übrigens an seinem Hinterende vor der Analöffnung in zwei Gabeläste spaltet und hier mit einem Paar Larvenorganen (*Aci*) in Verbindung steht. Der tiefere Wurzelstrang dieses Muskels endet vorn dicht hinter dem Munde. Hier treffen nun die beiderseitigen Adoraläste des oberen Bauchmuskels zusammen, dessen obere Endzweige wiederum größtentheils von paaren Anlagen, den Scheitelwimperorganen und den rudimentären Scheitelantennen, ausgehen. In Folge dessen erscheint es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der obere und untere Bauchmuskel, welche bei der Larve von *Lopadorhynchus* eine mediane Lage einnehmen, in ihrer ursprünglichen Form ein Paar symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie verlaufender, continuirlicher Muskelstränge vorstellten, die vom oberen Pol der Trochophora an sich ohne Unterbrechung bis in die Analregion erstreckten.

#### Das System der adanaln Nervenstämme.

Das eben erwähnte Anlagenpaar (*Aci*), an welches die hinteren Gabeläste des unteren Bauchmuskels (1) herantreten, steht mit einem Paar kurzer Nervenstämme in Verbindung, die, wie wir sahen, aus der Vereinigung der Seitennerven (*ln*) mit den Bauchnerven (*vn*) hervorgehen und sich hinter der Analöffnung (*A*) in den unpaaren Rückenerven (*dn*) fortsetzen. In Hinblick darauf, dass sich hier die Fasern von wenigstens drei verschiedenen, longitudinalen Leitungsbahnen unter einander vermengen, erhalten die adanaln Stämme die Bedeutung eines besonderen Systems. Einen ähnlich collectiven Charakter hat nun auch das einzige Paar ihnen angehöriger Neuromuskelanlagen, indem von demselben außer dem Bauchmuskel noch die beiden medianen Rückenmuskeln der unteren Halbkugel (7) ausgehen (Taf. 14 Fig. 39, 44).

## Die rudimentären Analeirren.

Die beiden rechts und links vom Proctodäum gelegenen Neuromuskelanlagen hat auch KLEINENBERG gesehen, sie aber wahrscheinlich für die äußersten Theile der Bauchplattenenden gehalten. Bei Beschreibung der Frontalschnittserie von einer ganz jungen Larve theilt er uns mit, dass auf dem dicht vor der zukünftigen Afteröffnung passirenden Schnitte »die Verdickungen des äußeren Blattes beginnen«, und dass »an ihren seitlichen Grenzen jederseits eine spindelförmige Zelle, mit großem Körper und rundem Kern, erscheint«, die den »Reflexzellen der Umbrella gleicht«. »Von ihren beiden Fortsätzen ist der eine gegen die Bauchplatte gerichtet, der andere verliert sich im höher liegenden Ectoderm. Diese beiden Zellen sind die ersten centralen Nerven-elemente der Subumbrella«, welche nach KLEINENBERG's Auffassung so zu sagen »das Signal zur Umgestaltung der Platten geben«. Aus der betreffenden Abbildung (Fig. 29b) ist nun ersichtlich, dass die besagten Ectodermverdickungen näher zur ventralen Mittellinie gelegen sind als die eigentlichen Hinterenden der Bauchplatten, die meiner Ansicht nach erst auf dem folgenden Schnitte (Fig. 29c) beginnen. Dieses tritt noch deutlicher auf der vorhergehenden Schnittserie (Fig. 28a, b) hervor. Außerdem hat KLEINENBERG noch auf zwei Habitusbildern von etwas älteren Larven (Fig. 5, 6) zu beiden Seiten des Afters ein Paar dunkle, runde, gut abgegrenzte Stellen eingezeichnet, die jedoch im Texte nirgends erwähnt werden.

Bei der Betrachtung gefärbter und aufgehellter Larven verschiedener Entwicklungsstadien habe ich nach hinten von den Enden der Bauchplatten die beiden von KLEINENBERG dargestellten, runden Ectodermverdichtungen stets vorgefunden. Dabei muss ich hinzufügen, dass in seinen Abbildungen (Fig. 5, 6) die Lage dieser Gebilde (*Ac*) viel genauer angegeben ist, als in meiner halbschematischen Abbildung (Taf. 14 Fig. 39), wo es mir mehr darauf ankam, auch die zugehörigen Nervenstämme einzeichnen zu können. Durch den Vergleich der Totopräparate mit Schnitten, die in allen drei Hauptrichtungen geführt waren, habe ich mich nun davon überzeugt, dass die bezeichneten Ectodermverdichtungen mit dem einzigen Paare Neuromuskelanlagen der Adanalnerven identisch sind.

Diese beiden Anlagen (*Ac*) stellen ein Paar gut ausgebildeter, larvaler Sinnesorgane vor und sind mit je einem starken Aehsenbündel von Sinneszellen versehen, das von jungen Myoblasten und

einigen relativ großen, birnförmigen Nervenzellen (*nc*) umgeben ist. Die Nervenfortsätze der Sinnes- und Nervenzellen dringen in die adanalen Stämme (*an*) ein, was man vor Allem an Sagittalschnitten deutlich erkennen kann (Taf. 16 Fig. 95, 97—99; Taf. 17 Fig. 105 bis 110). Bemerkenswerth ist hier der Umstand, dass diese Anlagen Muskelzellen nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin abgeben. Sie versorgen nämlich gleichzeitig sowohl den unpaaren Bauchmuskel (1), dessen Endgabel das Proctodäum von vorn umgreift, als auch das mediane Muskelpaar des Rückens (7), dessen terminale Wurzelzweige sich dorsal über der Analöffnung kreuzen. Aus allen diesen Endfasern zusammen entsteht auf diese Weise ein ringförmiger Muskelapparat, der zum Schließen des Afters dient.

Wenn man ferner berücksichtigt, dass die Adanalnerven jedenfalls aus einer Verschmelzung der Hinterenden der lateralen und ventralen Längsstämme hervorgegangen sind, und dass außerdem in die ersteren die Gabeläste des einstmals wahrscheinlich paaren Rückenerven direct übergehen, so liegt die Vermuthung nahe, dass früher im adanaln System nicht ein, sondern mindestens zwei Paar Neuromuskelanlagen vorhanden gewesen sein müssen. Ihre Vereinigung aber zu einem einzigen, stärkeren Anlagenpaare, welches die Grenze zwischen der ventralen und dorsalen Körperhälfte eingenommen hat, werden wir der Verlagerung des zukünftigen Rumpfes vom unteren Pol gegen den Rücken hin zuzuschreiben haben.

Diese vermutheten Paare terminaler Anlagen werden sich auf verschiedener Höhe, dem Verlaufe der bezüglichlichen Längsnervenstämme entsprechend, befunden haben müssen und haben wahrscheinlich mit einem adanaln Ringnerven in Verbindung gestanden. Als den übrig gebliebenen Rest eines solchen ließe sich die nach unten gerichtete Endgabel des Rückenerven deuten, welcher zur Vollendung des Ringes bei der Larve von *Lopadorhynchus* nur eine relativ kurze, die adanaln Nervenstämme ventral von der Analöffnung verbindende Querbrücke fehlt. Der thatsächlich vorhandene Schließmuskel des Afters würde dann die Bedeutung eines dem terminalen Ringnerven entsprechenden Muskelringes erhalten.

Das beschriebene Paar Neuromuskelorgane bildet sich sehr früh und persistirt bis zu einem recht späten Entwicklungsstadium, geht aber dennoch endlich spurlos zu Grunde. Ihrer Lage nach

entsprechen diese Larvenorgane jenen paaren Schwanzanhängen, welche wir bei vielen Anneliden vorfinden, die aber dem erwachsenen *Lopadorhynchus* fehlen. Daher habe ich sie als rudimentäre Analcirren bezeichnet. Höchst wahrscheinlich kommt ihnen auch wirklich diese morphologische Bedeutung zu, unbehindert dadurch, dass sie der obigen Betrachtung nach durch Verschmelzung mehrerer Paare derartiger Gebilde entstanden sein könnten, denn auch die Schwanzanhänge der Ringelwürmer kommen nicht selten in der Mehrzahl vor.

Bei älteren Larven, wo der in die Länge ausgewachsene Rumpfabschnitt schon aus einer beträchtlichen Anzahl fertiger Segmente besteht, hat KLEINENBERG ein einfaches, unpaares, provisorisches Sinnesorgan am Ende der sog. Schwanzkappe beschrieben. Das könnte möglicher Weise die rudimentäre Anlage eines medianen Analcirrus sein, wie ihn manche Anneliden permanent besitzen. Über dieses Organ kann ich gar nichts mittheilen, da ich die bezüglichen Angaben KLEINENBERG's während meiner Untersuchungen leider ganz außer Acht gelassen habe.

#### Die Parapodialorgane.

Bekanntlich hat KLEINENBERG in seiner *Lopadorhynchus*-Arbeit den Nachweis geliefert, dass die Parapodien der Anneliden, welche eine so mannigfaltige Ausbildung in Form und Differenzierungsgrad ihrer verschiedenen Theile erreichen, keine primären, einheitlichen Organe, sondern vielmehr collective Seeendärgebilde sind. Die Entwicklung von *Lopadorhynchus* zeigt nun in der That außerordentlich deutlich, dass die Borstendrüsen und die Parapodialcirren ganz unabhängig von einander entstehen und erst nachträglich zu Bestandtheilen complicirter, locomotorischer Körperanhänge werden. Diesen Vorgang erklärte KLEINENBERG durchaus richtig in der Weise, dass bei der Bildung der Parapodien sich gerade diejenigen Integumentpartien über der allgemeinen Körperoberfläche höckerförmig erheben, auf welchen eben die Anlagen der bezeichneten Organe dicht neben einander gelegen sind.

Alle hierher gehörigen Gebilde (*bo*, *hei*) entwickeln sich aus den mittleren Zellstreifen des ectodermalen Gewebes der Bauchplatten (*Bp*), welche lateral von den Seitenrandneuromuskelanlagen (*lm*) und medial von den Ganglienleisten (*gB*) des zukünftigen Bauchmarks begrenzt werden (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43).

## Die Anlagen der Parapodialeirren.

Unter den bleibenden Sinnesorganen, die im Bereich der Bauchplatten ihren Ursprung nehmen, sind die Parapodialeirren die hervorragendsten. Beim erwachsenen *Lopadorhynchus* sind deren in jedem Segmente zwei Paare vorhanden und bilden jederseits eine dorsale und eine ventrale Reihe den conischen Fußhöckern aufgepflanzter, länglich blattförmiger Anhänge.

In dem von uns betrachteten Larvenstadium sind vorläufig nur die Anlagen der Rückeneirren (*hci*) zu erkennen (Taf. 14 Fig. 39, 42, 43).

Nach KLEINENBERG'S Angabe legen sich dieselben im dorsalen Theile des Bauchplattenectoderms in Gestalt eiförmiger Körper an, gleich nachdem sich die Anlagen der Borstendrüsen differenzirt haben; sie sind »zunächst gänzlich in die Platte eingesenkt, deren äußere Oberfläche glatt, ohne jede Erhebung über sie wegzieht«.

Auf meinen Präparaten habe ich nun umgekehrt die hämalen Cirrenanlagen (*hci*) schon zu einer Zeit ganz deutlich wahrnehmen können, wo von den Borstensäcken noch keine Spur vorhanden war. Wenn sich die ersteren bilden, so sind die Zellen der mittleren Bauchplattentheile noch wenig zahlreich und haben überhaupt noch einen relativ indifferenten Charakter. Diese Zellen sind dann mit einem runden Kerne versehen und ragen nach innen noch gar nicht über die Grenze der Ectodermischiebt vor. Dagegen erscheinen die Kerne in den seitlichen Zellgruppen, aus denen die Rückeneirren entstehen, in der Mitte der einzelnen Bündel oval und hell, in deren Umkreise aber länglich und zugleich viel dunkler. Die dunkelkernigen Elemente erweisen sich nun als primäre Myoblasten (*mx*), während die axialen Elemente die Anlage des percipirenden Cirrenabschnittes vorstellen, in welcher jedoch die Sinnes- und Stützzellen noch nicht von einander zu unterscheiden sind. Die ganze Cirrenanlage grenzt so dicht an die lateralen Randneuromuskulanlagen der Bauchplatten, dass man hier nicht sagen kann, welche Myoblasten dem einen oder dem anderen von diesen Gebilden angehören; die Zugehörigkeit der im Entstehen begriffenen Muskelzellen zur Anlage des Rückencirrus wird jedoch vollkommen klar, sobald sich diese Elemente an der medialen Seite der Cirrenanlage befinden (Taf. 17 Fig. 111).

Dass in den Cirrenanlagen außer Sinneselementen auch Stützzellen vorhanden sein müssen, lässt sich nach Analogie mit den

Kopfantennen schließen, mit denen sie im Bau und der weiteren Ausbildung überhaupt eine große Ähnlichkeit haben. Auch würde sich sonst das Vorwachsen des Cirrenkegels über die allgemeine, äußere Ectodermgrenze hinaus (*hei, nei*, Taf. 17 Fig. 116) so wie auch der Umstand schwer erklären lassen, dass im fertigen Organ gewöhnliche, wenn auch sehr langgestreckte, epitheliale Integumentzellen als Stützvorrichtung für die zarten Sinneszellen erscheinen. Trotzdem muss ich gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, einen derartigen Unterschied in den sich entwickelnden Parapodialcirren wirklich zu constatiren. Ich denke, daran wird im gegebenen Falle der Umstand Schuld sein, dass hier auf einem kleinen Raume eine große Anzahl von Zellen dicht zusammengedrängt stehen.

Über die Bildung der Cirrennerven besitze ich keine eigenen Beobachtungen. KLEINENBERG stellte diesen Entwicklungsvorgang derart dar, dass die Elemente der Cirrenanlagen, die sich anfangs in unmittelbarer Berührung mit den Zellen der Bauchmarkanlage befinden sollen, mit den letzteren durch proximale Zellfortsätze in Contact bleiben, die dann, bündelweise an einander gelegt, in Gestalt concreter Nerven erscheinen, wenn die Cirrenanlagen durch die heranwachsenden Borstensäcke weiter zur Seite hin weggedrängt werden. Das Bestehen einer solchen präformirten Verbindung zwischen den Bauchmark- und den hämalen Cirrenanlagen kann ich mir nicht recht vorstellen, da diese Gebilde bei ihrem ersten Auftreten durch jenen mittleren Gewebstreifen der Bauchplatten getrennt sind, aus welchem sich nicht allein die Borstendrüsen, sondern auch noch die Baucheirren entwickeln. Ich halte es für viel wahrscheinlicher, dass die Anlagen der hämalen Parapodialcirren anfangs mit den Seitennerven in Verbindung stehen, eben so wie die lateralen Randorgane der Bauchplatten, welchen sie überhaupt von vorn herein dicht anliegen. Später mögen sich Sinneszellenfortsätze der jungen Rückencirren den Ganglienleisten des Bauchmarks zuwenden und in diese eindringen, wobei sie vielleicht die lateralen Fortsetzungen von larvalen Bauchcommissuren als vorgezeichnete Bahnen benutzen.

Die Anlagen der Baucheirren (*nei*) entstehen ebenfalls als knospenförmige Ectodermverdichtungen, aber medial von den Borstendrüsen (*bo*), wie das auch KLEINENBERG angegeben hat. Meiner Beobachtung nach treten dieselben jedoch viel später, als die entsprechenden dorsalen Organe und zwar erst nach der Bildung der Borstensäcke auf. Da die neuralen Cirrenanlagen mit den Ganglien-

leisten (*gB*) unmittelbaren Contact haben, so könnten sie vielleicht in einer gewissen Abhängigkeit von den Bauchnerven der Larve (*vn*) stehen, ähnlich dem in Entwicklung begriffenen Bauchmark und den primären Sinnesorganen der medialen Bauchplattenränder (*vmm*). Der Bau ist hier derselbe wie bei den Anlagen der Rückencirren: eine Sinnesknospe umgeben junge Myoblasten, die nach und nach in die primäre Leibeshöhle vorrücken (Taf. 17 Fig. 115).

Im vorliegenden Falle scheint die Behauptung KLEINENBERG'S zutreffend zu sein, dass die Elemente der Cirren schon beim ersten Auftreten der betreffenden Anlage mit den Bauchmarkanlagen in Berührung stehen; etwas später wenigstens wird dieses Verhalten vollkommen deutlich. Da die Zahl der Sinneszellen dann zunimmt, so treten die Bündel ihrer Nervenfortsätze, die in die Bauchmark-connective eindringen, immer mehr hervor und verwandeln sich so in die neuralen Cirrennerven (*nei*, Taf. 17 Fig. 116).

Die Bildung von Myoblasten in den Rücken- und Bauecirrenanlagen (*hei*, *nei*) findet in derselben Weise statt, wie in den Anlagen der Kopfantennen und in denjenigen Neuromuskelanlagen der Larve, die mit einem Achsenbündel von Sinneszellen versehen sind. Das Ectoderm verlassend, bleiben die Muskelzellen vorläufig an der Innenseite der Bauchplatten, wo ein Theil unter die Mesoderm-somite zu liegen kommt (Taf. 17 Fig. 111, 112, 115, 116). Dieser Bildungsprocess dauert bis zu den spätesten Entwicklungsperioden fort, und die aus demselben hervorgehenden Elemente scheinen alle in die endgültige Organisation des ausgebildeten Wurmes mit hinübergenommen zu werden.

#### Die Anlagen der Borstendrüsen.

Bei der unserer Beschreibung zu Grunde liegenden Larve sind die in Entwicklung begriffenen Borstensäcke (*bo*) schon ganz deutlich erkennbar und treten in den mittleren Ectodermstreifen der Bauchplatten neben den hämalen Cirrenanlagen (*hei*) als solide, kolbenförmige Gebilde hervor, die mit ihrem dünnen Ende bis an die äußere Körperoberfläche reichen und mit ihrem verdickten Theile nach innen gewandt sind. Hier jedoch überragen dieselben die Ectodermgrenzen weder nach der einen noch nach der anderen Richtung. Wie das auch KLEINENBERG angab, zeichnen sich ihre Zellen durch ziemlich große, runde und helle Kerne aus. Medial

von den Borstensackanlagen findet man zu dieser Zeit noch einen engen Streifen nicht differenzirter Bauchplattenelemente, von denen ein Theil nachher zur Bildung der neuralen Cirrenanlagen verwandt wird (Taf. 14 Fig. 39, 43; Taf. 17 Fig. 112).

Die kolbenförmigen Anlagen der Borstendrüsen (*bo*) wachsen allmählich in die Länge und dringen nach und nach immer mehr nach innen vor, wobei sie jedoch die ihnen aufliegenden Mesoderm-somite (*M*) niemals durchbohren, wie das KLEINENBERG dargestellt hatte. An den Innenenden der immer noch soliden Anlagen treten dann größere Zellen auf, welche die Borsten produciren; länger werdend, durchsetzen die letzteren das Gewebe der Anlage und gelangen auf die Weise nach außen. Einen Invaginationsspalt, welcher nach KLEINENBERG dem eben beschriebenen Vorgange vorausgehen soll, habe ich nie gesehen (Taf. 17 Fig. 113—115).

Nach KLEINENBERG's Darstellung soll sich von einer jeden Borstendrüse ein besonderer Aeiularsack abspalten. In älteren Larvenstadien habe auch ich in jedem Segmente jederseits zwei Borstensäcke vorgefunden, die mit ihren peripheren Enden dicht an einander liegend erscheinen (Taf. 17 Fig. 116). Ob dieselben aber durch Spaltung oder ein jeder selbständig entstanden sind, kann ich nicht sagen.

Die Entwicklung der Parapodialganglien (*gp*) und der entsprechenden Nerven habe ich auch nicht verfolgt und kenne sie nur nach Präparaten vom ausgebildeten Wurm (Taf. 17 Fig. 127). Wie KLEINENBERG behauptet, sollen die ersteren sehr spät, und zwar aus vollkommen selbständigen Anlagen entstehen, obschon in nächster Nachbarschaft mit den Stellen, an welchen die beiden Bauchmarkhälften mit dem medianen Integumentstreifen dauernd in Verbindung bleiben. Seiner Meinung nach müssen die nach außen gerichteten Zellfortsätze dieser Anlagen sich in »zwei Äste von entgegengesetzter Richtung« spalten, die von vorn herein »zum Theil lateralwärts in das Chaetopodium hinziehen und sich dort verlieren, zum Theil medianwärts bis zum Bauchganglion verlaufen, in dasselbe eintreten und mit der Commissur verschmelzen«. »Diese Nerven sind anfangs völlig von den beiden Cirrusnerven geschieden, später vereinigen sich alle drei wenigstens eine Strecke weit zu einem Stamm«, der den definitiven Parapodialnerv vorstellt.

### Andere Entwicklungsstadien der beschriebenen Gebilde der unteren Hemisphäre.

Die jüngeren Entwicklungsstadien der hauptsächlichsten Bestandtheile des larvalen Rumpfnervensystems, die Reihenfolge ihres Erscheinens und Verschwindens, sowie die endgültige Ausbildung des Bauchmarks sind im Allgemeinen bereits von KLEINENBERG zutreffend geschildert worden. Meinerseits habe ich zu dem, was im Vorhergehenden darüber mitgetheilt worden ist, nichts Neues mehr hinzuzufügen. Dasselbe gilt von den Parapodialorganen.

Was nun die beschriebenen Neuromuskelanlagen der unteren Hemisphäre betrifft, so entstehen von ihnen nur die lateralen und ventralen Randorgane der Bauchplatten im Zusammenhange mit den letzteren. Alle übrigen, derartigen Anlagen bilden sich hingegen durchaus selbständig, und zwar zu verschiedener Zeit. Sie differenzieren sich in jüngeren Entwicklungsstadien unmittelbar aus dem Larvenectoderm in ganz ähnlicher Weise, wie das für die entsprechenden Gebilde der oberen Halbkugel dargestellt wurde. Nachdem aus ihnen eine gewisse Anzahl primärer Muskelzellen ihren Ursprung genommen hat, gehen sie alle zu Grunde, die einen früher, die anderen später.

### Das weitere Schicksal der primären Muskelemente des Rumpfabschnittes.

Im Gegensatze zur Ansicht KLEINENBERG's muss ich auch hier wiederholen, dass nur ein geringer Theil der in der unteren Hemisphäre entstehenden primären Muskelzellen während der Larvenmetamorphose verschwindet. Hierher gehören alle Längsmuskeln der Larve, der untere Muskelring und wahrscheinlich noch irgend welche kleineren Larvenmuskeln, die allmählich außer Thätigkeit gesetzt und endlich rückgebildet werden.

Die Anzahl der persistirenden und sich weiter ausbildenden Primärmuskeln ist dagegen eine sehr bedeutende und im Rumpfabschnitte noch viel größer als in der Kopfregion. Die verschiedenen Neuromuskelanlagen, deren in der unteren Hemisphäre recht viele vorhanden sind, liefern eine Menge Myoblasten, die sich gewöhnlich von ihrem Bildungsorte nicht allzu weit entfernen, hier zu bestimmten Muskelsträngen oder Muskelschichten

zusammentreten und auf diese Weise einen sehr wesentlichen Bestandtheil der definitiven Muskulatur herstellen.

So entstehen die Parapodienmuskeln nicht aus Zellen der Mesodermisomite, wie das KLEINENBERG behauptete, sondern aus primären Muskelementen, die direct vom Ectoderm in verschiedenen Anlagen, die im Bereiche der Bauchplatten gelegen sind, ihren Ursprung nehmen.

Die Protractoren der Chätopodien, wie man jene kleineren Muskeln bezeichnen kann, welche vom Innenende der Borstensäcke zur Haut ziehen, setzen sich aus Myoblasten zusammen, die nebenan in den Cirrenanlagen gebildet werden (*mx—bo*, Taf. 17 Fig. 112—116). Denselben Ursprung haben natürlich auch die Muskeln der Parapodialeirren selbst (*mx—hei, nei*, Taf. 17 Fig. 111, 112, 115, 116).

Zur Parapodienmuskulatur von *Lopadorhynchus* gehört ferner das System der ventralen, schrägtransversalen Muskelbänder (*qm*), welche jederseits zwischen dem Bauchmark und der Seitenlinie ausgespannt sind, wo sie sich an der Basis der Fußstummeln anheften (Taf. 17 Fig. 126). Die Elemente dieser Muskelbänder liefern hauptsächlich die lateralen und ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten. Einander entgegenwachsend, drängen sich die entsprechenden Myoblasten unter oder zwischen die Mesodermisomiten hindureh (Taf. 14 Fig. 42, 53; Taf. 17 Fig. 111). Hier auf den Segmentgrenzen bleiben die medialen Enden der Quermuskeln beständig befestigt, während nach den Seiten hin ein jedes Band sich später in zwei aus einander weichende Bündel spaltet, wovon das eine sich in das der betreffenden Somitgrenze nächst vorangehende, das andere in das darauf folgende Segment hin vorschiebt. Dieses Verhalten ist am besten aus den von KLEINENBERG gegebenen Habitusbildern von einer in der Metamorphose begriffenen Larve und vom fertigen Wurm (Fig. 14, 15) ersichtlich. In jüngeren Stadien haben sich da die Quermuskulbänder mit ihren mittleren, frei durch die Leibeshöhle ziehenden Abschnitten bereits von der Innenfläche des Ectoderms abgehoben, so dass unter ihnen hindurch die secundäre Längsmuskulatur ungehindert in die Länge auswachsen konnte.

Außerdem finden wir bei *Lopadorhynchus* noch dorsale, schrägtransversale Muskelbänder, die sich seitlich ebenfalls an der Basis der Parapodien inseriren. Dieselben sind nur wenig ausgebildet und entstehen unter der Haut des Rückens aus der allgemeinen, subdermalen Ringmuskelschicht.

Eine gewisse Beziehung zur Parapodienmuskulatur haben endlich noch die kurzen, ventral medianen Quermuskelbänder, welche dicht über dem Bauchmark ausgespannt sind und sich rechts und links an den medialen Insertionspunkten der schrägen Quermuskeln anheften. Sie scheinen den letzteren entgegenzuwirken, damit bei deren Contractionen die mediane Integumentpartie, welcher das Bauchmark angehört, nicht allzusehr aus einander gezogen werde (*qm*, Taf. 17 Fig. 125). Diese kurzen Querbänder werden von den ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten aus gebildet und erhalten nachher noch einen Zuschuss von Myoblasten, die in den Anlagen der Bauchcirren entstehen. Die bezeichneten Muskeln erscheinen bereits in sehr jungen Stadien und halten sich wenigstens ganz vorn an die Innenseite der larvalen Bauchcommissuren, so dass der tiefere Wurzelstrang des unteren, medianen Bauchmuskels (*li*) über dieselben innen hinwegzieht (Taf. 14 Fig. 41, 42; Taf. 17 Fig. 100, 101, 106).

Die subdermale Ringmuskulatur ist bei *Lopadorhynchus* im Allgemeinen nur sehr schwach entwickelt und setzt sich aus jenen Muskelzellen zusammen, die nach ihrem Austreten aus den betreffenden Anlagen einfach zwischen Ecto- und Entoderm geblieben sind. Doch nicht alle diese Zellen werden zu Bestandtheilen der bezeichneten Muskelschicht, sondern ein Theil derselben schließt sich dichter an das Entoderm an und bildet hier die Ringmuskulatur des Darmes (*Dm*), die übrigens auch nur spärlich zur Ausbildung gelangt. Zu den letzteren Elementen gesellen sich natürlich auch diejenigen primären Myoblasten, welche auf die Innenfläche der Mesodermsomite gerathen (Taf. 14 Fig. 42, 43; Taf. 17 Fig. 107—116, 125—127). Den größten Theil des Zellmaterials, aus welchem sich die beiden Ringmuskelschichten bilden, liefern jedenfalls die Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten. Jedoch ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass sich ihnen außerdem noch eine gewisse Anzahl von Muskelzellen anschließen mag, die aus anderen Anlagen hervorgegangen sind.

Ventral unter dem Darne ordnen sich einige in der Sagittalebene vertikal nach oben gerichteten, primären Muskelzellen an, welche auch KLEINENBERG in seinen Abbildungen (Fig. 38, 39) dargestellt hat. Diese Elemente entsprechen den Mesenterienmuskeln anderer Anneliden, die sich jedoch bei *Lopadorhynchus* nur als unvollkommene Überreste vorfinden (Taf. 17 Fig. 115, 116, 127).

Ebenso ist die Muskulatur der Dissepimente (*dm*) hier

rudimentär und eigentlich nur provisorisch während einer gewissen Entwicklungsperiode bei der Larve vorhanden. Sie wird durch Muskelemente repräsentirt, welche, in den lateralen und ventralen Randorganen der Bauchplatten entspringend, sich zwischen die auf einander folgenden Paare der Mesodermisomite einschieben (Taf. 17 Fig. 107—110, 112). Später, wenn die Dissepimente verschwinden, die dem ausgebildeten Wurme ganz fehlen, werden diese Muskelzellen zu den schräg transversalen Muskelbändern hinzugezogen.

Zur Kategorie der primären Muskeln gehört auch die ganze Muskulatur der Vorderdarmes. Bei ihrer Bildung aber machen sich gewisse Eigenthümlichkeiten bemerkbar, die nur nach Kenntnissnahme der sich bei Entwicklung des definitiven Schlundes abspielenden Vorgänge verständlich werden.

#### Die Entwicklung des Vorderdarmes und seiner Muskulatur.

Nach KLEINENBERG'S Darstellung sondern sich zu beiden Seiten der Mittellinie in der oberen Stomodäumwand zwei kleine Zellgruppen, die sich allmählich aus dem epithelialen Gefüge der großen Wimperzellen des Larvenösophagus nach außen vorschieben. Die Zahl dieser Zellen ist anfangs eine sehr geringe, doch vermehren sich dieselben sehr schnell und bilden dann »zwei rundliche Zellpolster«, welche »die paarige Anlage des bleibenden Schlundes« vorstellen. In einer jeden dieser Vorrangungen entsteht dann ein Spaltraum, der mit dem Lumen des Vorderdarmes in offene Verbindung tritt. Durch Erweiterung des inneren Hohlraumes verwandeln sich die beiden Pharyngealanlagen in ein Paar sackförmige Anhänge, worauf sich deren mehrschichtig gewordenen, epithelialen Wände »ringsum in eine äußere und eine innere Schicht sondern«. Diese beiden Schlundsäcke rücken nun näher zusammen und verwachsen mit den medialen Rändern ihrer Wandungen zu einem unpaaren Anhang, der sich in Form einer »von außen nach innen abgeplatteten Tasche mit breitem Hohlraum« auf dem Stomodäum erhebt. Weiter soll sich nun ein höchst merkwürdiger Vorgang abspielen, welchen KLEINENBERG in folgender Weise schildert. »Die ventrale Wand [der taschenförmigen Schlundanlage] bleibt zunächst an ihrer Stelle fixirt, der untere Rand der dorsalen Wand löst sich dagegen und dringt weiter nach unten zwischen Stomodäum und Entoderm ein. Dabei wird die Übergangsstelle, wo Stomodäum und

Entoderm verlöthet sind, um die Communication der beiden Höhlen des Verdauungstractus herzustellen, zerrissen und die Schlundanlage klappt — wie das Visir eines Helmes — über das Stomodäum, bis sie dasselbe in sich aufgenommen hat.« Sich zu einem Rohre schließend, dessen inneres Ende sich mit dem Mitteldarm verbindet, verwächst der Schlund nun mit den Rändern des primären Mundes, welcher später bloß neue Lippen erhält. Allein in Folge dieses Verwachungsprocesses wird das Stomodäum an seinem äußeren Ende ebenfalls abgeschnitten: »so verliert dies auch seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm und liegt lose als eine vielfach gefaltete dicke Haut inmitten der Schlundhöhle«. »Lange bleiben die Zellen des encystirten Stomodäumsackes leben, denn die Flimmerung an der Innenfläche dauert fort; später pressen die Schlundwände die lose Haut zu einem strukturlosen dichten Klumpen zusammen, der nach und nach resorbirt wird.« Von den beiden Wandschichten der Schlundanlage soll nach KLEINENBERG die innere nachher einer Reduction unterliegen; die Zellen »reichen [dann] nicht mehr hin die Schlundhöhle überall auszukleiden und ziehen sich in Gruppen zusammen, die als flache kurze Längsleisten den drei Wänden aufsitzen«. KLEINENBERG meinte, dass diese »Reste des inneren Schlundepithels« verhornen und »Reibplatten darstellen, die zum Zerquetschen der Nahrung dienen«, während die äußere Schicht der Pharyngealanlage sich zum definitiven Schlundepithel umgestalte, dessen Zellen »zu hohen Prismen auswachsen« und »eine feine, der Längsachse parallele Streifung ihres Protoplasmas erhalten«. Bevor diese eigenthümlichen Processe stattfinden, liefert jedoch die Schlundanlage zuerst noch jene drei langen, für die Gattung *Lopadorhynchus* charakteristischen Anhangsdrüsen des Pharynx. Sie wachsen nämlich aus den Wandungen der vereinigten Schlundsäcke hervor, wobei sich deren beide Schichten betheiligen, und von diesen soll nun wiederum die äußere Schicht zum bleibenden Wandungsepithel der schlauchförmigen Organe werden, die inneren Zellen dagegen, welche die eigentlichen Drüsenelemente vorstellen, sich an das geschlossene Schlauchende zurückziehen.

Was die Schlundmuskulatur anbelangt, so leitete KLEINENBERG dieselbe mit Ausnahme einer geringen Anzahl dünner Muskelemente, die bei der Larve zwischen dem Stomodäum und der äußeren Körperwand ausgespannt sind, ganz und gar von den ventralen und dorsalen, definitiven Längsmuskelbändern des Rumpfes ab.

Für die Anfangsstadien der Schlundbildung kann ich nun auf

Grund meiner eigenen Untersuchungen die Beobachtungen KLEINENBERG's vollkommen bestätigen; in Bezug auf die weiteren, von ihm beschriebenen Vorgänge aber gehen unsere Resultate weit aus einander.

### Die Bildung der epithelialen Wände der verschiedenen Abschnitte des Vorderdarmes.

Seine Beobachtungen resumierend, gelangte KLEINENBERG zu der Schlussfolgerung, dass der Larvenösophagus vom definitiven Schlunde substituirt werde, dessen paare Anlage anfangs bloß die Bedeutung ganz untergeordneter Anhänge des ersteren habe. Dabei werde, wie eben ausführlich referirt, das ursprüngliche Stomodäum der Larve aus der endgültigen Organisation des Wurmes gänzlich ausgeschlossen. Eine derartige Continuitätsunterbrechung der Vorderdarmwandungen habe ich nirgends constatiren können und muss auf das Bestimmteste behaupten, dass sich dieselben im Verlaufe der ganzen Entwicklung vollkommen intact erhalten.

Das Stomodäalepithel der Larve von *Lopadorhynchus* besteht aus einschichtig angeordneten, großen Wimperzellen, deren Länge und Breite ihre Höhe sehr bedeutend übertreffen. Die mittellangen Flimmerhaare sitzen auf glänzenden Fußstücken, die in ihrer Gesamtheit an Schnitten den Eindruck eines stark lichtbrechenden Saumes hervorrufen. Im Protoplasma der Zellen ist eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete Strichelung zu bemerken, und die großen, blasigen Vollkerne sind mit einem oder zwei dunklen Kernkörperchen versehen. Diesen Charakter zeigen die Elemente im Bereiche des ganzen Vorderdarmes (*VD*) der Larve, die Außenränder der Mundöffnung mit inbegriffen (Taf. 13 Fig. 38; Taf. 14 Fig. 39, 40; Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88—90; Taf. 17 Fig. 118). Nur an der Oberseite des Larvenösophagus findet man rechts und links dicht neben der Mittellinie je eine kleine Gruppe dichtgedrängter Zellen, die sich durch ein relativ geringes Quantum ihres dunkleren Protoplasmas und durch körnerreiche Zellkerne auszeichnen; das ist die paare Anlage des definitiven Schlundes.

Sich allmählich über die äußere Oberfläche der Stomodäumwand erhebend, erhalten die beiden Anlagen (*P*) eine kolbenförmige Gestalt. Ihre Zellen vermehren sich sehr rasch, und die peripheren Enden derselben werden allmählich dünner und länger, so dass diese Elemente lebhaft an die Zellen der jungen, noch nicht differenzirten Bauchplatten erinnern (Taf. 16 Fig. 77).

Die Bildung des Lumens in den anfangs soliden Schlundanlagen kommt meiner Ansicht nach nicht durch Delamination zu Stande, sondern kann viel eher auf einen Invaginationsprocess zurückgeführt werden. Von den Zellen der Schlundanlagen, welche nach Art von Radien in dem Verbindungspunkte mit dem Stomodäum zusammentreten, ziehen die mittelsten ihre Enden von der allgemeinen Innenfläche des Vorderdarmes nach und nach zurück, so dass die letztere in der Richtung der Achse dieser kolbigcn Anhänge gleichsam nach außen vorgestülpt wird. Das Resultat hiervon ist ein Paar hohler Vorderarmdivertikel. Mit der Größenzunahme dieser beiden Schlundsäcke (*P*) wird die Communication ihres Hohlraumes mit dem Lumen des Stomodäums immer deutlicher, und ihre Zellen zeigen dann ein ausgesprochen epitheliales Gefüge. Bald darauf erscheint nun auch die äußere Zellschicht, welche zum Theil vom Wandungsepithel der beiden Säcke ihren Ursprung nimmt; doch davon wird weiter unten noch ausführlicher die Rede sein (Taf. 13 Fig. 36, 37; Taf. 11 Fig. 40; Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88; Taf. 17 Fig. 118—120).

Indem die Binnenräume der beiden Schlundsäcke größer werden, vereinigen sie sich derart, dass die Pharyngealanlage einen breiten, taschenförmigen Anhang auf der Oberseite des Larvenösophagus vorstellt. Hierbei verwachsen jedoch die medialen Ränder der beiden Schlundsäcke nicht unmittelbar mit einander, sondern rücken nur sehr nahe zusammen. Die wenigen Zellen des Stomodäalepithels, welche die anfangs paaren Schlundanlagen bei ihrem Entstehen von einander trennten, sind nämlich noch sehr lange in der Mitte der nunmehr unpaaren Pharyngealtasche zu erkennen, obgleich sie sehr viel kleiner geworden sind. Ihr Protoplasma condensirt sich so zu sagen, so dass die Zellkörper einen viel geringeren Raum als vorher einnehmen (Taf. 17 Fig. 121). Endlich scheinen diese Zellen ganz und gar den Charakter der übrigen Elemente des Pharyngealepithels zu erhalten und entziehen sich so der Beobachtung.

Die Wände der Pharyngealtasche dehnen sich nun allseitig, besonders aber oben und auf beiden Seiten aus, wobei jedoch nirgends eine Abtrennung der Taschenränder vom Stomodäalepithel oder eine secundäre Verlöthung mit dem Entoderm oder mit den Rändern der primären Mundöffnung zu bemerken ist. Der ganze Darm bleibt eben vollkommen intact, und das Stomodäalepithel geht keineswegs zu Grunde, sondern unterliegt bloß einer durchgreifenden Metamorphose. Die sich hier abspielende Umwandlung beruht nämlich

darauf, dass sich die Wandungen der Pharyngealtasche zu einem cylindrischen Gebilde ausglätten und auf diesem Wege die Schlundröhre herstellen, deren untere Wand das vorläufig noch unveränderte Wimperepithel des larvalen Vorderdarmes bildet. Wie wir weiter sehen werden, umgibt sich der Schlund von außen mit einer Schicht eigenthümlicher Muskelzellen, und zwar so, dass nur ein schmaler Längsstreifen an der Unterseite davon frei bleibt. Dadurch erhalten die Pharynxwände in ihrer ganzen übrigen Ausdehnung eine weit bedeutendere Festigkeit als alle anderen Abschnitte des Vorderdarmes, so dass die letzteren, da sie in der engen, primären Leibeshöhle keinen genügenden Raum mehr für sich finden, zeitweilig nach innen in das Lumen des Schlundrohrs hineingestülpt werden. Dann erscheinen sie an Schnitten thatsächlich als »eine vielfach gefaltete dicke Haut in der Schlundhöhle«, die von KLEINENBERG irrtümlich für das abgetrennte, dem Untergange geweihte Wimperepithel des Larvenösophagus gehalten wurde.

Der vordere und der größte Theil des unteren Abschnittes vom Stomodäalepithel verliert nachträglich seine Flimmerhaare und verwandelt sich in das ganz flache Epithel der definitiven Mundhöhle (*Oh*). Die Wandungen der letzteren sind beim ausgebildeten Wurme sehr dünn, zugleich aber außerordentlich umfangreich, wie das auch von vorn herein zu erwarten ist, wenn man in Betracht zieht, dass dieselben den durch die Mundöffnung vorgeschnehten Pharynx seiner ganzen Ausdehnung nach von außen zu bedecken haben. Wenn dagegen der Rüssel (*P*) — denn diese Rolle spielt eben hier das Schlundrohr — eingezogen ist und sich in Ruhe befindet, so wird das Mundhöhlenepithel theils vor, theils unter demselben verschiedenartig zusammengefaltet (Taf. 17 Fig. 122, 123).

Ein geringer Rest vom unteren Längsstreifen des ursprünglichen Stomodäalepithels, welcher sich zwischen den zusammenrückenden, unteren Rändern der Pharygealtaschenwandung eine Zeit lang unverändert erhält, scheint später in ähnlicher Weise wie längs der Mittellinie an der Oberseite des Schlundrohrs den Charakter der inneren Epithelwand des definitiven Pharynx anzunehmen.

Und auch der hintere Abschnitt des primären Vorderdarmes, welcher das Schlundrohr mit dem Entoderm verbindet, bleibt vollkommen erhalten. Er verwandelt sich endgültig in den dünnwandigen Ösophagus des Wurmes, der zwar ziemlich kurz, immerhin aber lang genug ist um bei Ausstülpung des Rüssels ein allzu straffes Recken des Mitteldarmes zu verhüten. Wenn der Rüssel eingezogen

ist, so bildet der Osophagus ebenfalls Falten, die theils in die Schlundhöhle, theils ins Darmlumen zu liegen kommen.

Von einer Substitution des primären Vorderdarmes der Larve durch ein secundäres Organ, d. h. den Pharynx des ausgebildeten Wurmes, begleitet von einer totalen Rückbildung des ersteren, wie das KLEINENBERG behauptet hat, kann somit nicht die Rede sein. Das Stomodäalepithel behält seine ursprüngliche Continuität permanent bei und liefert durch einfache, histologische Metamorphose die bleibenden, epithelialen Wandungen der definitiven Mundhöhle, des Schlundes oder Rüssels und der kurzen Speiseröhre.

#### Der Bau des ausgebildeten Schlundes.

Vor Allem muss ich hier bemerken, dass die von mir untersuchten Exemplare von *Lopadorhynchus* wohl schon im Allgemeinen die ausgebildete Form, jedoch noch nicht die endgültigen Größendimensionen erreicht hatten; es waren also keine ausgewachsenen, sondern bloß junge Würmer, die aber die Larvenmetamorphose schon hinter sich hatten, und bei denen daher keine wesentlichen Organisationsveränderungen wenigstens im vorderen Körperabschnitte mehr zu erwarten waren.

Auf einem Querschnitt durch den mittleren Theil des ausgebildeten Schlundes hat das Lumen desselben die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Basis nach oben, die Spitze nach unten gerichtet ist. Das Pharyngealepithel, das aus der inneren Zellenlage der zweischichtigen, sackförmigen Schlundanlagen hervorgegangen ist, bildet drei verdickte Längsstreifen, welche die Mitte der drei Seiten des Dreiecks einnehmen. Im Bereich dieser leistenförmigen Epithelverdickungen sind die Zellkerne dicht gedrängt, und in einigen Zellen bemerkt man ziemlich große Vaeuolen, in Folge dessen dieselben lebhaft an die einzelligen Drüsen der Haut erinnern. Was ihr Inhalt ist, weiß ich nicht; doch scheinen mir die Leisten keineswegs hart zu sein, wie das KLEINENBERG annahm. Eine derartige Beschaffenheit derselben würde jedenfalls der Ausstülpung des Rüssels in sehr bedeutendem Maße hinderlich sein, und zwar um so mehr, als das innere Epithel des Schlundes in den drei Winkeln des dreieckigen Pharynxlumens<sup>7</sup> durchaus nicht unterbrochen, sondern nur sehr stark verdünnt ist, folglich sich noch mehr auszudehnen kaum fähig sein dürfte.

Die Ausdehnung der Innenschicht der Rüsselwand, die beim Vorschneellen des Schlundes unvermeidlich erscheint, kann meiner Meinung nach eben nur im Bereich der verdickten Stellen stattfinden, wo die Zellen dichter zusammengedrängt liegen. Dabei würden die Elemente, die im Ruhezustande des Rüssels eine schmale und hohe Gestalt haben, eine breite und flache Form annehmen.

Auf der beigefügten Abbildung (Taf. 17 Fig. 122), die einen Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Schlundes darstellt, erscheint dessen Lumen nur in den beiden oberen Ecken des Dreiecks abgeschlossen, während nach unten die Schlundhöhle mit der Mundhöhle (*Oh*) communicirt. In diesem Schnitte tritt die Continuität des inneren Pharyngealepithels (*P*), so wie dessen histologische Beschaffenheit, wie sie eben beschrieben wurde, deutlich zu Tage. An der Übergangsstelle der bezeichneten Zellschicht in das flache, dünne Epithel der Mundhöhle haben die Zellen ein ganz besonderes Aussehen. Sie sind hier sehr hoch und breit; ihre Kerne sind an die Basalfläche verlegt, und das helle Protoplasma enthält eine Menge glänzender Granula (*dr*, Taf. 17 Fig. 122, 123). Diese Elemente haben jedenfalls die Bedeutung einzelliger Drüsen. Da sie bei der Ausstülpung des Rüssels an dessen freien Vorderrand zu liegen kommen, so wird ihr Secret, vielleicht eine klebrige Masse, wahrscheinlich beim Fange und Festhalten der Beute eine gewisse Rolle spielen.

Die großen Drüsenzellen des Rüssels hat auch KLEINENBERG auf seiner Fig. 45, welcher unserer Abbildung (Taf. 17 Fig. 122) vollkommen entspricht, dargestellt. KLEINENBERG hatte jedoch die an dieser Stelle bestehende Communication des Pharynxlumens mit der Mundhöhle nicht bemerkt. Eben so wenig hatte er hier die Mundhöhle erkannt, obgleich sie in seiner Abbildung als ein schmaler Spalt nach innen von dem schmalen, quergestrichelten, bogenförmigen Streifen, der den Schlundapparat von unten her umgreift, eingezeichnet ist. Dieser bogenförmige Streifen ist nun nichts Anderes als die ventrale Mundhöhlenwand. Außerdem ist er über die Bedeutung der beiden seitlichen, vielkernigen Gewebsmassen, durch welche in seiner Abbildung die von den Buchstaben *sns* ausgehende Punktlinie hindurchzieht, und in welche nach seiner Darstellung die Schlundnerven eintreten, die von den Seitenlappen des Unterschlundganglions herkommen sollen, nicht ins Klare gekommen. Ein Vergleich mit unserer Abbildung zeigt uns, dass ein Theil der von KLEINENBERG an den besagten Stellen gezeichneten Kerne dem stark

gefalteten, flachen Mundhöhlenepithel (*Oh*), sowie den ihm von außen anliegenden Muskelementen angehört. Gleich darüber sieht man jederseits die querdurchschnittenen Pharyngealnerven (*Pn*) mit den sie begleitenden Ganglienzellen (*gP*) und neben ihnen näher zu den Wänden des Schlundrohrs befinden sich die Durchschnitte der zwei lateralen DrüsenSchläuche (*Pd*), die hier in der Nähe in den Darmcanal einmünden.

Mit Ausnahme der Stelle, wo die beschriebenen einzelligen Drüsen (*dr*) liegen, ist das Pharyngealepithel überall ziemlich flach und unterscheidet sich folglich nur wenig vom Epithel sowohl der Mundhöhle, als auch des Ösophagus. Der Hauptunterschied der Wandungen dieser drei Vorderdarmabschnitte beruht vor Allem auf dem Vorhandensein einer ziemlich dicken Zellschicht, die das Schlundrohr von außen umgiebt und von KLEINENBERG irrthümlich als eigentliches Schlundepithel gedeutet worden ist. In Wirklichkeit haben nun diese Elemente, wie wir gleich sehen werden, die Bedeutung einer besonderen, radialen Muskulatur des Rüssels.

Die bezeichnete Gewebsschicht (*Pmi*) besteht aus hohen prismatischen Muskelzellen, deren Längsachsen senkrecht auf der äußeren Oberfläche des Schlundrohrs stehen oder, was dasselbe ist, eine den Radien des letzteren parallele Richtung haben. Daher können diese Elemente in ihrer Gesamtheit als Radiärmuskulatur des Schlundes bezeichnet werden. Den Achsentheil einer jeden dieser Zellen nimmt hier der unveränderte Plasmarest mit dem Kern in der Mitte ein, während um denselben herum die feinen, glänzenden Muskelfibrillen eine contractile, periphere Mantelschicht herstellen, die das längsstreifige Aussehen der Zellen verursacht. Indem die Zellen mit ihrer Basis der glatten Schlundoberfläche aufsitzen und alle gleiche Höhe haben, sind sie einem hohen Cyliinderepithel thatsächlich sehr ähnlich (Taf. 17 Fig. 122).

Nach außen ist die Radiärmuskulatur des Schlundes von einer dünnen Ringmuskelschicht bedeckt, und darauf folgen einige schwach entwickelten Längsmuskelbänder (*Pma*). Die beiden letzteren Schichten sind auch den Wänden der Mundhöhle und des Ösophagus eigen, und Alles zusammen wird sowohl hier als auch am Rüssel von dem allen inneren Organen zukommenden Peritonealepithel (*p*) umhüllt.

Endlich ist noch ein recht complicirtes System von Rüsselretractoren, die von der äußeren Körperbedeckung frei durch die Leibeshöhle zum Pharynx ziehen, vorhanden.

Die Innervirung des Schlundes hat KLEINENBERG in folgender Weise dargestellt. An beiden Seitenflächen des Pharynx ziehen zwei Längsnerven hin, die eine recht ansehnliche Anzahl in das Gewebe der Rüsselwand eingestreuter Ganglienzellen begleitet. Die beiden Stämme sollen vermittels zweier Wurzelstränge, welche die Ringmuskelschicht des Schlundes durchsetzen, mit den unteren Schlundganglien in Verbindung stehen. Dabei hebt KLEINENBERG noch besonders hervor, dass er nicht ein Paar Muskeln für Nerven gehalten habe, dass ihm die beiden, neben den Unterschlundganglien zwischen der ventralen Körperwand und dem Pharynx ausgespannten Muskelbänder sehr wohl bekannt gewesen, und dass die besagten Nervenwurzeln diesen Muskeln an der Hinterseite fest angelagert seien.

Eine derartige Verbindung der Schlundnerven mit dem ersten Paare der Bauchmarkganglien habe ich nicht zu constatiren vermocht; abgesehen davon, erscheint aber diese Verbindung, wie sie mein Vorgänger beschrieben hat, auch nicht denkbar. Was KLEINENBERG hier als Ringmuskelschicht des Schlundes bezeichnet hat, ist nämlich nichts Anderes als die ventrale Mundhöhlenwand, wie ich bereits oben festgestellt habe. Hiernach müssten, um nach KLEINENBERG's Abbildung (Fig. 45) zu urtheilen, die Pharyngealnerven (*sns*), bevor sie zu den Geweben des Schlundes gelangen, nicht allein die Mundhöhlenwand durchsetzen, sondern sogar eine Strecke weit frei durch die Mundhöhle ziehen. Das ist natürlich nicht möglich.

Die beiden seitlichen Längsnervenstämme des Schlundes (*Pn*) sind in der That vorhanden und geben eine Reihe von Nebenästen ab. Nach vorn hin werden sie allmählich stärker und gehen schließlich auf die Wand der Mundhöhle über. An dieser Stelle sind die Schlundnerven von kleinen Nervenzellen umgeben, die ein Paar Pharyngealganglien (*gP*) bilden (Taf. 17 Fig. 122, 123); sich noch etwas mehr nach vorn hin fortsetzend, sind sie an der vorderen Mundhöhlenwand durch eine Quereommissur unter einander verbunden. Weiter habe ich an meinen Präparaten den Verlauf der Nerven nicht verfolgen können, doch glaube ich, dass sie hier irgendwo aus den Hirnconnectiven austreten müssen, wie das bei sehr vielen Anneliden der Fall ist. Außerdem haben wir gesehen, dass eine solche nervöse Verbindung zwischen den Hirnconnectiven und den Schlundanlagen schon bei der Larve besteht, wo sich von den ersteren auf dem Niveau des äquatorialen Ring-systems ein Paar Stämmchen (*Pnu*) abzweigt, das von uns als

untere Pharyngealnerven bezeichnet worden ist (Taf. 14 Fig. 40). Diese Nerven treten gerade an denjenigen Theil der oberen Stomodäumwand heran, welcher die beiden Schlundsäcke trägt und sich nachher in das Mundhöhlenepithel verwandelt.

Nach KLEINENBERG soll das Schlundnervensystem »ein abgelöstes Stück« vom Bauchstrange vorstellen. Das halte ich für sehr unwahrscheinlich, da ich die Bildung von Nervenzellen in den Wandungen der Schlundanlage selbst beobachtet habe, wo, wie wir sehen werden, zugleich auch primäre Sinnesorgane vorhanden sind.

### Die Entwicklung der Muskulatur des Vorderdarmes.

Oben habe ich gezeigt, dass diejenigen Neuromuskelanlagen, die sich im Larvenintegument in der Nähe des Stomodäums befinden, gegen das letztere hin eine gewisse Anzahl primärer Muskelzellen ausscheiden. Hierher gehören die stomodäalen Neuromuskelanlagen (*unmv*) der unteren Ringnerven, die pharyngealen Anlagenpaare am unteren und oberen Rande des Prototrochs (*uPnm*, *oPnm*) und die äquatorialen Neuromuskelanlagen der Hirnconnective (*Unmv*), welche ebenfalls einen Theil ihrer Myoblasten an den Vorderdarm abgeben (Taf. 13 Fig. 36—38; Taf. 14 Fig. 40). Auf diese Weise kommt ein reichliches Zellmaterial für die Bildung der Muskulatur der Mundhöhle und des Ösophagus zu Stande.

Hierbei werden jedoch bei Weitem nicht alle Myoblasten aufgebraucht, die in den aufgezählten Neuromuskelanlagen ihren Ursprung nehmen. Eine recht erhebliche Menge derselben schließt sich nämlich den beiden Schlundsäcken (*P*) an und bildet auf deren Oberfläche eine lockere Schicht größtentheils spindelförmiger, dunkelkerniger Elemente (*Pmu*), welche ziemlich lange in diesem halbdifferenzirten Zustande verharren (Taf. 15 Fig. 53; Taf. 16 Fig. 88; Taf. 17 Fig. 118—120). Manchmal findet man hier Mitosen, so dass also in diesem Falle die jungen Muskelzellen sich durch Theilung vermehren, was oben auch schon erwähnt wurde.

Allmählich nimmt die beschriebene Zellanhäufung an Dicke zu und verwandelt sich in eine ziemlich compacte, deutlich geschichtete Masse, welche den aus der Vereinigung der paaren Schlundanlagen hervorgegangenen taschenförmigen Anhang des Vorderdarmes von außen umgibt (Taf. 17 Fig. 121). Diese Zellmasse liefert nun die ganze Muskulatur des Schlundes, doch haben sich derselben

inzwischen noch Elemente anderen Ursprungs beigelegt, die ihre innerste, dem Pharyngealepithel unmittelbar angrenzende Schicht bilden und schon jetzt ein anderes Aussehen als die Zellen der äußeren Lagen annehmen.

Die Außenschicht der Schlundanlage von *Lopadorhynchus* war auch meinem Vorgänger sehr gut bekannt. Doch hatte KLEINENBERG weder deren Herkunft noch das weitere Schicksal derselben richtig verstanden, indem er meinte, dass diese Zellmassen durch Abspaltung vom Epithel der Schlundsäcke gebildet würden und sich nachträglich in das vermeintlich äußere Epithel des definitiven Pharynx verwandelten. Das letztere hat sich nun, wie ich oben aus einander gesetzt habe, als eine besondere Radiärmuskelschicht des Rüssels erwiesen.

Als ich die vorhin aufgezählten Neuromuskelanlagen entdeckte, welche Myoblasten an das Stomodäum hin abgeben, glaubte ich, dass sich die ganze Außenschicht der Schlundanlage aus Elementen derartigen Ursprungs zusammensetze. Noch aus Neapel theilte ich KLEINENBERG diese Ansicht, sowie meine übrigen, damals noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen über die Entwicklung und den Bau des Schlundes von *Lopadorhynchus* mit, worauf er mir in einem Briefe vom 13. Juni 1889 Folgendes erwiderte:

»In Betreff des Baues und der Entwicklung des Schlundes erlaube ich mir dagegen meine Angaben zunächst noch aufrecht zu erhalten. Ich weiß nicht, ob Sie ganz erwachsene *Lopadorhynchus* untersucht haben — bei diesen fand ich, wenn der Schlund stark erweitert war, recht weite Strecken zwischen den Leisten oder Wülsten, auf denen keine Zellen (das würde nichts bedeuten!) aber auch keine Kerne sich erblicken ließen. Doch gebe ich die Möglichkeit zu, dass dennoch äußerst dünne Elemente vorhanden sind: ich legte auf die Sache kein besonders großes Gewicht. Dass der Umstand Ihnen aber von Wichtigkeit ist, begreife ich — Sie wollen die Muskeln der äußeren Schicht nicht frei endigen lassen. Aber sind es wirklich Muskeln? Dass an der entsprechenden Stelle bei einigen Syllideen z. B. Fasern vorkommen, die Muskeln sein können, habe ich auch bemerkt, doch die contractile Natur dieser Schicht bei *Lopadorhynchus* bezweifle ich. Und ehe ich mich überzeugt habe, dass meine Präparate in dieser Hinsicht sehr unnatürlich verändert waren, halte ich auch daran fest, dass diese Schicht durch Abspaltung von den ursprünglichen Anlagen des Schlundes und nicht durch Auflagerung entsteht.«

Ich hielt es für meine Pflicht, diese letzte Äußerung des mir sehr befreundeten und von mir hoch geschätzten Forschers, von dessen Hinscheiden ich Kenntnis erhielt, als die russische Ausgabe meiner Arbeit sich gerade im Druck befand, hier wörtlich wiederzugeben.

Bezüglich der innersten Lage des Zellmaterials, das sich auf der Oberfläche der Schlundsäcke ansammelt, war ich nachher lange Zeit ungefähr derselben Ansicht wie KLEINENBERG, ohne jedoch für deren Bildung einen einfachen Delaminationsprocess anzunehmen. Es schien mir nämlich, dass die besagten Elemente in situ entständen, indem sie einzeln aus dem Epithel der Schlundanlagen auswanderten, um sich zwischen diesem Epithel und der äußeren Masse von Myoblasten, die aus den benachbarten Neuromuskelanlagen des Integuments hierher gelangt sind, zu einer einfachen Schicht anzuordnen. Später jedoch, nachdem ich den wahren Sachverhalt bei einer anderen, für die betreffende Untersuchung weit günstigeren Larvenform kennen gelernt hatte, habe ich mich auch bei der *Lopadorhynchus*-Larve von der Irrthümlichkeit dieser Ansicht überzeugt. Eine Auswanderung von primären Muskelzellen aus dem einschichtigen, ectodermalen Epithel der Schlundanlage findet zwar thatsächlich statt, allein nicht an deren ganzer Oberfläche, wie ich anfangs glaubte, sondern nur an gewissen, ganz bestimmten Stellen.

Im jungen Pharyngealepithel fand ich seitlich neben der Mittellinie zwei Gruppen mittelgroßer, birnförmiger Nervenzellen ( $nx$ ), an welche die beiden kurzen, oberen Schlundnerven ( $Pno$ ) der Larve herantreten, die vom Ringnerven des Prototrochs ( $Rn$ ) ausgehen. Die bezeichneten Zellen liegen genau an der Stelle, wo die Schlundanlage ( $P$ ) mit dem Stomodäum ( $VD$ ) zusammenhängt (Taf. 17 Fig. 118, 120, 121). Hier befinden sich nun zwei Bündel von Sinneszellen, neben welchen Myoblasten aus den Elementen des Pharyngealepithels gebildet werden. In älteren Stadien, die etwa den Fig. 8 und 9 der Arbeit KLEINENBERG's entsprechen, treten die eben beschriebenen Verhältnisse vollkommen klar zu Tage. Dort erkennt man ganz deutlich ein Paar typischer Neuromuskelanlagen, welche an die Anlage des dorsalen, medianen Drüsenschlauches jederseits unmittelbar angrenzen, sowie den Zusammenhang ihrer Sinneselemente mit den oberen Schlundnerven. Leider habe ich es versäumt, eine Abbildung von diesen Organen anzufertigen.

Die hier entstehenden Myoblasten breiten sich in einer ein-

fachen, aber continuirlichen Schicht auf der ganzen Oberfläche des sich entwickelnden Schlundes aus, indem sie sich unter den spindelförmigen, jungen Muskelzellen der äußeren Lagen hindurchdrängen. Da vermehren sich nun die aus dem Pharyngealepithel hervorgegangenen, contractilen Elemente auch noch durch Theilung, worauf die nicht selten vorkommenden Kernmitosen hindeuten.

In den basalen, dem Epithel des Schlundes zugewandten Theilen der eben besprochenen Myoblasten erscheint bald eine glänzende Strichelung des Protoplasmas, worauf die Kerne eine länglich ovale Form und zugleich eine derartige Lage annehmen, dass ihre Längsachse senkrecht gegen die Oberfläche des jungen Pharynx gerichtet erscheint. Die glänzenden Fasern verlängern sich nach und nach in derselben Richtung, bis sie die Zellen ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, und verwandeln sich so in jene Muskelfibrillen, auf denen das längsstreifige Aussehen der prismatischen Elemente der radiären Schlundmuskulatur (*Pm*) beruht (Taf. 17 Fig. 122).

Wenn ich nicht irre, so entstehen Elemente für die Radiärmuskelschicht auch noch seitlich an den unteren Rändern der Schlundanlagen. Das ist um so wahrscheinlicher, als hier im ausgebildeten Rüssel zwei Bündel von Sinneszellen vorhanden sind, an die von den Schlundganglien (*gP*) her ein Paar Zweige der Pharyngealnerven (*Pn*) herantreten (Taf. 17 Fig. 122).

Somit entsteht die Radiärmuskulatur des Rüssels aus dem ectodermalen Epithel der Schlundanlage, indem die betreffenden Myoblasten in besonderen Neuromuskelanlagen gebildet werden, die sich als einfache Sinnesorgane des Vorderdarmes erweisen.

Die oberflächlichen Schichten der äußeren Zellmassen der Schlundanlage gehen, wie wir sahen, aus anderen Bildungsherden hervor. Ihre länglichen Zellkerne liegen im Allgemeinen parallel zur Oberfläche der Schlundsäcke, später des Schlundrohrs, und in den Myoblasten selbst werden die Muskelfibrillen in zwei Hauptrichtungen ausgeschieden. So entstehen aus ihnen die schwache Ringmuskelschicht und die Längsmuskelbänder des Rüssels, sowie dessen Retractoren. An der Bildung der letzteren betheiligen sich außerdem aber noch Muskelzellen, die sich in den benachbarten, peripheren Neuromuskelanlagen entwickeln und sich zwischen der Haut und dem Schlundrohre ausspannen.

## Die Anhangsdrüsen des Schlundes.

Die Entwicklung der drei langen, drüsigen Anhänge des Pharynx habe ich selbst nicht verfolgt. Dennoch bin ich mit der KLEINENBERG'schen Darstellung der endgültigen Differenzirung dieser Organe nicht einverstanden; derselben widerspricht ihr definitiver Bau, der von meinem Vorgänger auch nicht richtig gedeutet worden ist.

Die Lagebeziehungen und das allgemeine Aussehen der in Rede stehenden Gebilde sind schon seit den ersten Untersuchungen der Gattung *Lopadorhynchus* durch GRUBE und CLAPARÈDE bekannt. Diese Organe stellen im ausgebildeten Zustande drei außerordentlich lange, cylindrische Anhänge (*Pd*) vor, die dort in die Mundhöhle (*Oh*) einmünden, wo das Pharyngealepithel (*P*) in die Wandung der ersteren übergeht. Der eine Anhang ist dorsal median, während die beiden übrigen lateral und mehr an der ventralen Seite des Rüssels gelegen sind. Die beiden letztgenannten Organe öffnen sich in den bezeichneten Abschnitt des Vorderdarmes dicht neben den oben beschriebenen, großen, körnigen Drüsenzellen (*dr*) des vorderen Rüsselendes (Taf. 17 Fig. 122, 123). Von hier aus erstrecken sich die langen Drüsenanhänge weit nach hinten durch mehrere der vorderen Rumpfsegmente und liegen hier vollkommen frei in der Leibeshöhle.

Nach KLEINENBERG's Auffassung sollen die Schlundanhänge hohle Schläuche vorstellen, deren Wände aus einer einzigen Schicht dünner, plattenförmiger Elemente bestehen, während »das eigentliche Secretionsgewebe« im blinden Schlauchende »eine compacte Masse« bilde. »Doch findet man selten«, sagt KLEINENBERG weiter, »ein wirkliches Lumen in der Drüse; gewöhnlich ist der ganze Ausführungsgang prall mit den, von den Zellen am Grunde ausgeschiedenen Fäden erfüllt, die schon CLAPARÈDE beschrieben hat.«

In der That lässt sich in den drei Schlundanhängen kein Lumen erkennen, jedoch aus einem anderen Grunde, als KLEINENBERG glaubte. Die genannten Organe sind nämlich vollkommen compacte Gebilde und bestehen aus einer großen Anzahl außerordentlich langer, dünner Drüsenzellen (*Pd*), die fest an einander gelegt und parallel zur Längsachse der cylindrischen Anhänge angeordnet sind. Dieses Verhalten ist eine der Ursachen, warum die Inhaltsmasse der Schläuche bisher für fibrillär gehalten wurde. Die Länge der einzelnen Zellen ist verschieden, so dass man am vorderen Ende der Organe, wo deren eine recht ansehnliche

Zahl die Innenfläche des Pharyngealepithels erreicht (Taf. 17 Fig. 123), auf dem Querschnitte stets eine bedeutend größere Menge querdurchschnittener Drüsenelemente antrifft, als weiter hinten (Taf. 17 Fig. 124 *a—d*).

Ganz am Hinterende (*d*) der Anhänge ist die Anzahl der Zellen sehr gering, doch erscheinen sie hier auf dem Querschnitte recht groß, enthalten eine ansehnliche Menge feinkörnigen Protoplasmas und einen großen, runden Kern mit deutlichem Nucleolus und einigen dunklen Chromatinkörpern. Ich denke, diese Elemente stellen denjenigen Theil des Gewebes vor, wo durch Theilung neue Zellen entstehen, die dann von hier aus allmählich nach vorn hin vorrücken, um an die Stelle der außer Thätigkeit gesetzten Drüsenzellen zu treten. In einiger Entfernung vom Hinterende der Schläuche (*c*) sind die Zellen immer noch ziemlich groß, beginnen aber bereits sich in die Länge zu strecken. Dabei ist ihr histologischer Charakter schon ein anderer: der Kern ist kleiner geworden, etwas abgeflacht und an die Zellwand verschoben; das Protoplasma hat nur in einigen Elementen sein körniges Aussehen bewahrt, während es in den übrigen Zellen heller geworden ist und sich in eine durchsichtige, homogene Masse verwandelt hat. Alle Elemente scheinen nun von einer dünnen, aber festen Zellmembran umgeben zu sein, welche ein Zusammenfließen des in den einzelnen Zellen enthaltenen, flüssigen Inhalts verhindert. Dasselbe ist auch auf der ganzen übrigen Strecke bis zum Vorderende der Pharyngealanhänge hin der Fall. Noch weiter nach vorn (*b*, *a*) werden die mit demselben hellen Secret angefüllten Zellen immer länger und dünner, wobei ihre wandständigen Kerne einen ganz dunklen Farbenton und eine ganz flache Form annehmen und sich ebenfalls stark in die Länge ausziehen. Die langen Endstücke der Drüsenelemente sind schließlich sehr dünn geworden; zu einem cylindrischen Bündel vereinigt, versenken sie sich in das Pharyngealepithel und gelangen auf diese Weise bei Ausstülpung des Rüssels mit der Außenwelt in Berührung (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Die Entleerung des Drüsensecrets wird wahrscheinlich durch Platzen der Zellwand am freien Ende der Zellen bewerkstelligt, wonach die betreffenden Elemente vermuthlich zu Grunde gehen. Eine Erneuerung ihrer Thätigkeit halte ich für kaum möglich, da sich in den vordersten Zellen auch nicht eine Spur unveränderten Protoplasmas nachweisen lässt.

Von außen sind die Schlundanhänge ihrer ganzen Länge nach

von einer dünnen, ununterbrochenen Schicht glänzender Muskelfasern umgeben, die sich in gestreckten Spiralgängen um die centrale Zellmasse winden. Und hierin liegt der zweite Grund dafür, dass bei Beobachtung der langen Drüsenanhänge des Pharynx in toto deren Inhaltsmasse für fibrillär gehalten werden konnte. Die einzelnen Muskelfasern (*m<sub>x</sub>*) sind mit langgestreckten, dunklen Zellkernen versehen, die auf Schnitten sehr gut zu erkennen sind (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Die beschriebene muskulöse Hülle der Pharyngealdrüsen wird jedenfalls, wie das auch KLEINENBERG für das vermeintliche Außenepithel dieser Organe annahm, aus der äußeren Zellschicht der Schlundanlagen entstehen, jedoch meiner Ansicht nach nur aus jenen oberflächlichen Myoblasten, die von den benachbarten Hautneuromuskelanlagen herrühren, denn sie entspricht der dünnen Ringmuskelschicht des Rüssels. Die Contractionen dieser Spiralfaserschicht werden nun auf die Drüsenzellen einen derartigen Druck ausüben, dass deren Inhalt gegen das Vorderende der Schlundanhänge hingedrängt wird, in Folge dessen die Zellmembran am freien Ende der Elemente platzen, und das Drüsensecret sich nach außen ergießen muss.

Nach außen von der Muskelschicht befindet sich endlich noch ein dünnes Peritonealepithel (*p*), welches somit die äußerste Hülle der Pharyngealanhänge bildet. Diese stammt, wie überall, offenbar von den Mesodermsomiten her. Die Peritonealschicht ist an ihren Kernen zu erkennen, die eine flache, ovale Gestalt haben und, wenn man sie von der Fläche betrachtet, sehr viel heller sind als die Kerne der Muskelfasern (Taf. 17 Fig. 123, 124).

Was das Drüsensecret betrifft, so dürfte es vielleicht eine toxische Wirkung auf die Beuteobjecte ausüben, die der pelagische Raubwurm mit seinem kräftigen, muskulösen Rüssel ergreift.

#### Das sogenannte Bauchschild.

Im Vorhergehenden ist mehrfach von einem besonderen, ectodermalen Organ die Rede gewesen, das nach KLEINENBERG's Auffassung ein larvales Skeletgewebe vorstellen soll und von ihm als Bauchschild bezeichnet worden ist. Dieses Gebilde (*Bs*) hat eine annähernd herzförmige Gestalt und liegt im vorderen Theile an der Bauchseite der unteren Hemisphäre der Larve. Mit seiner vorderen Breitseite stößt es an die untere Stomodäumwand an und sperrt mit

seinen Seitentheilen die beiden Bauchplatten aus einander, die es später, wenn sie median zusammenrücken, hier zum Theil von der Körperoberfläche in die Tiefe zurückdrängt (Taf. 14 Fig. 39, 41).

Die Structur des Bauchschildes stellte sich KLEINENBERG eben so wie beim Kopfschilde vor. Er meinte nämlich, dass auch hier die Hauptmasse des Gewebes, das nach außen vom Ectoderm des Integuments bedeckt sei, aus großen, blasigen Zellen bestehe, die mit einem flüssigen Inhalte angefüllt seien und durch gegenseitigen Druck eine polyedrische Gestalt angenommen hätten.

Außerdem beschrieb KLEINENBERG noch eine besondere, median in die Masse des Bauchschildgewebes eingesenkte Bauchdrüse, die aus langen, kolbigen Elementen mit dünnen, peripheren Enden und großen, ovalen Zellkernen zusammengesetzt sei. Ihr Protoplasma soll sich gewöhnlich dunkel färben und bald eine Menge »eckiger Concremente« enthalten, bald heller oder »fast homogen, aber stark lichtbrechend« erscheinen. Die verlängerten, dünnen Außenenden der Drüsenzellen sind schräg nach vorn gerichtet und enden alle zusammen am Boden einer röhrenförmigen, mit Flimmerhaaren ausgekleideten Integumentvertiefung. Dieses Röhrechen, an dessen Grunde Ersatzzellen entstehen sollen, öffnet sich dicht hinter dem Munde nach außen. KLEINENBERG hielt es für möglich, dass das ganze Gebilde, dessen Zellen in Folge ihrer Konkreme »an manche Nierenepithelien wirbelloser Thiere« erinnern, die bei der *Lopadorhynchus*-Larve fehlenden Nephridien functionell ersetze.

Die Lage des »Bauchschildes« und der »Bauchdrüse«, so wie den Bau der letzteren hat KLEINENBERG im Allgemeinen richtig beschrieben; allein auch hier hatte er die Structur des ersten von diesen beiden Gebilden, die meiner Beobachtung nach zusammen ein einheitliches Drüsenorgan vorstellen, nicht richtig erkannt.

Wie beim sog. Kopfschilde, so erreichen auch in diesem Falle alle Elemente mit ihren distalen Enden die äußere Körperoberfläche im Bereiche der medianen Hauteinsenkung. Die mittleren Zellen des Organs, welche die KLEINENBERG'sche Bauchdrüse (*Bd*) vorstellen, endigen in der Tiefe dieser trichterförmigen Grube, während beiderseits von ihnen die Enden derjenigen Elemente an die Trichterwandung herantreten, die das sog. Bauchschild (*Bs*) bilden. Alle diese Zellen sind an ihren Innenenden kolbig verdickt und nach außen in einen dünnen, peripheren Fortsatz ausgezogen. Ihre Anordnung ist eine derartige, dass die medianen Zellen gerade nach

hinten gerichtet sind, die lateralen Elemente aber nach beiden Seiten aus einander weichen, wesshalb sie an Sagittalschnitten quer durchschnitten erscheinen (Taf. 14 Fig. 39, 41; Taf. 16 Fig. 96—99; Taf. 17 Fig. 100, 108—110, 117).

Die Zellen, welche die Hauptmasse des Schildes bilden, sind mit einem durchsichtigen, homogenen Inhalt angefüllt. Das eigentliche Protoplasma ist hier auf ein unregelmäßiges, lockeres Netzwerk reducirt, dessen äußerst zarte Fäden an der Zellmembran haften. Die meist wandständigen Kerne erscheinen gleichsam zusammengedrückt und weisen die verschiedensten, eckigen Formen auf. Diese Elemente haben meiner Meinung nach schon die Endphase ihrer Drüsenthätigkeit erreicht und sind bereit, ihr Secret nach außen zu entleeren, was vermuthlich durch Zerreißen der Zellwand am freien, peripheren Zellende erfolgt. Eine Wiederherstellung der Zellen zu erneuter Thätigkeit halte ich auch hier für unwahrscheinlich.

Die medianen Elemente haben ein ganz anderes Aussehen, wie das auch KLEINENBERG richtig erkannt hatte. Sie besitzen einen ovalen oder runden Vollkern, der mit deutlichen Chromatinkörnern und einem ziemlich großen Nucleolus ausgestattet ist. Ihr helles Protoplasma enthält eine Menge glänzender Granula, die zu gewundenen Strömungsfiguren dicht an einander gereiht sind. Diese Zellen erscheinen niemals so prall aufgebläht, wie die vorhergehenden. Zwischen beiden Zellarten findet man aber eine Reihe von Übergangsformen, welche seitlich gleich neben den mittleren Elementen liegen. Den letzteren in der allgemeinen Färbung ihres Protoplasmas sehr ähnlich, zeigen sie jedoch nicht mehr deren Strömungsfiguren und Granula, die hier gleichsam gequollen und zu einer halbflüssigen, nur noch theilweise körnigen Inhaltsmasse zusammengeflossen sind.

Hiernach glaube ich nicht zu irren, wenn ich die medianen Zellen als Elemente auffasse, die am Beginn ihrer Drüsenthätigkeit sind. In dem Maße, wie in ihnen das Secret reift, rücken die Zellen immer mehr nach beiden Seiten und ersetzen auf diese Weise die äußersten, lateralen Bauchschildelemente, die ihren Inhalt bereits entleert haben. An Stelle der ersteren mögen aber neue treten, die wahrscheinlich durch Theilung aus denjenigen medianen Zellen hervorgehen, in welchen die Secretion noch nicht begonnen hat.

Die Flimmerhaare, welche man in der äußeren, trichterförmigen Einsenkung des Bauchschildes beobachtet, sind durchaus kein speci-

fisches Eigenthum dieses Drüsenorgans. Sie gehören vielmehr den Elementen des Bauchwimperstreifens (*Bw*) an, der sich vom Flimmerepithel des Mundes (*Oh*) längs der ventralen Medianlinie ohne Unterbrechung bis zum hinteren Rumpfende der Larve hinzieht. Dieser Streifen besteht aus zwei Reihen ziemlich flacher, aber breiter Wimperzellen, wie das auch KLEINENBERG beschrieben hat. Meinerseits habe ich nur hinzuzufügen, dass die runden, bläschenförmigen Kerne auch recht groß sind und einen starken, dunklen Nucleolus enthalten, und dass im Protoplasma jene Strichelung deutlich hervortritt, welche bei der Larve von *Lopadorhynchus* überhaupt allen Flimmerepithelien eigen ist (Taf. 14 Fig. 39—43; Taf. 16 Fig. 99; Taf. 17 Fig. 115, 117).

Wie in der oberen Hemisphäre, so finden wir auch hier wiederum im medianen Ectodermstreifen der Bauchseite bis zur Analregion und noch darüber hinaus eine gewisse Anzahl einzeln zerstreuter Drüsenzellen (*bs*), deren Inhalt und histologischer Charakter an die Elemente des Bauchschildes erinnern. Diese Zellen liegen zumeist neben den medialen Rändern der Bauchplatten und öffnen sich hier auch nach außen (Taf. 14 Fig. 39, 43; Taf. 16 Fig. 97, 98; Taf. 17 Fig. 103—106).

### Die Entwicklung und Differenzirung der Mesodermstreifen.

Oben habe ich die Angaben KLEINENBERG's über die Bildung und Differenzirung der Mesodermstreifen kurz zusammengefasst und kann daher hier zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen direct übergehen.

Bei der Larve von *Lopadorhynchus* kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Mesodermstreifen ihren Bildungsherd im Ectoderm haben.

Jene typischen Urmesodermzellen, die bei vielen Annelidenlarven in der Zweizahl vorkommen und gewöhnlich in der primären Leibeshöhle liegen, sind hier nicht vorhanden. Bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* werden sie durch zwei terminale Zellgruppen ersetzt, welche am Hinterende der Bauchplatten in das Ectoderm eingesenkt sind. Da nun die letzteren besonders in jüngeren Entwicklungsstadien sich in bedeutendem Abstände von der Mittellinie und somit auch von dem Orte befinden, wo sich der Urmund geschlossen haben muss, d. h. also wo Ecto- und Entoderm am Rande des Blastoporus mit einander

zusammenhängen, so kann im vorliegenden Falle gar nicht die Rede davon sein, dass die ersten Elemente der Mesodermstreifen vom Entoderm abstammen.

Selbst wenn wir annehmen, dass in jenen ganz jungen Entwicklungsstadien, die weder KLEINENBERG noch mir zu Gesicht gekommen sind, wirklich ein Paar aus dem unteren Keimblatte hervorgegangener Mesodermzellen vorhanden seien, so würde sich kaum eine gute Erklärung dafür auffinden lassen, was diese Zellen veranlasst haben könnte, in das Ectoderm einzudringen und sich dort in epitheliale Elemente des einschichtigen, äußeren Keimblattes zu verwandeln. Solch ein Stadium aber, wo zwischen Ecto- und Entoderm keine einzige Zelle zu erkennen ist, der man die Bedeutung einer Urzelle des gesammten, secundären Mesoderms zuschreiben könnte, existirt in der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* thatsächlich.

Bei der jüngsten, von KLEINENBERG untersuchten Larve haben sich die Bauchplatten als durchaus einschichtige Ectodermgebilde erwiesen, deren Zellen mit ihren verdünnten, peripheren Enden alle ohne Ausnahme bis an die äußere Körperoberfläche reichen. Und dieses wurde durch Macerationspräparate zweifellos nachgewiesen.

So junge Entwicklungsstadien habe ich selbst allerdings nicht untersucht. Allein an nur wenig älteren Larven tritt noch mit aller wünschenswerthen Klarheit hervor, dass die Zellen, die den Mesodermstreifen den Ursprung geben, als epitheliale Elemente der äußeren Keimschicht einverleibt sind.

Durchmustert man eine Frontalsechnittserie von einer solchen, noch ganz jungen Trochophora von der Stelle ausgehend, wo nachträglich die Analöffnung durchbricht, so erblickt man ein wenig nach vorn von der letzteren zunächst jenes symmetrische Paar Neuromuskelanlagen, welches oben als rudimentäre Analcirren gedeutet worden ist. Nach einem kleinen Zwischenraume beginnen sodann die Bauchplatten, die in diesem Falle quer durchschnitten sind. Hier stoßen wir vor Allem auf die Randneuromuskelanlagen, die zusammen mit den Seitennerven die Hinterenden der Bauchplatten umgreifen, und unmittelbar darauf erscheinen die Bildungsherde des secundären Mesoderms.

Die beiden terminalen Zellgruppen der Mesodermstreifen (*MP*) nehmen in den jungen Bauchplatten einen relativ bedeutenden Raum ein, so dass wir sie auf zwei oder drei auf einander folgenden Schnitten der Serie vorfinden. Und bei besonders großen

Larven treffen wir sie auf einer noch größeren Zahl successiver Schnitte an. An die bezeichneten Zellgruppen schließen sich medial die an den Bauchnerven (*vn*) gelegenen, ventralen Randneuromuskelanlagen (*vnm*) der Bauchplatten, seitlich die entsprechenden lateralen Organe (*lm*), welche die beiden Seitennerven (*ln*) begleiten, an.

Diese Endzellen des secundären Mesoderms zeichnen sich durch bedeutende Dimensionen und besonders durch sehr große Kerne aus. Die letzteren sind entweder leicht oval oder ganz rund und nehmen im Ganzen einen mittelstarken Farbenton an, während der Nucleolus und ihre zahlreichen, kleinen Chromatinkörperchen sich sehr dunkel färben. Der nach innen abgerundete, ziemlich plasmareiche Zellkörper ist stets mit einem verzüngten, peripheren Fortsatze versehen, welcher bis an die äußere Körperoberfläche heranreicht, wovon man sich auch an Schnittpräparaten sehr gut überzeugen kann (Taf. 17 Fig. 103). In den beschriebenen Elementen sieht man nicht selten karyokinetische Figuren, deren Richtung darauf hinweist, dass die neugebildeten Zellen bei ihrem Entstehen anfangs auch noch unmittelbar an die Körperoberfläche zu liegen kommen (*MP*, Taf. 17 Fig. 104).

Verfolgt man die Frontalschnittserie weiter, so erblickt man etwas kleinere Zellen (*M*), die in der Tiefe der Ectodermschicht gelegen sind. Von den nach außen gelegenen Elementen (*MP*) unterscheiden sich diese Zellen durch das Fehlen des peripheren Fortsatzes; sie haben denselben eingezogen und sich auf diese Weise ganz von der äußeren Oberfläche entfernt (Taf. 17 Fig. 105). Auf den nächstfolgenden Schnitten treffen wir ähnliche, aber nur noch kleiner gewordene Zellen (*M*) an, die jedoch hier bereits ganz nach innen von der allgemeinen, inneren Grenze des Ectoderms liegen und von letzterem durch eine scharfe, helle Linie getrennt sind. Auf einigen dieser Schnitte sind jederseits bloß je zwei oder drei solche Zellen vorhanden; sie erscheinen etwas abgeflacht und sind zunächst in einer einfachen Schicht angeordnet (Taf. 17 Fig. 106, 101).

Alle diese Elemente bilden, nachdem sie ihren Mutterboden verlassen haben, ein Paar kurzer, einschichtiger Mesodermstreifen. Diese liegen in dem spaltförmigen Raume der primären Leibeshöhle, bleiben aber nach hinten in ununterbrochenem Zusammenhange mit den im Ectoderm befindlichen, terminalen Zellgruppen, von denen sie einen beständigen Zuschuss an neuen Zellen erhalten.

Die eben dargestellten Verhältnisse treten sehr deutlich auf vertikalen Längsschnitten der Bauchplatten hervor. Als Beispiel

habe ich einen derartigen Schnitt von einer nur wenig älteren Larve als die vorhergehende abgebildet (Taf. 17 Fig. 107). Außer dem Mesodermopol (*MP*), der aus großen, bis an die Oberfläche reichenden Zellen besteht, und dem darauf folgenden, einschichtigen Theile des Mesodermstreifens (*M*) lässt sich hier bereits ein kurzer, zweischichtiger Abschnitt am Vorderende der Bauchplatte unterscheiden. In diesem Theile werden die Zellen schon beträchtlich kleiner, woraus man schließen kann, dass die von vorn nach hinten fortschreitende Zweischichtigkeit der Mesodermstreifen auf eine Theilung der Elemente innerhalb der Streifen selbst zurückzuführen ist. Und dieses beweisen denn auch die hier vorkommenden Mitosen.

Auf dem erwähnten Präparate (Taf. 17 Fig. 107) lassen sich die gegenseitigen Beziehungen zwischen den ectodermal gelegenen Bildungsherden der Mesodermstreifen (*MP*) und den gangliösen Anlagen des Bauchmarks (*gB*) sehr schön erkennen. Zwar stoßen hier am Hinterende der Bauchplatten die Zellen dieser Gebilde nach Art von Elementen ein und desselben einschichtigen Epithels hart an einander, doch ist der Unterschied zwischen ihnen so gut ausgeprägt, dass die Grenze zwischen den beiden verschiedenen Anlagenpaaren auf den ersten Blick in die Augen fällt. In den Ganglienleisten sind die Zellen bei einer spindelförmigen Gestalt schräg nach vorn und innen gerichtet, und ihre hellen Kerne haben eine länglich ovale Form. Außerdem sind die letzteren gewöhnlich bedeutend kleiner, als die meist ganz runden Kerne der großen, terminalen Mesodermstreifenzellen, die am kernhaltigen Innenende stark verdickt sind und sich nach hinten neigen.

Berücksichtigt man diese Kennzeichen, so ist es nicht schwer, die Grenze zwischen den mesodermalen und gangliösen Anlagen selbst auf solchen Querschnitten durch die Bauchplatten zu bestimmen, wo sich auf ein und demselben Schnitt Elemente von beiden Gebilden befinden. Wir sehen dann im Ectoderm bei einer Einstellung die großkernigen Zellen der hinteren Mesodermstreifenenden (*MP*), bei leichter Drehung der Mikrometerschraube aber die dicht davor gelegenen Spindelzellen der Bauchmarkanlagen (Taf. 17 Fig. 105).

Noch deutlicher erscheint die Abgrenzung der Mesodermpole gegen die Hinterenden der Ganglienleisten auf Sagittalschnitten von älteren Larven, wenn die neuroepithelialen Zellen des sich entwickelnden Bauchmarks kleiner geworden (Taf. 17 Fig. 108) und die hinteren Commissuren (*n\**), welche jederseits die Bauch- und Lateral-

nerven mit einander verbinden, schärfer hervorgetreten sind (Taf. 17 Fig. 109). Die Contouren der beiden Arten von Anlagen sind dann auch an Totopräparaten schon gut sichtbar (Taf. 14 Fig. 39).

Ich wiederhole hier somit nochmals, dass die Elemente des secundären Mesoderms und des definitiven Rumpfnervensystems von Anfang an je ein Paar vollkommen selbständiger Anlagen vorstellen, die bloß unmittelbar an einander grenzen.

An den Hinterenden bleiben die Mesodermstreifen sehr lange einschichtig, während sie vorn auf einer immer größer werdenden Strecke zweischichtig werden. Gleichzeitig treten aus den lateralen und ventralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten (*bnm*, *vnm*) primäre Myoblasten (*dm*) aus, die eine spindelförmige Gestalt annehmen und von unten her derartig in das feste Gewebe der Mesodermstreifen eindringen, dass sich die letzteren in eine Reihe paarer und metamerer, solider Mesodermsomite theilen. Mit dem Längenwachsthum der Streifen nimmt dann auch die Zahl ihrer segmentalen Abschnitte zu. Dieses vollzieht sich anfangs jedoch sehr rasch, so dass man den Eindruck erhält, als würde eine relativ große Anzahl paarer Mesodermsegmente gleichzeitig gebildet (Taf. 17 Fig. 107—112).

Allen Anscheine nach befindet sich also die Metamerie der Mesodermsomite in einer gewissen Abhängigkeit von der metameren Anordnung der ventralen und wahrscheinlich auch lateralen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.

Die beiden Somitreihen (*M*), in welche die Mesodermstreifen sich gliedern, liegen anfangs in ziemlich bedeutendem Abstände von einander (Taf. 14 Fig. 42, 43; Taf. 17 Fig. 111). Mit den Bauchplatten gleichen Schritt haltend, rücken sie später näher an die Mittellinie des Körpers, und zu dieser Zeit entsteht in den einzelnen Somiten, wie gewöhnlich, durch Spaltung derselben in ein viscerales und parietales Mesodermblatt die secundäre Leibeshöhle (Taf. 17 Fig. 113—115).

Die Beobachtung des ersten Auftretens der paaren und metameren Abschnitte des Cöloms ist im vorliegenden Falle allerdings mit recht bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft. Da das innere und äußere Keimblatt bei der Larve von *Lopadorhynchus* überall einander sehr genähert sind, so ist hier die primäre Leibeshöhle auf ein Minimum reducirt. Indem nun das voluminöse Entodermepithel,

beschwert durch seinen reichlichen Vorrath an Nährstoffen, von oben den Somiten aufliegt, wirkt es dem Auseinanderweichen der beiden Mesodermblätter geradezu entgegen. Die letzteren werden eben anfangs durch das Entoderm so fest auf einander gepresst, dass der Delaminationsspalt zwischen ihnen kaum zu erkennen ist. Andererseits wachsen vom Ectoderm aus die kolbenförmigen Anlagen der Borstendrüsen nach innen vor und verursachen dadurch von außen her einen Druck auf die hohlen Mesodermsonite. In Folge dessen erhalten die letzteren die Gestalt doppelwandiger Kappen, die an einen Gummiball erinnern, bei dem die eine Hälfte in die andere hineingestülpt worden ist. Endlich wäre noch zu bemerken, dass die Grenzlinien der im Entstehen begriffenen Körpersegmente in ziemlich kleinen Abständen auf einander folgen, so dass die absolute Größe der einzelnen Cölomsäcke eine recht geringe ist. Das dürften meiner Ansicht nach die Ursachen gewesen sein, in Folge deren sowohl, als auch der ungünstigen Einwirkung der von ihm erwähnten Conservierungsmethode KLEINENBERG die typische Delamination in den Mesodermsoniten der *Lopadorhynchus*-Larve nicht erkannt hat.

Aus dem Vorhergehenden ist es ferner ersichtlich, dass sich die erste histologische Differenzirung der proximalen und distalen Wände der Cölomsäcke zu einer Zeit abspielen muss, wo diese beiden Blätter noch nicht aus einander gewichen sind. In dem Maße, als dann die schweren Nährstoffe in den Entodermzellen aufgebraucht werden, wird der Druck des inneren Keimblattes auf die darunter, gelegenen Gebilde geringer, so dass sich nunmehr die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle leichter erweitern können. Und dennoch werden dieselben zunächst erst bloß um die jetzt doppelten Borstensäcke herum deutlicher, welche, bedeckt vom parietalen Mesodermblatt, sich gegen das Visceralblatt und mit diesem zusammen gegen die äußere Oberfläche des Mitteldarmes anstemmen (Taf. 17 Fig. 116).

Die primären Muskelzellen (*dm*), die sich in die Spalten zwischen den einzelnen Paaren der Mesodermsonite eingedrängt hatten, erscheinen beim Auftreten der Segmenthöhlen zwischen die hinteren und vorderen, epithelialen Wände der successiven Cölomsäcke (*M*) eingeschlossen. Somit wären auf dieser Entwicklungsstufe bei der Larve von *Lopadorhynchus* echte Dissepimente vorhanden (Taf. 17 Fig. 113, 114), die aber später verschwinden. Ihre muskulösen Elemente schließen sich dann den schräg transversalen Muskelbändern an, wie ich das oben bereits erwähnt habe.

Wenn die Cölomhöhlen größer werden, so rücken die medianen Wände der hohlen Mesodermisomite von beiden Seiten her an einander und bilden zusammen mit den primären Muskelzellen, die sich in der Sagittalebene zwischen der Haut und dem Entodermepithel in vertikaler Richtung ausspannen, ein ebenfalls provisorisches, ventrales Darmmesenterium (Taf. 17 Fig. 115, 116). Von demselben bleiben nachher auch bloß die vom Peritonealepithel bedeckten Muskelemente übrig, die dazu dienen, den Mitteldarm in seiner Lage zu erhalten (Taf. 17 Fig. 127). Ein ähnliches Mesenterium wird jedenfalls auch dorsal zu Stande kommen müssen, allein erst bedeutend später, wenn nämlich die äußersten Seitentheile der Somite, die ja auf beiden Seiten des Körpers allmählich nach oben vorwachsen, über dem Darm zusammentreffen.

In den parietalen Wänden der Cölomsäcke sind die Zellen des einschichtigen Mesodermepithels schon von Anfang an im Allgemeinen höher, doch nimmt ihre Höhe innerhalb der lateral und medial an die Chätopodienanlagen (*bo*) angrenzenden Partien noch mehr zu. Hier verwandeln sich die Elemente in die Myoblasten der hämalen und neuralen Längsbänder (*hm*, *nm*) der secundären Körpermuskulatur (Taf. 17 Fig. 115, 116). Diese Myoblasten erscheinen anfangs unter der Form von typischen Epithelmuskelzellen, indem an ihrer Basis in entgegengesetzter Richtung longitudinale Fibrillen hervorwachsen, die an der Außenfläche einer jeden Zelle eine seitlich comprimirt, bandförmige, stark glänzende Muskelfaser bilden. Später, wenn der größte Theil des Protoplasmas der Myoblasten in der Production von Fibrillen aufgegangen ist, tritt der epitheliale Charakter dieser Elemente weniger deutlich zu Tage.

Die vier Längsbänder der Körpermuskulatur sind die einzigen Muskeln des Wurmes, die aus Elementen der Mesodermstreifen, d. h. aus dem secundären Mesoderm entstehen.

Die Myoblasten dieser Muskeln haben anfangs eine metamere Anordnung, da sie jene Theile der parietalen Wände der hohlen Somite einnehmen, die sich zwischen den successiven Segmentgrenzen befinden. Nachher aber wachsen ihre contractilen Fasern über die Grenzen des betreffenden Somites hinaus, indem sie sich sowohl nach vorn, als auch nach hinten in das Gebiet von mehreren auf einander folgenden Segmenten hinein verlängern. Dabei behalten die secundären Längsmuskelfasern ihre Lage dicht unter dem

Integumente beständig bei und drängen sich nach außen von den Quermuskelbändern, die auf den Segmentgrenzen entstanden, hindurch. Das ist nun in so fern möglich, als die besagten, primären Muskelbündel, die mit ihren medialen und lateralen Enden an der Haut befestigt bleiben, sich zu dieser Zeit mit ihren mittleren Partien schon vom Ectoderm abgehoben haben.

In allen übrigen Theilen werden die Außenwände der Cölomsäcke immer dünner und verwandeln sich so allmählich in das ganz flache Peritonealepithel ( $\rho$ ), welches alle mit dem Integument in Verbindung stehenden Gebilde bekleidet. Zu den letzteren gehören natürlich auch die Borstensäcke, die zu keiner Zeit das Gewebe der betreffenden Mesosodermsomite durchbohren, wie das KLEINENBERG angab, sondern von demselben gegen die secundäre Leibeshöhle hin beständig bedeckt bleiben (Taf. 17 Fig. 115, 116, 125—127).

Die visceralen Wände der Cölomsäcke sind schon bei ihrem ersten Auftreten dünner. Dieselben werden sehr rasch noch bedeutend dünner, während sie dem parietalen Mesodermbblatt noch fest anliegen, und treten erst dann ganz deutlich zu Tage, wenn sich die Segmenthöhlen etwas zu erweitern beginnen. Zu dieser Zeit aber sind die Elemente des visceralen Blattes bereits zu ganz flachen, plattenförmigen Zellen geworden, deren ebenfalls abgeflachte Kerne ziemlich weit von einander entfernt liegen. Bei ungeeigneter Conservirung oder Färbung des Objectes erhält man daher nur allzu leicht den Eindruck, als wäre hier kein continuirliches Epithel, sondern bloß einzeln daliegende Zellen vorhanden. Hierauf wird wahrscheinlich auch die Ansicht KLEINENBERG's, dass sich das vermeintlich »secundäre« Darmperitoneum bei *Lopadorhynchus* aus freien, sich von den »Muskelplatten« ablösenden Zellen zusammensetze, beruhen.

Diese Ansicht KLEINENBERG's halte ich für durchaus unrichtig, da mir, wenigstens während der Larvenentwicklung, nirgends derartige, frei gewordene Elemente des secundären Mesoderms zu Gesichte gekommen sind. Allerdings kommen in der primären Leibeshöhle gesonderte Zellen vor, doch ist deren Herkunft, wie wir sahen, eine ganz andere. Es sind das jene primären Muskelemente (*Dm*), welche auf die innere Oberfläche der Mesodermsomite gerathen und nachher der schwach entfalteten Ringmuskulatur des Darmes den Ursprung geben. Diese Myoblasten wahrscheinlich hatte KLEINENBERG in ihrer Gesamtheit als ein primäres Darmperitoneum

aufgefasst, das in Wirklichkeit also nicht vorhanden ist, und somit kann auch von einer Substitution desselben durch eine ähnliche, secundäre Hüllmembran nicht die Rede sein.

Das Peritonealepithel des Darmes ( $p$ ) bildet sich eben nur ein einziges Mal und setzt sich, wie gewöhnlich, aus den Visceralblättern der einzelnen, hohl gewordenen Mesodermsonite zusammen (Taf. 17 Fig. 113—116, 122—127).

Was nun die secundäre Kopfhöhle anbelangt, so erscheint sie erst sehr spät. Ihre Bildung habe ich nicht mit genügender Genauigkeit verfolgt, da sich die *Lopadorhynchus*-Larve dafür im höchsten Grade ungeeignet erwiesen hat. Allein die Thatsachen, die ich in dieser Hinsicht habe ermitteln können, weisen auf das Bestimmteste darauf hin, dass auch hier die definitive Kopfhöhle vom ersten Segmenthöhlenpaare des Rumpfes her ihren Ursprung nimmt.

Auch im vorliegenden Falle verhartet das vorderste Somitpaar ( $MI$ ) sehr lange in einem unentwickelten Zustande, d. h. es bleibt für lange Zeit solid und aus wenigen Zellen bestehend (Taf. 14 Fig. 42). Wann sich aber in demselben die Cölomhöhlenbildung vollzieht, kann ich nicht genau angeben.

Blutgefäße fehlen sowohl dem ausgebildeten hier als auch der Larve von *Lopadorhynchus* vollkommen, worin ich KLEINENBERG's Angabe vollkommen bestätigen muss.

Wenn wir aber berücksichtigen, dass bei anderen Ringelwürmern der Binnenraum des Gefäßsystems als ein Rest der primären Leibeshöhle erscheint, und dass die Wände des Bauch- und Rückengefäßes aus den median zusammenrückenden, epithelialen Wandungen der Cölomsäcke hervorgehen, so lassen sich auch bei *Lopadorhynchus* vergängliche, mit primärer Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllte, longitudinale Hohlräume unterscheiden, die dem Vas ventrale und dorsale der übrigen Anneliden entsprechen. Als solche können wir die verengten Abschnitte der primären Leibeshöhle auffassen, welche eine kurze Zeit lang unter und über dem Darne zwischen den sich gegenseitig nähernden, rechten und linken Peritonealblättern der provisorischen Darmmesenterien bestehen.

Aus Elementen der Mesodermstreifen entwickeln sich noch die Geschlechtsdrüsen, deren Anlagen aber erst sehr spät erkennbar werden. Sie entstehen aus Zellen des Peritonealepithels, welches die Excretionscanäle der Segmentalorgane bedeckt, und die Wimpertrichter der letzteren haben jedenfalls einen ähnlichen Ursprung.

### Die Geschlechtsdrüsen und Nephridien.

Über diese Organe von *Lopadorhynchus* habe ich bereits früher in den Sitzungsberichten der biologischen Section der Warschauer Naturforschergesellschaft eine Mittheilung veröffentlicht (1890A). Da ich dort die wichtigsten Resultate meiner diesbezüglichen Beobachtungen dargestellt hatte, so will ich das damals Mitgetheilte, dem ich jetzt einige erläuternde Abbildungen (Taf. 17 Fig. 125—127) hinzufüge, hier fast wörtlich wiedergeben.

Nach KLEINENBERG's Darstellung kommen die Eierstöcke und Samendrüsen bei *Lopadorhynchus* in jener späten Entwicklungsperiode zum Vorschein, wo das junge Thier schon fast alle Charaktere der ausgebildeten Form erhalten hat. Es sollen da die Anlagen der Gonaden unmittelbar aus dem Ectoderm entstehen und zuerst als kleine, in die Leibeshöhle vorspringende Hügel erscheinen, in denen man einen nach außen offenen Invaginationsspalt erkennen könne.

Hier sei daran erinnert, dass KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* die Segmentalorgane nicht hat auffinden können, und dieser Umstand ist es gerade, der ihn zu einer irrthümlichen Auffassung von der Sache geführt hat.

Nephridien oder Segmentalorgane sind nun auch hier vorhanden und haben im ausgebildeten Zustande einen vollkommen typischen Bau. Sie sind mit einem offenen Wimpertrichter (*Tr*) versehen, auf welchen ein ziemlich dünner, fast gerader Nierenschlauch (*N*) folgt, der ein intracelluläres Lumen besitzt und sich durch einen einfachen Hautpore nach außen öffnet. Das ganze Organ verläuft längs der oberen, lateralen Grenze der neuralen Längsmuskulatur (*mm*) und liegt hier dem Integumente fest an; gegen die Leibeshöhle hin ist es vom Peritonealepithel (*p*) bedeckt, in welches sich das Flimmerepithel des Trichters ununterbrochen fortsetzt. Der nach vorn hin offene Wimpertrichter befindet sich auf der Grenze zweier benachbarter Segmente, von wo aus sich der Excretionscanal in gerader Richtung nach hinten fast durch das ganze folgende Segment erstreckt. Daher kommt die äußere Öffnung des Organs in dem hinteren Theil des betreffenden Metamers, und zwar dicht hinter das Parapodialganglion (*gp*) der entsprechenden Seite zu liegen.

Die definitive Zahl der Nephridien kann ich nicht genau angeben, da ich keine ganz ausgewachsenen Exemplare von *Lopadorhynchus* zu meiner Verfügung gehabt habe. Die jungen Individuen der beiden

Arten verhalten sich jedoch in dieser Beziehung verschieden. Die kleinere, breitere Form, wahrscheinlich *L. brevis*, hatte bei 10 vollkommen ausgebildeten Segmenten immer bloß zwei Paar, dafür aber gut entwickelter Nephridien, die sich im 6. und 7. Rumpfsegmente befanden. Bei der anderen Art, *L. krohni*, dagegen fand ich bei 14 ausgebildeten Segmenten die Nephridien schon in allen hinteren Segmenten, angefangen vom 6., jedoch in einem mehr oder minder unvollendeten Zustande.

Die Geschlechtsdrüsen (*ov*) unterscheiden sich ihrem Baue nach eigentlich in keiner Weise von den Ovarien oder Samendrüsen der übrigen Anneliden. In Bezug auf Zahl, Anordnung im Körper und Entwicklungsgrad halten sie vollkommen gleichen Schritt mit den Nephridien. Ihrer Gestalt nach birnförmige Körper vorstellend, sitzen die Gonadenanlagen den hinteren Enden der Nierenschläuche derart auf, dass sie dieselben mit ihrem verjüngten, distalen Theile auf dem Niveau der Parapodialganglien umgreifen. Dabei erweist sich ihre Basalschicht, das eigentliche Lager der Urkeimzellen, als ein modificirter Abschnitt des die Segmentalorgane bekleidenden Peritoneums.

Bei jüngeren Exemplaren habe ich manchmal bemerkt, dass die noch aus relativ wenigen, dicht zusammengefügt Zellen bestehenden Gonaden etwas hinter den Parapodialganglien ihres Segments gelegen waren, so dass sie sich gerade über der äußeren Öffnung der betreffenden Nierenschläuche, deren hinterem Ende fest angepresst, befanden. Auf einem Querschnitt, der genau eine solche Stelle getroffen hat, werden wir nun bei undeutlicher gegenseitiger Abgrenzung der Elemente der Haut, des Nierenschlauches und der Keimdrüse, was bei ungeeigneter Behandlung des Objects leicht eintreten kann, ein Bild erblicken, wie es KLEINENBERG in seiner Fig. 58 auf Taf. 13 dargestellt hat. Mit einem Worte, wir erhalten dann eben den falschen Eindruck, als wenn sich das Ectoderm zur Bildung der Gonadenanlage nach innen eingestülpt habe.

Bei einem Zusammentreffen mit Prof. KLEINENBERG in Neapel (im Jahre 1889) hatte ich das Vergnügen, von ihm selbst zu hören, dass er die ihm von mir mitgetheilte Erklärung seines Untersuchungsfehlers vollkommen überzeugend finde. KLEINENBERG war um so mehr bereit, sich meiner Auffassung anzuschließen, als ihn selbst schon seine Beobachtung über die Gonadenentwicklung nicht befriedigte, wie er mir das bereits vorher im oben erwähnten Briefe geschrieben hatte.

Es unterliegt somit keinem Zweifel mehr, dass auch bei *Lopadorhynchus*, wie bei den Ringelwürmern überhaupt, die Geschlechtsdrüsen aus dem Peritonealepithel entstehen, d. h. aus den Wandungen der secundären Leibeshöhle, in letzter Instanz also aus Elementen der Mesodermstreifen.

Die Entwicklung der Segmentalorgane oder sogenannten Metanephridien habe ich bei *Lopadorhynchus* nicht untersucht und kann daher nicht mit Bestimmtheit angeben, woher deren Hauptbestandtheile ihren Ursprung nehmen. Was den Wimpertrichter betrifft, so scheint mir die Continuität des inneren Flimmerepithels desselben mit dem ihn bedeckenden Peritoneum unmittelbar darauf hinzuweisen, dass diese Theile sich aus den Wänden der Cölomsäcke und folglich ebenfalls aus Mesodermstreifenzellen entwickeln müssen. Ob nun der Niereuschlauch durch das Auswachsen des blinden Trichterendes nach hinten zunächst in Gestalt einer einreihigen Zellschnur zu Stande kommt, die nachher der Länge nach durchbohrt wird und so eine intracelluläre Canallichtung erhält, oder aber als besondere, selbständige Anlage entsteht, lässt sich nicht ohne Weiteres aus den fertigen Structurverhältnissen erschließen. Die äußere Öffnung endlich, wahrscheinlich auch ein ganz kurzes Endstück des Nephridialcanals werden jedenfalls genetisch dem Ectoderm angehören.

Wie KLEINENBERG, so habe auch ich keine larvalen Excretionsorgane vom Typus der sogenannten Protonephridien bei *Lopadorhynchus* auffinden können. Möglicher Weise sind sie hier dennoch vorhanden und lassen sich bei der lebenden Larve bloß in Folge des undurchsichtigen, rothen oder braunen Entodermpigments nicht unterscheiden. Hat man aber diese zarten Organe nicht beim lebenden Objecte gesehen, wo sie durch die Flimmerbewegung im Excretionscanal und den Endzellen gewöhnlich leichter bemerkbar sind, so ist es ein äußerst schwieriges, wenn nicht ganz fruchtloses Unternehmen, dieselben auf Schnitten im bunten Gewirr der verschiedenen Organe und Gewebsmassen, die bei der *Lopadorhynchus*-Larve im engen Raume der spaltförmigen, primären Leibeshöhle dicht zusammengedrängt sind, aufsuchen zu wollen.

## Zweiter Theil.

### Vergleiche und Schlüsse.

#### Die Bestandtheile des Annelidenmesoderms.

Wenn wir die Mesodermgebilde der in dieser Beziehung von uns ausführlich betrachteten drei Annelidenformen, *Psymmobranchus*, *Polygordius* und *Lopadorhynchus*, mit einander vergleichen, so ergibt sich für dieselben folgende Übereinstimmung. In allen drei Fällen gehören zu den Bestandtheilen des sogenannten Mesoderms bei der jungen Larve: 1) provisorische Muskeln, 2) eine gewisse Anzahl mesodermaler Gebilde, größtentheils auch wieder Muskeln, die sich am Aufbau des ausgebildeten Wurmkörpers betheiligen, und 3) die Mesodermstreifen, aus welchen verschiedene, jedoch nur bleibende Gewebe und Organe hervorgehen.

Die Gesammtheit der Elemente, welche den unter 1) und 2) zusammengefassten Gebilden den Ursprung geben, habe ich behufs einer einfacheren Darstellungsweise früher (1889) Parenchym, in den beiden ersten Hauptabschnitten der vorliegenden Abhandlung embryonales Mesenchym genannt. In meinem Aufsätze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) bezeichnete ich diese theilweise ganz heterogenen, entweder noch rudimentären oder bereits functionirenden Mesodermgebilde zusammen als primäres Mesoderm, um dadurch ihre Unabhängigkeit von den Mesodermstreifen, d. h. vom secundären, cölomatischen Mesoderm oder dem Cölothelium, wenn wir uns der neueren Terminologie HAECKEL'S (1896) bedienen wollen, hervorzuheben.

Um etwaigen Missverständnissen vorzubeugen, wäre noch Folgendes zu bemerken. Der Begriff des primären Mesoderms, wie ich ihn auffasse, entspricht nicht dem, was HATSCHKE (1885 B) unter dieser Bezeichnung verstand, da er hierher ausschließlich provisorische Mesodermgebilde der Larve zählte. Eben so wenig decken sich mein embryonales Mesenchym der Annelidenlarven und der allgemeine Mesenchymbegriff, wie er von den Gebrüdern HERTWIG (1881) aufgestellt worden ist, denn zu dem letzteren wurden auch diejenigen Elemente gerechnet, die durch Auswanderung aus dem Epithel der secundären Leibeshöhle, dem HERTWIG'schen Mesoblaste, unserem secundären Mesoderm, entstehen.

Als geeignetste Bezeichnung für den in Rede stehenden Complex von embryonalen Gebilden bei den Ringelwürmern erscheint mir nun der Ausdruck primäres Mesenchym. Dann könnten ähnliche Gewebe der Entwicklungsformen, die von Derivaten der Mesodermstreifen, also vom Cölöthel ihren Ursprung nehmen, im Gegensatz zu den ersteren secundäres Mesenchym genannt werden. Dabei wären die Begriffe primäres Mesoderm und primäres Mesenchym identisch.

#### Die primären Mesenchymgebilde.

Hierher gehören bei den Anneliden außer den betreffenden, noch undifferenzierten Elementen, die man in jüngeren Entwicklungsstadien im Blastocöl, resp. in der primären Leibeshöhle, antrifft, sämtliche provisorischen Larvenmuskeln, ein großer Theil der definitiven Muskulatur der ausgebildeten Formen, gewisse Binde- und Stützgewebe und vielleicht noch primäre Amöbocyten oder Wanderzellen, über deren Vorkommen bei Larven und Embryonen von Ringelwürmern in der Litteratur einige Angaben vorhanden sind.

Zu den primären Mesodermgebilden werden von verschiedenen Autoren ferner die Larvennieren oder Protonephridien gerechnet. Auch ich habe diese Ansicht vertreten (1890 A) und außerdem noch die Nierenschlauchanlagen der Segmentalorgane oder Metanephridien als zum primären Mesoderm gehörige Elemente gedeutet. In den letzten Jahren ist jedoch über die Morphologie und Phylogenie des Excretionssystems der Ringelwürmer so viel geschrieben worden, dass ich es vorziehe, dieses interessante Capitel aus der Annelidenorganisation mir für ein anderes Mal vorzubehalten, um so mehr als ich hier keine neuen Thatsachen mitgetheilt habe, und meine Untersuchungen an anderen Objecten noch nicht vollkommen abgeschlossen sind.

#### Die vergänglichen Primärmuskeln der Entwicklungsformen.

Das Vorkommen provisorischer oder larvaler Muskeln bei Ringelwürmern, in deren Entwicklung ein freischwimmendes Trochophorastadium auftritt, ist schon längst bekannt. Bei den meisten Polychäten erscheinen diese Muskeln sehr früh und sind schon zu einer Zeit in voller Thätigkeit, wenn sich die Mesodermstreifen noch in

einem ganz rudimentären Zustande befinden, häufig sogar schon in jener frühen Entwicklungsperiode, wo die besagten Streifen noch gar nicht vorhanden, sondern an ihrer Stelle erst die beiden sie producirenden Urmesoblasten da sind.

Die larvale Muskulatur erreicht je nach der Lebensweise der Larven einen verschiedenen Grad der Ausbildung. Sie ist am complicirtesten bei denjenigen Trochophoraformen, die relativ lange pelagisch herumschwimmen und sich folglich für einen selbständigen Nahrungserwerb und den Kampf mit den verschiedensten Factoren des umgebenden Mediums möglichst vollkommen haben anpassen müssen. Umgekehrt finden wir dieses Muskelsystem auf ein Minimum reducirt, wenn die Larven, schon vom Ei her mit einem großen Vorrath an Nährstoffen ausgestattet, längere Zeit keiner neuen Nahrungszufuhr von außen bedürfen und ihre erste Jugend in der sie umhüllenden und schützenden Schleimmasse verbringen, in welcher die Eier abgelegt waren.

Zur ersten von diesen beiden Kategorien gehören hauptsächlich die freilebenden, räuberischen Vertreter der großen, formenreichen Gruppe der Meeresanneliden. Dennoch lässt sich das nicht als allgemeingültige Regel aufstellen, da auch die Larven von einigen Röhrenwürmern hierher gerechnet werden müssen. Beispielsweise seien hier einerseits die Larven von *Lopadorhynchus* und der übrigen Phyllocociden, andererseits die Larven der Chätopteriden angeführt; unter den letzteren fand ich bei *Phyllochactopterus* die Larvenmuskulatur sogar noch viel stärker entfaltet, als bei den eben genannten Errantien.

Am wenigsten ausgebildet sind die vergänglichen Muskeln im Allgemeinen bei den Larven der Sedentaria, wofür *Psymmobranchus* aus der Familie der Serpuliden und die Terebelliden als Beispiele dienen können. Doch gehören dieser zweiten Kategorie auch wiederum gewisse Raubanneliden an, die nach Art der festsitzenden Formen sich aus dotterreichen, in einem gemeinsamen Schleimklumpen oder in der Wohnröhre des Mutterthieres abgelegten Eiern entwickeln. So fehlen z. B. nach den Angaben von GOETTE (1882), SALENSKY (1882 B), VON WISTINGHAUSEN (1891) und WILSON (1892) bei einigen *Nereis*-Arten die Larvenmuskeln vollständig.

Zwischen den eben geschilderten Extremen ließe sich natürlich eine ganze Reihe von Übergangsstufen aufstellen. Es liegt aber nicht in meiner Absicht, alle bei den Annelidenlarven vorkommenden Varianten der provisorischen Muskulatur zu beschreiben, sondern

ich will mich hier bloß auf die Aufzählung der constantesten Larvenmuskeln beschränken.

Die Mehrzahl der Meeresanneliden besitzt im Trochophorstadium provisorische Längsmuskeln, die aus der oberen Hemisphäre in die untere ziehen und sich auf verschiedener Höhe am Integument inseriren. Von ihnen befindet sich gewöhnlich ein Paar auf der Bauchseite, das andere auf der Rückenseite, jedoch ist die Zahl dieser Muskelstränge manchmal eine bedeutend größere, wie z. B. bei *Lopadorhynchus*, bei den übrigen Phyllocoeliden und bei *Phyllochaetopterus*. Häufig beobachtet man dabei einen unpaaren Bauchmuskel, der in der Gegend des Scheitelwimperorgans seinen Ursprung nimmt und zum Munde, resp. dem Stomodäum, in nähere Beziehung tritt; manchmal setzt er sich auch noch in der unteren Hemisphäre bis in die Analregion hin fort. Außerdem haben die Polychätenlarven eine gewisse Anzahl subcutaner Ringmuskeln, welche die Wimperringe begleiten. Unter diesen ist der Prototrochmuskel am beständigsten und erreicht den höchsten Grad der Ausbildung; mit dem Fehlen des präoralen Wimperkranzes fällt auch dieser Muskel fort, wie z. B. bei den Chätopteriden. Der Trochophora von *Nereis* fehlt er übrigens ebenfalls, obgleich hier der Prototroch vorhanden ist. Als vergängliche Gebilde erweisen sich ferner einige Muskeln des Stomodäums und des larvalen Mundes.

Für die Oligochäten, die sich ja ohne Metamorphose entwickeln, ist eine ganz minimale Ausbildung der provisorischen Muskulatur charakteristisch. Derselben gehören vielleicht die bereits sehr früh functionirenden Schlundmuskeln derjenigen Formen an, welche die sie umgebende Eiweißmasse des Coeons schlucken. Allerdings sind bei den Embryonen der Lumbriiden auch noch vergängliche Längsmuskeln beschrieben worden, doch ist deren Ursprung vorläufig noch nicht genügend festgestellt. Nach der Darstellung von BERGH (1890 C) sollen dieselben aus Elementen der Mesodermstreifen hervorgehen, wogegen VEJDOVSKY (1892) der Meinung ist, dass sie sich aus Zellen des Larvenmesenchyms entwickeln; leider lässt sich aber aus seinen Angaben von der Natur des letzteren Gewebes keine klare Vorstellung gewinnen.

Unter den Hirudineen verhalten sich die Rhynehobdelliden ähnlich, wie die Oligochäten, während in der Entwicklung der Kieferegeln bekanntlich ein im Eiweiß schwimmender und sich von demselben nährend, larvenähnlicher Embryo vorkommt. Bei diesem finden wir unter der Larvenhaut eine stark entwickelte, provisorische

Muskulatur, die zusammen mit der ersteren nachher zu Grunde geht. Es sind da diffus vertheilte Ringmuskeln und compactere Längsmuskelbänder vorhanden. Die Vergänglichkeit dieser Muskeln war schon RATHKE (1862) bekannt, der auch ihre Anordnung in allgemeinen Zügen bereits richtig dargestellt hatte; ausführlicher beschrieb dieselben dann BERGN (1885 A, B). Er lieferte zugleich den Nachweis, dass die ersten Muskeln des Larvenschlundes, eben so wie dieser ganze Darmabschnitt, während der Metamorphose durch entsprechende Neubildungen ersetzt werden.

Von den Gephyrei echaetiferi entspricht die *Echiurus*-Larve dem allgemeinen Trochophoratypus der Meeresanneliden vollkommen. SALENSKY (1876) und besonders HATSCHEK (1880) stellen die Larvenmuskulatur dieser Form ganz ähnlich dar, wie sie z. B. der Larve von *Polygordius* eigen ist. Außerdem besitzt aber *Echiurus* noch ein besonderes System von Ringmuskeln an dem vom adanalen Wimperkranz umgebenen, unteren Polfelde der Trochophora. Ferner hat HATSCHEK (Fig. 22, 24) auf der Bauchseite der *Echiurus*-Larve zwischen den beiden Bauchmarkhälften einen medianen Faserstrang abgebildet, der mir nichts Anderes zu sein scheint, als der ventrale, unpaare Muskel der unteren Hemisphäre.

Bezüglich der übrigen Echiuriden besitzen wir nur die unvollständigen Angaben von COXX (1886) über die Larve von *Thalassema*, aus denen man schließen kann, dass auch hier wenigstens einige der typischen Trochophoramuskeln vorhanden sein müssen. Auch *Bonellia* hat wahrscheinlich ein larvales Muskelsystem, doch lässt sich aus der von SPENGLER (1879) gelieferten Beschreibung nicht ersehen, was für Muskeln hier eine provisorische Bedeutung haben, und welche in die definitive Organisation mit hinüber genommen werden.

#### Die bleibende, primäre Muskulatur der ausgebildeten Formen.

Nicht alle Muskeln der Annelidenlarven, die man allgemein als provisorisch betrachtet hat, gehören dieser Kategorie von vergänglichen Gebilde auch wirklich an. Da keine anderen Ursprungsquellen der bleibenden Muskeln bekannt waren, so wurde die Ansicht, dass die ganze definitive Muskulatur der Ringelwürmer durchaus aus Elementen der Mesodermstreifen entstehen müsse, allmählich zum Dogma erhoben. Nun hatte man aber mit denjenigen

Fällen zu rechnen, die keineswegs selten sind, sondern vielmehr die Regel bilden, wo die freischwimmenden Larven schon functionierende Muskeln besitzen, lange bevor die Mesodermstreifen zu völliger Ausbildung gelangt sind. Sich den Ursprung solcher Muskeln auf verschiedene Weise erklärend, glaubten nun die meisten Autoren in denselben etwas ganz Besonderes, nur den larvalen Entwicklungsstadien eigene Gebilde erblicken zu müssen, die mit den Muskelementen der erwachsenen Formen nichts gemein haben könnten.

Es ist nicht zu verkennen, dass beim Zustandekommen einer solchen Anschauung die Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG (1881) in hohem Maße bestimmend gewesen ist. Bekanntlich wurden da die Ringelwürmer für echte Enterocölier von fast ausschließlich epithelalem Körperbau erklärt. Bei ihnen sollte sich das Mesenchym als phylogenetisch älteres Gebilde nur noch bei den Larven erhalten haben, wo es durch provisorische, contractile und bindegewebige Elemente vertreten sei. Auf Grund derartiger theoretischer Betrachtungen entstand der Begriff von jenen larvalen Gebilden als von etwas Einheitlichem, von einem besonderen Embryonalgewebe, das dann von HATSCHKE (1885 B) als primäres Mesoderm bezeichnet wurde. Hierher zog man die verschiedensten Gewebe und Organe der Annelidenlarven, die wohl vom mittleren Keimblatt, nicht aber unmittelbar von den Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen sollten. Die letzteren und ihre Derivate, die als spezifisches Eigenthum der definitiven Organisation der Ringelwürmer betrachtet wurden, erhielten von HATSCHKE den Namen des secundären Mesoderms. Nun erwiesen sich als Hauptcomponenten jenes primären Mesoderms die Trochophoramuskeln, die nur während des Larvenlebens eine provisorische Bedeutung haben und nachher verschwinden. Und daher wurde dann der aus ihrer Betrachtung gewonnene Begriff als von vergänglichem Gebilden in ganz unberechtigter Weise ohne Weiteres auch auf alle übrigen Muskeln und mesodermalen Gewebe übertragen, die in der Trochophora, ähnlich den wirklich provisorischen Larvenmuskeln, nicht aus den intacten Mesodermstreifen oder aus den Somiten und dem Cölomepithel entstehen.

Auch KLEINENBERG (1886) war der Ansicht, dass die meisten, wenn nicht alle Muskelemente der Trochophora, die nicht von den Mesodermstreifen herkommen, vergänglichler Natur seien, doch bildeten theoretische Betrachtungen ganz anderer Art den Ausgangspunkt, der ihn zu dieser Anschauung führte. Indem KLEINENBERG

die Annelidenlarve als ein medusenartiges Geschöpf auffasste, erhielt der ganze, segmentirte Rumpf des Ringelwurmes für ihn die Bedeutung einer Neubildung. Hier mussten denn alle Organe gleichfalls als etwas Neues, Secundäres erscheinen, und folglich auch die definitive Körpermuskulatur. Die letztere sollte nach dem Princip der Substitution die primäre Muskulatur der Larve, die als Erbtheil von den medusenähnlichen Vorfahren der Anneliden zugleich mit den übrigen Larvencharakteren zu Grunde gehe, ersetzen. Es ist also durchaus verständlich, dass KLEINENBERG die ganze, bleibende Muskulatur des Annelidenkörpers aus einer von den Bildungsherden der Larvenmuskeln verschiedenen Anlage, nämlich den Mesodermstreifen oder »Muskelplatten«, wie er sie nannte, herleiten wollte. Auch hatte er um so weniger Ursache, noch nach irgend welchen anderen Ursprungsquellen derselben zu suchen, als ja alle Angaben seiner Vorgänger mit der von ihm vertretenen Ansicht über das Entstehen der definitiven Muskulatur in vollem Einklange standen.

Wie wir sahen, erscheint die Sache nach meinen oben ausführlich dargestellten Beobachtungen in einem ganz anderen Lichte. Bei allen drei beschriebenen Arten, so wie bei einigen anderen Phyllodociden und bei *Phyllochaetopterus*, die ich selbst untersucht habe, ferner bei *Echiurus* nach der Darstellung von HATSCHKEK, sind in den Larven außer den offenbar provisorischen Muskeln noch eine große Menge von Muskelementen vorhanden, die ebenfalls genetisch von den Mesodermstreifen vollkommen unabhängig sind. Ihre Anzahl ist eine so bedeutende, dass dieser Umstand an und für sich schon genügt, um uns die Frage anzunöthigen, ob denn auch wirklich so viele Elemente nur dazu entstanden sein könnten, um nach Ablauf der kurzen Larvenperiode wieder spurlos zu verschwinden. Vorausgesetzt, das wäre dennoch der Fall, dann könnte aber doch ein so massenhaftes Zugrundegehen von provisorischen Geweben nicht ohne die deutlichsten Anzeichen einer stattfindenden Degeneration sich abspielen, wo hingegen in Wirklichkeit nichts Derartiges zu bemerken ist. In Rückbildung begriffene Muskeln habe ich wohl beobachtet; allein das waren immer bloß die typischen, vergänglichen Trochophoramuskeln, die bloß die Larve brauchte. Ganz abgesehen von dieser allgemeinen Betrachtung konnte ich aber direct constatiren, dass von den in Rede stehenden Muskeln lange nicht alle, wie gewöhnlich behauptet wird, sondern im Gegentheil nur diejenigen zu Grunde gehen, die bei der Metamorphose ihre Bedeutung verlieren.

Es ist das bloß ein geringer Theil der bei jenen Larven unabhängig von den Mesodermstreifen entstehenden Muskeln, während die meisten von ihnen für die endgültige Organisation der ausgebildeten Wurmform erhalten bleiben und da sogar den größten Theil aller überhaupt vorhandenen Muskeln ausmachen. Meinen Beobachtungen nach entsteht aus dem Mesodermstreifen nur die bleibende, secundäre Längsmuskulatur des Körpers, und dieser stelle ich alle übrigen Muskeln der Anneliden, die definitiven sowohl als auch die provisorischen, als primäre Muskulatur gegenüber.

Diese Ansicht widerspricht nun den meisten Angaben meiner Vorgänger, doch scheint es mir, dass hierbei folgender Umstand zu berücksichtigen ist. Für die meisten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Anneliden beschäftigt haben, existirte überhaupt nicht die Frage, ob wirklich die ganze Muskulatur des ausgebildeten Wurmkörpers ausschließlich von den Mesodermstreifen herstamme. Alle nicht provisorischen, primären Muskeln sind aber im Moment ihrer Bildung so wenig geeignet, die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich zu lenken, dass ihr Entstehen außerhalb der Mesodermstreifen unerkannt bleiben musste, wenn kein Grund vorlag, einen besonderen Ursprung dieser Theile der Muskulatur zu erwarten.

Ein solcher Grund war aber für mich vorhanden. Er resultirte aus der Auffassung der phylogenetischen Beziehungen der Anneliden zu den sog. Parenchymwürmern, wie ich sie in meinem Aufsätze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) dargestellt habe. Dass ich zu dieser Auffassung gelangte, habe ich nicht in geringem Maße dem freundschaftlichen Verkehr mit meinem früheren Collegen, Prof. ARNOLD LANG, zu verdanken, der während meines Aufenthaltes in Neapel gerade an seiner Polyeladenmonographie arbeitete. So war denn das Bild von der Morphologie der Turbellarien, das auf diesem Wege in meiner Vorstellung zu Stande kam, ein überaus lebhaftes und volles.

Nachdem ich die Möglichkeit einer Ableitung der Anneliden von den Turbellarien erkannt hatte, ließen sich auch im ausgebildeten Körper der ersteren Muskeln feststellen, die wenigstens topographisch einem Theile der Muskulatur der letzteren entsprachen. In Folge dessen war es natürlich, dass ich in der Entwicklungsgeschichte der Anneliden nach Beweisen für eine Homologie dieser Gebilde suchte. Und meine theoretisch entstandenen Erwartungen

bestätigten sich thatsächlich. Ich sage dieses auf die Gefahr eines Vorwurfs der Voreingenommenheit hin; doch mögen die zahlreichen, von mir beschriebenen, histogenetischen Thatsachen bezüglich der Bildungsweise derjenigen Annelidenmuskeln, die ich als primäre bezeichnet habe, für mich sprechen. Trotz alledem muss ich zugeben, dass es eben eines so günstigen Untersuchungsobjectes, wie der *Lopadorhynchus*-Larve, bedurfte, um die Zweifel an der Richtigkeit meiner Beobachtungen, die gewiss mehr als einmal im Verlaufe der Untersuchung in mir aufstiegen, endgültig zu beseitigen.

Die an *Lopadorhynchus* gewonnene Überzeugung, dass mit Ausnahme der definitiven Längsmuskulatur alle übrigen Muskeln sich nicht aus Elementen der Mesodermstreifen entwickeln, gestattete mir nun auch eine sicherere Beurtheilung meiner Beobachtungen an den Larven von *Polygordius* und *Psymmobranchus*, die ja ebenfalls zu Gunsten eines selbständigen Ursprungs der ganzen Primärmuskulatur sprachen. Endlich habe ich noch verschiedene Entwicklungsstadien der Larven von Phyllociden, Aphroditiden, Euniciden und Chätopteriden untersucht, und das Resultat war dasselbe<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Eine genaue Bestimmung der Arten, zu welchen die von mir untersuchten Larven aus den genannten Polychätenfamilien gehörten, erwies sich nicht nur als eine überaus schwierige, sondern ganz unmögliche Aufgabe, da mir zu wenig Exemplare zu Gebote standen, um sie bis zur Verwandlung in die definitive Form aufziehen zu können. Die betreffende Chätopteridenlarve ist bei CLAPARÈDE & MECZNIKOFF (1869) beschrieben und abgebildet — sie erwies sich als *Phyllochaetopterus*. Aus der Familie der Phyllociden hatte ich jene eigenthümliche, dunkelgrüne Larvenform, bei welcher der bereits aus vielen Segmenten bestehende, wurmförmige Rumpfabschnitt, zum Knäuel zusammengerollt, in einer Hautduplicatur der unteren Hemisphäre verborgen liegt. Die Larve hat daher, wenn sie ruhig schwimmt, das Aussehen einer noch unsegmentirten Trochophora; wirft man sie aber in die Conservirungsflüssigkeit, so wird der Rumpf seiner ganzen Länge nach plötzlich vorgeschneilt, und das junge Thier erinnert dann ungefähr an die späten Entwicklungsstadien von *Polygordius*. Auch KLEINENBERG erwähnt diese Form (1886 pag. 194). Die andere Phyllocidenlarve, die ich untersucht habe, ist ihrer Größe und Gestalt nach der Trochophora von *Lopadorhynchus* ähnlich, unterscheidet sich aber von ihr unter Anderem durch ein grünes Pigment, das übrigens bedeutend heller ist als bei der vorhererwähnten Art. Aus diesen Larven wurden von Herrn H. KLUGE, der in unserem Laboratorium arbeitet, vorzügliche Schnittserien angefertigt, die mir zur Verfügung standen. Es scheint das eine von denjenigen Phyllocidenlarven zu sein, welche KLEINENBERG untersucht hat. Aus der Familie der Aphroditiden habe ich eine *Polynoë*-Larve untersucht, allem Anscheine nach dieselbe, deren Metamorphose HÄCKER (1895) studirt hat, und meine Eunicidenlarven scheinen derjenigen Form zu entsprechen, die der eben genannte Autor in seiner Übersicht der Polychätenlarven des Neapler Auftriebs (1896) beschrieben

Zur Kategorie der primären Muskeln der Anneliden, die also nicht nur ontogenetisch, sondern, wie ich das im erwähnten Aufsatz (1890 A) ausgeführt habe, auch phylogenetisch einen Gegensatz zur secundären Längsmuskulatur bilden, gehören alle Specialmuskeln sämtlicher Anhänge des Rumpfes und Kopfes, die Mesenterien- und Dissepimentmuskeln, die subdermale Ring- und Diagonalmuskulatur, wo eine solche vorhanden ist, das ganze System der transversalen und vertikalen Körpermuskeln und die ganze Muskulatur des Darmes<sup>1</sup>, so wie endlich die provisorischen Larvenmuskeln, die auch ein negatives Verhalten zu den Mesodermstreifen bekrunden. Welche Angaben aus der Litteratur sich für meine Auffassung verwerthen lassen, wird sich aus dem Weiteren von selbst ergeben.

### Die primären Wanderzellen und Bindegewebe.

Zu den primären Mesodermgebilden werden außer den Larvenmuskeln häufig noch freie Wanderzellen und bindegewebige Elemente gerechnet, die von verschiedenen Forschern, welche die Larven und Embryonen von Ringelwürmern untersucht haben, erwähnt worden sind.

Solche primäre Amöboeyten, wie sie bei den Larven mancher Thiere, z. B. der Echinodermen, thatsächlich vorhanden sind, habe ich nun bei den von mir untersuchten Wurmformen nirgends vorgefunden. Doeh habe ich keinen genügenden Grund, das eventuelle Vorkommen von freien, amöboiden Zellen in der primären Leibeshöhle der Annelidenlarven überhaupt in Abrede zu stellen, da das meinen theoretischen Anschauungen keineswegs widersprechen würde.

Was nun die primären Bindegewebe betrifft, so leiden die meisten diesbezüglichen Litteraturangaben an Unbestimmtheit. Mir scheint es, dass die Mehrzahl der bei Larven und Embryonen für

---

hat. Zur Familie der Euniciden gehörte wahrscheinlich noch eine sehr merkwürdige Larvenform, von der ich einige Entwicklungsstadien hatte. Die anfangs ganz runde Trochophora behält ihre sehr große Kopfblase außerordentlich lange; ich fand sie noch unverändert bei einem Exemplare vor, dessen langgestreckter Rumpfabschnitt bereits aus mindestens 15 vollkommen ausgebildeten Segmenten bestand. Diese Larve hat eine so außergewöhnliche Größe, wie sie mir bei keiner anderen Species bekannt ist. Sie zeichnet sich durch gegliederte Parapodialcirren, einen ziegelrothen Mitteldarm und, was besonders charakteristisch ist, durch den Besitz eines wohl entwickelten Nebendarmes aus. Wie es scheint, hat auch KLEINENBERG diese Larve beobachtet (1886 pag. 137, 222).

Bindegewebs-elemente gehaltenen Gebilde sich bei genauerer Untersuchung als verzweigte Muskelzellen herausstellen werden, die ja bei der Entwicklung der Ringelwürmer in reichlicher Menge vorkommen. Übrigens sind die Binde- und Stützgewebe der erwachsenen Anneliden im Allgemeinen auch noch sehr ungenügend erforscht.

Hierher gehört nun jedenfalls das sog. Knorpelgewebe im Kopfe und in den Kopfkienem der Serpuliden, welches bei der Larve von *Psymmobranchus*, wie wir sahen, schon angelegt ist, bevor noch das erste Somitpaar sich nach vorn in die Kopfregion hinein ausgedehnt hat.

Zur bezeichneten Gruppe von Geweben werden wir ferner jene eigenthümliche »Mesodermmembran« zu rechnen haben, welche SALENSKY (1876) und HATSCHKE (1880) bei der Trochophora von *Echinurus* beobachteten, da sie schon vor der Differenzirung der Mesodermstreifen auftritt. Nach der Beschreibung HATSCHKE's bildet dieselbe »einen inneren Sack, der die Gestalt der äußeren Haut wiederholt«; von der letzteren hebt er sich ab und bleibt mit ihr nur »durch zahlreiche feine, verästelte Fäden« verbunden. In dem Maße, wie sich das parietale Cölöthelblatt entwickelt, soll die primäre Membran immer fester an die Haut gedrückt werden und wird dadurch allem Anscheine nach, wenigstens am lebenden Objecte, der Beobachtung unzugänglich. Das ganze Gebilde entsteht aus verzweigten Zellen, die sich an der Innenfläche des Larvenectoderms in großer Anzahl ansammeln und da eine besondere Schicht herstellen. HATSCHKE meinte, diese Mesodermmembran sei »morphologisch nur von untergeordneter Bedeutung«. Darüber denke ich anders, indem ich vermüthe, dass das in Rede stehende Gebilde bei der Metamorphose durchaus nicht zu Grunde geht, sondern wahrscheinlich dem subdermalen Bindegewebe der ausgebildeten Form den Ursprung giebt.

Einer besonderen Mesodermhaut, welche die Bedeutung eines primären Darmperitoneums haben soll, erwähnte auch KLEINBERG (1886) bei *Lopadorhynchus* und anderen Phyllodociden, sowie bei den Larven von Alciopiden. Außerdem finden wir bei VON DRASCHE (1885) die Angabe, dass bei der Phyllodocentrotrochophora auf der Rückenseite zwischen Ecto- und Entoderm eine dünne Membran vorhanden sei, die aus spindelförmigen Zellen bestehe. Die Larven der Alciopiden habe ich allerdings nicht selbst untersucht, doch muss ich sagen, dass die langgestreckten, dunklen, homogenen

Kerne, wie sie KLEINENBERG an den betreffenden Stellen in seinen Abbildungen gezeichnet hat, außerordentlich an die Kerne der primären Muskelzellen des Darmes erinnern; als solche haben sie sich denn auch bei *Lopadorhynchus* und den Phyllocociden meinen Beobachtungen nach herausgestellt. Dazu kann ich noch hinzufügen, dass diese Muskulatur des Mitteldarmes bei der Larve von *Phyllochaetopterus* eine besonders starke Ausbildung erlangt, so dass dort die abgeplatteten Plasmakörper der Muskelzellen sich mit ihren unregelmäßigen Ausläufern gegenseitig berühren und daher in ihrer Gesamtheit leicht den Eindruck von einer zusammenhängenden Haut hervorrufen können.

Bei den jungen Larven von *Bonellia* beschrieb noch SPENGLER (1879) eine die primäre Leibeshöhle ausfüllende, schwammige Gewebsmasse, die sich theilweise aus stark vacuolisirten, blasigen Elementen zusammensetzen soll. In ihren Maschen kämen freie, indifferente Zellen vor, die nachher zu Lymph- oder Blutkörperchen würden. Hier ist es nun nicht möglich, die morphologische Bedeutung dieser beiden Arten von Gebilden zu bestimmen, da deren Beziehungen zu den Mesodermstreifen, die SPENGLER überhaupt nicht gesehen hat, unbekannt sind.

Die Entwicklung der secundären Längsmuskulatur der Lumbriciden darstellend, die bei diesen Oligochäten bekanntlich sehr complicirte Strukturverhältnisse aufweist, theilt uns VEJDOVSKY (1892) mit, dass sich zwischen den einzelnen »Muskelkästchen« ein besonderes System von stützenden Scheidewänden einschiebe. Diese Gebilde sollen aus dem die Längs- und Ringmuskelschicht von einander scheidenden Bindegewebe hervorgehen; allein, woher das letztere stammt, erfahren wir nicht. Der Lage nach zu urtheilen, welche dieses Gewebe einnimmt, ist die Vermuthung zulässig, dass wir es hier mit einem primären Mesenchymgebilde zu thun haben.

Aus den Arbeiten, welche die Histologie der Hirudineen behandeln, und vor Allem aus der umfangreichen Abhandlung von BOURNE (1884) ist ersichtlich, dass bei dieser recenten, zu eigenartiger Ausbildung gelangten Annelidengruppe sehr verschiedene Formen von Bindegewebe vorkommen. Jedoch entstehen diese Gewebe, wie die neueren, embryologischen Beobachtungen von BÜRGER (1891, 1894) an *Nepheleis*, *Aulastomum* und *Hirudo* gezeigt haben, aus Elementen der Mesodermstreifen, die in eine retroperitoneale Gallertmasse einwandern. Auf diese Weise kommt hier ein secundäres Mesenchym zu Stande, dessen Bedeutung weiter unten aus-

fürlicher betrachtet werden soll. Zwar hatte seiner Zeit LEUCKART (1863) behauptet, dass die Muskulatur der Larve von *Hirudo* innen von einer Schicht sternförmiger Bindegewebszellen bedeckt sei, die ihrem Aussehen nach an Nervenzellen erinnerten; doch haben sich dieselben später thatsächlich als solche erwiesen, wie aus den Untersuchungen BERGH's (1885 A, B) hervorgeht. Ob bei den Blutegeln primäres Bindegewebe überhaupt noch vorkommt, bleibt vor der Hand unentschieden.

### Das Cölothel und seine Derivate.

Die Mesodermstreifen der Larven und Embryonen der Ringelwürmer stellen eine der charakteristischsten Erscheinungen in der Ontogenie dieser Thiergruppe vor. Nach ihrer Entdeckung durch KOWALEVSKY (1871) wurde das Vorhandensein dieser Gebilde von den meisten Forschern, die sich mit der Entwicklung der Anneliden beschäftigt haben, bestätigt. Sie bilden die paare Anlage des secundären, cöломatischen Mesoderms oder des Cölothels.

### Die Segmentirung und allgemeine Differenzirung der Mesodermstreifen.

Über die spätere Entwicklung der Mesodermstreifen und die Differenzirung ihrer Theile bei den Anneliden stimmen die Angaben der meisten Autoren im Großen und Ganzen überein und bestätigen in den Hauptpunkten die Beobachtungen von KOWALEVSKY.

Die in die Länge auswachsenden Mesodermstreifen gliedern sich zunächst in paare, metamere Somite, die sich durch Delamination in hohle Säcke verwandeln. Die Gesamtheit der distalen Wände dieser Säcke bildet die Somatopleura oder das parietale Mesodermblatt, während die proximalen Wände die Splanchnopleura oder das viscerele Mesodermblatt liefern. Die hinteren und vorderen Wandungen der in der Längsrichtung an einander stoßenden Säcke stellen die Septen oder Dissepimente her, wodurch die secundäre Leibeshöhle in segmentale Abschnitte eingetheilt erscheint. Die paaren Säcke umwachsen auf beiden Seiten allmählich den Darmcanal und dadurch entsteht dort, wo die rechten und linken, hohlen Somite in der Sagittalebene des Körpers zusammentreffen, d. h. also unter und über dem Darne, aus deren medialen Wänden das ventrale und dorsale Mesenterium, welche die Segmenthöhlen in sym-

metrische Hälften theilen. Als Derivate der mesoepithelialen Wandungen der Cölomsäcke werden im Allgemeinen betrachtet: die ganze Muskulatur des ausgebildeten Ringelwurmes, das ganze Gefäßsystem und das gesammte Peritoneum mit seinen localen Umbildungen in verschiedene Phagoeytärorgane und die Geschlechtsdrüsen, die lymphoiden Zellen oder Phagoeyten des Cöloms und ihre diversen Varianten, sowie endlich die Segmentalorgane oder Metanephridien, wenn auch nicht immer in allen ihren Theilen, so doch wenigstens deren innerste Abschnitte, nämlich die Wimpertrichter.

Abgesehen von gewissen Abweichungen in Specialfragen haben das allgemeine Schicksal der Mesodermstreifen in dieser Weise dargestellt: bei Polychäten HATSCHKE (1878, *Polygordius*), SALENSKY (1882 A, *Psypmobranchus*; 1882 B, *Nereis*; 1883, *Pilcoluria*, *Aricia*, *Terebella*; 1887 B), v. DRASCHE (1884, *Pomalocerus*; 1885, *Phyllodoce*), FRAIPONT (1887, *Polygordius*), v. WISTINGHAUSEN (1891, *Nereis*) und HÄCKER (1895, *Polygnoë*); bei chätiferen Gephyreen HATSCHKE (1880, *Echiurus*); bei *Myxostomum* BEARD (1884); bei Oligochäten KOWALEVSKY (1871, *Euares*, *Lumbricus*), HATSCHKE (1878, *Criodrilus*), KLEINENBERG (1878, *Lumbricus*), BUCZINSKI (1881, *Lumbricus*), SALENSKY (1887 A, *Branchiobdella*), BERGH (1888, *Criodrilus*; 1890 C, *Lumbricus*), VEJDOVSKY (1888—92, *Rhyuchebnis*, *Lumbriciden*), WILSON (1889, *Lumbricus*) und BOURNE (1894, *Mahbenus*, *Moniligaster*); bei Hirudineen METSCHNIKOFF (1871, *Clepsine*), WHITMAN (1878, 1887, *Clepsine*), BERGH (1885 A, B, 1891, *Nephelis*, *Audastomum*, *Clepsine*), NUSSBAUM (1886, *Clepsine*), APÁTHY (1891) und BÜRGER (1891, *Nephelis*; 1894, *Audastomum*, *Hirudo*).

Von den aufgezählten Forschern haben v. DRASCHE in seiner ersten Arbeit über *Pomalocerus*, v. WISTINGHAUSEN bei *Nereis* und BEARD bei *Myxostomum* die Entwicklung der Mesodermstreifen bloß bis zur Somithbildung verfolgt. Die Angaben und Abbildungen v. DRASCHE's bezüglich *Phyllodoce* aber sind zu oberflächlich, um mehr aus ihnen ersehen zu können, als dass das Mesoderm delaminirt, und dass im Parietalblatt Muskeln entstehen. Eben so lässt sich aus den Abbildungen BEARD's nicht erkennen, ob bei *Myxostomum* wirklich gesonderte Somite vorhanden sind, da er in die Mesodermstreifen nur metamer angeordnete Kerngruppen eingezeichnet hat. BERGH und APÁTHY behandeln die spätere Differenzirung des secundären Mesoderms und theilen uns mit, was für definitive Gewebe und Organe daraus hervorgehen, ohne jedoch die Bildungsweise derselben ausführlich zu beschreiben; dafür erhalten

wir aber von Beiden interessante Mittheilungen über den Ursprung gewisser Theile der Muskulatur.

Die Metamerenbildung innerhalb der Mesodermstreifen wird von einigen Autoren etwas anders aufgefasst, als ich es eben dargestellt habe. Dieser abweichenden Ansicht nach sollen die paaren Segmenthöhlen als in gleichen Intervallen auf einander folgende Spalträume in den intacten Mesodermstreifen auftreten, wobei die dazwischen gelegenen Gewebspartien zu den Dissepimenten würden, in welchen demnach die Differenzirung der beiden Epithellamellen und der zwischen ihnen eingeschlossenen Septenmuskeln sich erst später vollziehe.

Die Chätopoden betreffend haben sich in dieser Weise FRAIPONT, WILSON, BOURNE und zum Theil auch SALENSKY ausgesprochen.

Die Behauptung FRAIPONT's (1857), dass bei *Polygordius neapolitanus* keine gesonderten Mesodermsomite gebildet würden, und dass die innere Segmentirung hier erst relativ spät in Erscheinung trete, beruht auf ungenauer Beobachtung, wie ich oben gezeigt habe. Dasselbe muss ich auch über seine Darstellung der Dissepimentbildung sagen.

Die bezüglichlichen Beobachtungen von WILSON (1889) und BOURNE (1894) an Lumbriiden werden durch die überwältigende Mehrzahl der Angaben anderer Forscher widerlegt, welche die Entwicklung der Oligochäten untersucht haben und alle darin einig sind, dass gerade in dieser Wurmgruppe die typische Gliederung der Mesodermstreifen in gesonderte Somite und der nachfolgende Delaminationsprocess in den letzteren am allerdeutlichsten wahrnehmbar sind.

Seine Untersuchungen über die Differenzirung der Mesodermstreifen bei den Anneliden zusammenfassend, kommt SALENSKY (1887 B) zum Schluss, dass dieselben mit den Beobachtungen von KOWALEVSKY und HATSCHKE übereinstimmen und von ihnen nur in gewissen Einzelheiten abweichen. Diese abweichenden Einzelheiten erweisen sich jedoch als recht bedeutende Widersprüche. So fand SALENSKY, dass das Mesoderm in den meisten Fällen innerhalb der einzelnen Rumpsegmente auf beiden Seiten des Körpers je in zwei Theile zerfalle, zwischen denen die vermeintlich ebenfalls mesodermalen Borstensäckenlagen sich befänden, nämlich in die seitlich unteren Abschnitte, die er »plaques musculaires« nannte, und die seitlich oberen Abschnitte, die er als »plaques latérales« bezeichnete. Dabei soll nur in den letzteren eine Spaltung des Meso-

derms in eine Somatopleura und Splanchnopleura stattfinden. Eine derartige Untereintheilung des Mesoderms ist nun in Wirklichkeit bei *Psymmbranchus* nicht vorhanden, da auch in den oberen Abschnitten secundäre Längsmuskeln gebildet werden, und sich ferner die Delamination nicht allein hier vollzieht, sondern jedes Mal die ganzen Somite betrifft. Die secundäre Leibeshöhle aber kommt gewöhnlich umgekehrt gerade in den seitlich unteren Theilen eines jeden Segmentes zuerst zum Vorschein. Dasselbe wird wahrscheinlich auch bei den übrigen Arten der Fall sein, welche SALENSKY untersucht hat; außerdem aber noch Folgendes. SALENSKY beschreibt bei *Psymmbranchus* und *Aricia* das Auftreten gegen einander abgegrenzter Somite vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen, und eben so scheint sich die Sache auch bei *Pileolaria* zu verhalten, so weit aus den Abbildungen zu schließen ist. Bei *Nereis*, *Terebella* und *Branchiobdella* dagegen lässt er die Segmenthöhlen in den intacten, noch nicht gegliederten Mesodermstreifen entstehen. Andererseits widerspricht er dem wieder selbst durch die Äußerung, dass sich bei *Branchiobdella* die Dissepimente wahrscheinlich eben so wie bei *Euares* nach KOWALEWSKY entwickeln, nämlich durch »conjonction des parois postérieure et antérieure de deux segments contigües«. Ein solcher Bildungsmodus der Dissepimente ist jedoch nur in dem Falle möglich, wenn der Cölombildung eine Gliederung der Mesodermstreifen in gesonderte, metamere Folgestücke vorausgeht, wie denn übrigens SALENSKY auch selbst diesen Vorgang in seiner vorläufigen Mittheilung (1852 C) geschildert hatte. Zu alledem muss noch bemerkt werden, dass die von SALENSKY gelieferten Abbildungen zur Entwicklung der Anneliden überhaupt nur wenig beweisend erscheinen, da sie im Allgemeinen den Eindruck machen, als wenn sich die betreffenden Präparate weder durch genaue Schnitt- richtung, noch durch besondere Klarheit des histologischen Bildes ausgezeichnet hätten.

Bei Hirudineen ist die typische Bildung der Somite und das Auftreten von Delaminationshöhlen in ihnen zuerst von METSCHNIKOFF (1871, *Clepsine*) beschrieben worden. Aus allen nachher erschienenen Arbeiten über die Entwicklung der Blutegel erfahren wir bloß ganz allgemein, dass sich die Mesodermstreifen segmentiren, und dass auf den Grenzen der Segmente die Dissepimente entstehen. Nur NUSBAUM (1886) hat diese Frage wieder unmittelbar berührt. Bei *Clepsine* stellt er Alles so dar, wie es sich nach SALENSKY »bei den übrigen Würmern und bei *Branchiobdella*« abspiele — solide Meso-

dermsomite, in denen die Cölomhöhlen erscheinen, und Dissepimente, die aus den vorderen und hinteren Wänden der Segmenthöhlen gebildet würden. NUSBAUM hat sich jedoch überhaupt als wenig Zutrauen erweckender Gewährsmann erwiesen, so dass auch in diesem Falle seine Angaben leider nicht ohne Weiteres als wirkliche Thatsachen betrachtet werden können. Das ist um so mehr zu bedauern, als wir in den beiden neueren Arbeiten von BÜRGER (1891, 1894) keine directe Antwort auf die betreffende Frage finden. Bezüglich *Nephtis*, *Aulostomum* und *Hirudo* ist hier nur angegeben, dass sich in den einzelnen Segmenten die sog. Seitenhöhlen bilden, zwischen denen von Anfang an dünne Scheidewände vorhanden seien, und dass die letzteren später durch Entwicklung eines besonderen, gallertigen Mesenchyms viel dicker würden. Aus einer Abbildung jedoch, die einen Längsschnitt eines jüngeren Entwicklungsstadiums von *Nephtis* darstellt (1891, Fig. 19), geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass sich die Dissepimente in typischer Weise aus den an einander stoßenden Wänden hohler, schon vorher gesonderter Somitpaare zusammensetzen müssen, während man auf einer zweiten Abbildung (Fig. 39) deutlich erkennen kann, dass sich das erwähnte Bindegewebe zwischen diesen beiden Epithellamellen ansammelt.

Ganz anders sind die sich im Mesoderm abspielenden Vorgänge, welche zur Bildung der definitiven Leibeshöhle führen, von GIARD (1876), SPENGLER (1879), KLEINENBERG (1886), ROULE (1889) und WILSON (1892) dargestellt worden.

Die Beobachtungen GIARD's (1876) an den Larven von *Salma-cina*, einer Serpulide, sind sehr lückenhaft und zugleich recht unverständlich geschildert. Er beschreibt das Mesoderm als eine aus sternförmigen und runden Elementen zusammengesetzte Membran, welche die Entodermmasse von allen Seiten umgebe. Dadurch, dass sich dieselbe vom Darne abhebe, entstehe der erste Blutraum. Die Dissepimente erklärt GIARD für transversale Faserzüge, die vom Ectoderm her gegen die Mesodermhaut vorwachsen sollen. Die letztere ist nun gewiss nichts Anderes als die Splanchnopleura, die Somatopleura aber hatte GIARD augenscheinlich ganz übersehen.

Wie bereits oben erwähnt, giebt SPENGLER (1879) an, bei der Larve von *Bonellia* überhaupt keine Mesodermstreifen aufgefunden zu haben. Und dennoch glaube ich, dass er dieselben wohl gesehen, aber in Folge einer ungeeigneten Behandlung des Objectes bloß nicht als solche erkannt haben dürfte. SPENGLER erwähnt nämlich

selbst das Vorhandensein eines Paares seitlicher Längswülste inmitten des Mesoderms, denen er nur desswegen nicht die Bedeutung von Mesodermstreifen, d. h. von Anlagen des gesammten Mesoderms, zuschreiben könne, weil sie ihm als secundäre Verdickungen jener dünnen Schicht von mesodermalen Elementen erschienen, die schon vorher das ganze Entoderm umgaben. Wenn wir nun die Angabe SPENGELE'S mit dem vergleichen, was uns jetzt bei anderen Annelidenlarven und insbesondere bei *Echiurus* bekannt geworden ist, so scheint mir die folgende Deutung seiner Beobachtung zulässig. Die von SPENGELE beschriebene, dünne, das Entoderm umgebende Mesodermsschicht dürfte meiner Ansicht nach eine continuirliche Lage primärer Muskelzellen sein, die sich schon früh um den Mitteldarm herum in reichlicher Anzahl angesammelt haben. Diese Schicht könnte aber außerdem noch, ähnlich wie bei *Echiurus*, subdermale Bindegewebelemente, sowie primäre Hautmuskelzellen enthalten, die einfach dadurch, dass bei der jungen *Bonellia*-Larve das Ecto- und Entoderm dicht an einander liegen, an die Darmmuskulatur fest angepresst werden. Mit diesen diversen Gebilden werden dann endlich noch die Mesodermstreifen, welche, von hinten nach vorn vorwachsend, sich zwischen dieselben einschoben, in den Präparaten SPENGELE'S scheinbar zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen sein und sich so der Beobachtung entzogen haben. Zu einer solchen Vermuthung geben mir des Verfassers eigene Worte Veranlassung, dass die Grenze zwischen den Anlagen des Bauchmarks und des Mesoderms, die häufig selbst noch auf Schnitten von älteren Stadien undeutlich erscheine, jedenfalls bloß in Folge der Conservirung verwischt worden sei. Eine derartig künstliche Verbackung konnte natürlich bei den verschiedenen Mesodermgebilden noch viel leichter eingetreten sein, da dieselben im engen Raum der primären Leibeshöhle dicht zusammengedrängt liegen. Bei jenen sehr jungen Entwicklungsstadien nun, wo sich nach SPENGELE'S Meinung das ganze Mesoderm auf einmal in ein parietales und ein viscerales Blatt spalte, wird das wohl kaum der typische Delaminationsprocess des eöломatischen Mesoderms gewesen sein. Ich glaube vielmehr, dass SPENGELE hier zum ersten Male die Darmmuskulatur und die primären Hautmuskeln nebst dem subdermalen Bindegewebe als gesonderte Schichten zu sehen bekommen hat. Die wirkliche Delamination der Mesodermstreifen aber scheint mir erst in einem viel späteren Stadium stattzufinden, das demjenigen unmittelbar vorangehen dürfte, von welchem SPENGELE aussagt, dass sich in der

Außenschicht der seitlichen Wülste Ring- und Längsmuskeln differenzieren, während in deren inneren Theilen ein schwammig netzförmiges Gewebe erscheine. Die Lücken im letzteren sollen dann nachher zur allgemeinen Leibeshöhle zusammenfließen. Ob dem nun wirklich so ist, oder ob vielleicht auch bei *Bonellia*, wie bei *Echiurus*, anfangs paare, metamere Cölomhöhlen in gesonderten, segmentalen Somiten entstehen, werden erst zukünftige Untersuchungen entscheiden müssen.

Recht originell schildert ROULE (1889) die ersten Differenzierungsvorgänge des Mesoderms in seiner umfangreichen Arbeit über die Entwicklung von *Enchytraeoides*. Hier soll die mesodermale Zellmasse, welche die Darmanlage von allen Seiten umgebe, ein Paar untere, seitliche Verdickungen aufweisen, die der Autor mit den Mesodermstreifen der übrigen Anneliden vergleicht. In dem sich auflockernden Mesodermgewebe sollen dann unregelmäßige Lücken erscheinen und sich allmählich zu einer einzigen, großen Cölomhöhle vereinigen, die sich durch die ersten 12—13 Segmente ununterbrochen fortsetze. In dieser Höhle zerstreuen sich nach Art eines Mesenchyms Mesodermelemente, von denen sich ein Theil zwischen Splanchnopleura und Somatopleura ausspanne und so die vorderen Septen herstelle. Wenn nun der junge Wurm in die Länge wachse, so erscheinen im Mesoderm aller folgenden, neu hinzukommenden Segmente paare, metamere Hohlräume, wobei die intact bleibenden, intersegmentalen Gewebetheile zu Dissepimenten würden. Ich bin gern bereit zu glauben, dass ROULE Alles wirklich so gesehen hat, wie er es im Texte und in seinen Abbildungen darstellt. Gerade diese Abbildungen aber zeigen auf das Deutlichste, dass ROULE'S Präparate von jüngeren Stadien einfach ganz unbrauchbar waren. Denn wie ROULE uns mittheilt, sind bei den jungen Embryonen von *Enchytraeoides* alle Elemente mit feinen Dotterkörnchen überfüllt, und diese verursachen bekanntlich, wenn das Object bloß in Paraffin eingebettet wird, sehr leicht ein arges Bröckeln und Reißen beim Schneiden. Auf den Abbildungen ROULE'S sehen wir denn auch ganz deutlich, dass die Mesodermelemente an verschiedenen Stellen gewaltsam herausgerissen und aus ihrer Lage verschoben sein müssen. Daher jene unregelmäßigen Lücken und das scheinbare Fehlen der Dissepimente in jüngeren Stadien. Später dagegen, mit dem allmählichen Schwinden der Dotterkörnchen in den Geweben, gelang das Herstellen von Schnitten besser, und dann erschien dem Verfasser der

*Enchytraoides*-Arbeit die Bildung der Segmenthöhlen und Dissepimente in einem ganz anderen Lichte, aber offenbar auch nur annähernd so, wie es in Wirklichkeit der Fall sein mag. Mit einem Worte, ROULE ist seinem Objecte nicht gewachsen gewesen. Da wäre es nun viel richtiger gewesen, die Untersuchung der jüngeren Stadien einfach aufzugeben, wenn ihm zur Überwindung der technischen Schwierigkeiten die genügende Vorschule fehlte; ROULE aber hat hierin eine ganz ungläubliche Unfähigkeit an den Tag gelegt, an seinen Präparaten zu unterscheiden, was in denselben normal war, und was als gewaltsame Verstümmelung betrachtet werden musste. Sich darin zurechtzufinden, dazu hätte ROULE eine ernstere Beachtung der einschlägigen Litteratur von Nutzen sein können; *Enchytraoides* gehört zu den Oligochäten, von denen doch schon diverse Vertreter entwicklungsgeschichtlich recht ausführlich untersucht waren. Allein von etwa vorhandenen Litteraturangaben scheint ROULE überhaupt nicht viel zu halten, sonst würde er es wohl kaum gewagt haben, sich fast ausschließlich auf seine unzulänglichen Beobachtungen an *Enchytraoides* zu stützen und mit so umfassenden, theoretischen Schlüssen vorzutreten, wie er sie in der bezeichneten Abhandlung (1889), in seinen »*Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires*« (1891) und in seinem schwerwiegenden Lehrbuche der Embryologie (1894) uns vorträgt. Ein derartiges Verhalten zur Sache ist im letzteren Falle, d. h. in einem Lehrbuche, bestimmt »à la préoccupation de ceux qui veulent savoir le comment des choses: étudiants et curieux de la nature«, denen der Verfasser verspricht, den »état présent des choses acquises« wiederzugeben, geradezu unverantwortlich. ROULE aber ist einer anderen Meinung und glaubt offenbar, der »esprit philosophique de la biologie moderne« bestehe darin, dass man bekannte Thatsachen nach Belieben entstelle oder ganz ignorire. Dieses löbliche Principle findet denn auch thatsächlich in seinen Schriften eine nur allzuhäufige Anwendung.

Etwas sonderbar erscheint die Angabe WILSON's (1892) über den Ursprung der Splanchnopleura in seiner schönen Arbeit über die Entwicklung von *Nereis*, die sich in allen übrigen Punkten durch bemerkenswerthe Genauigkeit und Correctheit der Beobachtung auszeichnet. WILSON spricht nämlich dort die Vermuthung aus, dass das viscerale Mesodermblatt nicht von den Mesodermstreifen herühre, sondern aus Zellen entstehe, die sich schon früh von den Urmesoblasten abgeschnürt und sich vor ihnen im Ectoderm placirt

hätten. Übrigens giebt WILSON selbst zu, dass er das noch auf Schnitten nachuntersuchen müsse. Mir scheint, dass WILSON hier durch das Vorhandensein des gleichen Pigments in jenen Ectodermzellen und an der Oberfläche des Hinterdarmes irreführt worden sein wird.

Wir haben nun noch die besondere Auffassung KLEINENBERG'S (1886) zu besprechen. Bei allen von ihm untersuchten Arten fand er die typischen Mesodermstreifen und deren Gliederung in metamere, solide Somite; von da ab aber gehen seine Resultate von den Angaben der meisten Forscher, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Anneliden beschäftigt haben, weit aus einander. Seine Beobachtungen über die nächstfolgenden Differenzierungsvorgänge des secundären Mesoderms zusammenfassend, sagt nämlich KLEINENBERG: »Bei *Lopadorhynchus*, den Phyllodoceiden und Aleiopiden vollzieht sich die Spaltung der Muskelsegmente [d. h. der soliden Mesodermsomite] in ein parietales und ein viscerales Blatt nicht so regelmäßig und deutlich wie bei vielen anderen Anneliden. Bei den erstgenannten Formen lösen sich nicht zusammenhängende Schichten, sondern bloß einzelne Zellen oder kleine Gruppen ab. Das Resultat ist jedoch dasselbe — auch hier bildet sich, durch Ansammlung der einzeln abgelösten Zellen, ein Peritonealüberzug des Darmes.«

Hier liegt offenbar ein Beobachtungsfehler vor. Bei *Lopadorhynchus* wenigstens habe ich mich davon überzeugt und glaube, dass es mit den anderen Phyllodoceiden eben so stehen wird, die ja bezüglich ihrer Entwicklung in allen übrigen Punkten mit *Lopadorhynchus* eine große Übereinstimmung zeigen. Bei ihnen habe ich die Spaltung der Mesodermsomite allerdings nicht selbst untersuchen können, da mir die betreffenden Stadien fehlten. Auch halte ich es für unwahrscheinlich, dass die Aleiopiden in dieser Beziehung eine Ausnahme von der allgemeinen Regel bilden möchten. Bei allen Annelidenlarven, wo ich den betreffenden Vorgang aus eigener Anschauung kenne, das sind nämlich *Psymmobranchus*, *Polygordius*, *Lopadorhynchus*, *Phyllochaetopterus*, *Polynoe*, *Polymnia* und zwei Vertreter aus der Familie der Euniceiden, fand ich den typischen Zerfall der Mesodermstreifen in solide Somite und die Verwandlung der letzteren in Cölomsäcke auf dem üblichen Wege der Delamination. Überall erwies sich dabei das Visceralblatt eines jeden Somites vom ersten Moment seiner Bildung an als eine ununterbrochene Epithelplatte. Nicht ganz leicht war das bei *Lopadorhynchus* festzustellen; in allen übrigen Fällen aber trat die Continuität der Splanchnopleura

von vorn herein vollkommen klar, bei *Phyllochaetopterus* sogar mit auffallender Deutlichkeit hervor: hier sieht man auf Sagittalschnitten der Larve zwischen den Mesodermstreifen und der Darmwand ganz deutlich noch die primäre Leibeshöhle, in welche hinein die segmentalen Abschnitte der Splanchnopleura, auf den vertikalen Dissepimenten wie Bögen auf ihren Säulen ruhend, sich frei vorwölben, ohne das Entoderm zu berühren.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass im nachwachsenden Schwanzende der Anneliden, bei der Knospung und bei der Regeneration des abgerissenen oder absichtlich amputirten Vorder- und Hinterendes sich, wenngleich vielleicht in modificirter Form, dieselben Processe wie in der normalen Embryonalentwicklung wiederholen müssen, haben verschiedene Forscher auch die Differenzirung der Mesodermgebilde unter den angeführten Umständen untersucht. Dabei hat sich aus den Beobachtungen von SEMPER (1876, terminales Wachstum und Knospung bei Naideen), EMERY (1886, Regeneration bei *Nephtlys*, *Lumbriconcreis*, *Asterope*), MICHEL (1896 A, B Regeneration bei *Lumbricus*, *Nephtlys*, *Cirratulus* u. a.) und HÄPKE (1897, Regeneration bei *Nais*) herausgestellt, dass hier ebenfalls zunächst Mesodermstreifen oder Mesodermplatten gebildet werden, die sich dann in Somite gliedern. Eine typische Delamination in den letzteren haben EMERY und MICHEL beschrieben, wogegen nach der Darstellung von KLEINENBERG (1886, im nachwachsenden Schwanzende von *Lopadorhynchus* und der Aleiopiden), sowie nach HÄPKE, auch in diesem Falle das viscerele Peritoneum sich aus einzelnen, gesonderten Mesodermzellen zusammenfügen soll.

### Die Bildung der Dissepimente und Mesenterien.

Wie wir sahen, hängt mit der Auffassung der Segmentirung der Mesodermstreifen auch die Vorstellung davon eng zusammen, wie sich die Dissepimente der Anneliden bilden. Die vorherrschende Ansicht ist nun die, dass die intersegmentalen Septen aus den zusammenstoßenden hinteren und vorderen Epithelwänden zweier auf einander folgender, hohl gewordener Somite entstehen, die schon vorher vollkommen von einander getrennt waren. Dabei wurde allgemein angenommen, dass die Septenmuskeln, die bei den ausgebildeten Ringelwürmern zwischen die beiden Peritonealblätter der Dissepimente eingeschlossen sind, auch von den Mesodermstreifen herrühren. Dagegen habe ich mich bei allen im Vorhergehenden

angeführten Arten davon überzeugen können, dass die Muskelemente der Septen der Kategorie der primären Muskeln angehören und schon vor dem Erscheinen der Cölomhöhlen da sind, sowie ferner, dass zwischen ihrem Auftreten und dem Zerfall der Mesodermstreifen in metamere Somite ein gewisser Zusammenhang bestehen muss.

In dieser Beziehung ist die Angabe MICHEL's (1896 A) von Interesse, welcher bei der Regeneration von *Lumbricus* gesehen hat, dass von gewissen Ectodermzellen, also offenbar local entstehenden, primären Myoblasten, vertikale Faserfortsätze ausgehen, die zwischen die einzelnen Mesodermisomite («amas pleins») und nachher zwischen die beiden Blätter der Dissepimente eindringen. Dabei legt sich der Autor die Frage vor, ob nicht in diesem Proesse die Ursache der Metamerenbildung zu erblicken sei.

Die Entwicklung der Mesenterien beruht auf einem der Dissepimentbildung durchaus analogen Vorgange. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass die Bildung der Mesenterien lange nicht immer in so deutlicher Weise verläuft wie die der Dissepimente; das ist hauptsächlich dort der Fall, wo die Mesenterien schon in einem sehr frühen Stadium verschwinden und bloß die betreffenden, vom Peritoneum eingehüllten Muskeln als Aufhängebänder des Darmcanals zurücklassen. Es bleibt nämlich der Bildungsproceß, aus welchem typisch zweiblättrige, zwischen den beiden Peritoneallamellen primäre Muskelemente, vielleicht auch Bindegewebe enthaltende Längssepten hervorgehen, häufig schon gleich bei seinem Beginn stehen und kommt dann bloß durch ein vorübergehendes Zusammenstoßen der medialen Wände der beiderseitigen Cölomsackreihen auf einer relativ jungen Entwicklungsstufe zum Ausdruck. Letzteres ist bei einigen Oligochäten, so bei *Rhynchelmis* und bei den Lumbriciden, beobachtet worden, wo in Folge der Rückbildung des noch nicht vollkommen entwickelten Bauchmesenteriums die Höhlen der rechten und linken Somite in jedem Segmente zusammenfließen, wie das schon KOWALEWSKY (1871) beschrieben hat. Nach VEJDovsky's Darstellung (1892) soll nun hier später beim Entstehen des Bauchgefäßes ein neues Mesenterium gebildet werden. In anderen Fällen werden zugleich mit dem Schwinden der medialen Cölomsackwandungen auch die Dissepimente unterhalb des Darmes durchbrochen, wodurch um das Bauchmark herum ein continuirlicher Längsgang entsteht, in welchen die lateralen, metameren Abschnitte der allgemeinen Leibeshöhle von beiden Seiten her einmünden.

Einen derartigen Bildungsvorgang haben EMERY (1886) bei *Nephtlys*, SALENSKY (1887) bei *Branchiobdella* und NUSBAUM (1886) bei *Clepsine* beschrieben. Für die Kieferregel ist das jedoch erst durch BÜRGER (1891, 1894) festgestellt worden.

### Die Entwicklung der secundären Muskulatur.

Die Bildung der definitiven Längsmuskulatur, der einzigen Muskeln des Annelidenkörpers, die sich meiner Beobachtung nach aus dem secundären Mesoderm entwickeln, geht von der Somatopleura aus. Diese ist in der Regel einschichtig, und da erweisen sich denn die Elemente der besagten Muskulatur bei ihrem ersten Erscheinen als echte Epithelmuskelzellen, welchen Charakter sie übrigens nicht selten, nämlich bei Würmern mit regressiv vereinfachtem Körperbaue, auch im ausgebildeten Zustande beibehalten. In dieser Form dürfte die secundäre Körpermuskulatur der Anneliden auch bei ihrem ersten phylogenetischen Auftreten erschienen sein. Dabei werden aber ihre Elemente anfangs wahrscheinlich eine metamere Anordnung gehabt haben, wie das vielfach auch in der Ontogenie recht deutlich hervortritt. Auf den letzteren Umstand hat zuerst SALENSKY in seinen Arbeiten hingewiesen.

Was nun die Faserbildung bei der secundären Muskulatur betrifft, so finden wir darüber in der Litteratur zwei diametral entgegengesetzte Ansichten vertreten. Die eine Erklärung dieses Vorganges rührt von HATSCHKE (1878) her; sie wurde dann später auch von FRAIPONT (1887) acceptirt. Beide Autoren behaupteten bezüglich *Polygordius*, der erstere übrigens auch noch für *Echiurus* (1880), dass sich an der Bildung einer jeden Längsmuskelfaser eine ganze Reihe linear angeordneter Myoblasten theilige, und dass eine jede dieser Muskelbildungszellen in transversaler Richtung zu gleicher Zeit die entsprechenden Abschnitte mehrerer, neben einander gelegener Muskelfasern ausscheide. Wie ich oben speciell an *Polygordius* gezeigt habe, entspricht diese Auffassung nicht der Wirklichkeit.

Die zweite Auffassung besteht darin, dass der gegen die Körperwand gerichtete Basaltheil einer jeden Muskelzelle, die mit dem Innenabschnitt ihres Plasmakörpers zunächst noch die ursprüngliche, epitheliale Lage innerhalb der Somatopleura beibehält, sich in zwei entgegengesetzten Richtungen, nach vorn und nach hinten, zuspitzt, in die Länge auswächst und an seiner Außenfläche contractile

Primitivfibrillen producirt. Auf diese Weise habe ich bereits in meinen früheren Arbeiten (1888, 1890 A) das Zustandekommen der definitiven Längsmuskulatur der Anneliden erklärt, und ganz dasselbe fand auch HÄCKER (1895). Diesen Bildungsmodus konnte ich bei allen von mir untersuchten Formen constatiren und glaube, dass er nicht nur für die Polychäten, sondern auch für die einfacher gebauten Oligochäten charakteristisch ist. Derselbe wird jedoch in den meisten Fällen dadurch complicirt, dass sich von den kernhaltigen, plasmatischen Innentheilen der Myoblasten, die ja vorläufig in epitheliale Zusammenhänge bleiben, später eine aus platten Zellen bestehende Deckschicht abspaltet, welche sich in das allgemeine Peritoneum, das alle inneren Organe bekleidet, ununterbrochen fortsetzt.

Noch in anderer Weise erklärte VEJDOVSKY (1892) das Entstehen der Längsmuskelfasern bei *Rhynchelmis*. Seiner Darstellung nach sollen hier die sich spindelförmig in die Länge streckenden Basaltheile der einzelnen Myoblasten Muskelfibrillen ausscheiden, die dann mit ihren Enden zu einer langen Faser serial verwachsen. Diese Erklärung, so wie die Behauptung VEJDOVSKY's, dass bei der Faserbildung das Protoplasma und die Kerne der Muskelzellen bis zu völligem Schwunde aufgebraucht würden, halte ich einfach für verfehlt. Sagt doch der Autor selbst, dass an der Innenseite der Längsmuskulatur birnförmige Zellen übrig bleiben, welche den Elementen des Peritonealepithels entsprechen und durch dünne Plasmastränge mit den Muskelfasern in Verbindung stehen, wie das auch auf den betreffenden Abbildungen vollkommen deutlich zu sehen ist. Das sind ja aber eben die Plasmakörper der Myoblasten, während eine gesonderte Deckschicht an diesen Stellen offenbar gar nicht zur Ausbildung gelangt.

Bei anderen Oligochäten und bei Hirudineen wird das parietale Cölothelblatt noch vor der Bildung der secundären Längsmuskulatur theilweise mehrschichtig, wodurch sich das relativ frühzeitige Erscheinen einer deckenden Peritonealschicht erklären lässt. Nach ROULE (1889) erhalten die besagten Muskelemente bei *Enchytraeoides* durch einfaches Längenwachsthum der einzelnen Zellen ihre definitive Gestalt, und dasselbe wird jedenfalls auch bei den Blutegeln der Fall sein. Bemerkenswerth ist dabei noch der Umstand, dass bei den Hirudineen die contractilen Primitivfibrillen in Form einer ringsum abgeschlossenen Mantelschicht an der ganzen Oberfläche der Myoblasten abgeschieden werden, so dass der unver-

änderte Plasmarest mit dem Kerne den Achsentheil der gestreckten Muskelzelle einnimmt.

Es sei hier noch die Angabe APÁTHY's (1889) erwähnt, dass die bleibenden Längsmuskeln der Hirudineen außerhalb der eigentlichen Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen — eine Behauptung, die schon BERGII widerlegt hat.

Die Entwicklung der Längsmuskulatur der Lumbriciden hat VEJDOVSKY (1892) sehr ausführlich beschrieben. Aus seiner Darstellung, die viele interessante Einzelheiten enthält, will ich nur Folgendes hervorheben. Bekanntlich setzt sich bei den Regenwürmern die Längsmuskulatur aus sog. Muskelkästchen zusammen, die sich dadurch auszeichnen, dass jedes Mal eine centrale, viele Kerne enthaltende Plasmamasse nach außen und an den Seitenflächen von bandförmigen, auf die hohe Kante gestellten, contractilen Fasern umgeben, auf der Seite der Leibeshöhle aber vom gewöhnlichen Peritonealepithel bedeckt wird. VEJDOVSKY hat nun gezeigt, dass diese complicirten Gebilde durch Verschmelzung mehrerer, über einander gelagerter Längsreihen von Myoblasten entstehen, von denen immer nur die äußerste Reihe auch an ihrer distalen Oberfläche, alle übrigen aber bloß an den Seitenflächen Muskelfibrillen erzeugen<sup>1</sup>.

#### Die freien Cölomzellen und die cölothelialen Phagocytärorgane.

Bekanntlich nehmen die frei in der Leibeshöhle flottirenden, zelligen Elemente der Anneliden ihren Ursprung vom Peritonealepithel. Diese Cölomzellen können, so weit es nicht Geschlechts-

<sup>1</sup> Dieser Bildungsmodus von Muskelementen scheint mir für eine phylogenetische Erklärung der vielkernigen Vertebratenmuskelzellen als Paradigma von Bedeutung zu sein. Allerdings ist im letzteren Falle der vielkernige Zustand das Resultat einer ausschließlichen Vermehrung der Kerne, resp. einer nicht zu Ende geführten Zelltheilung. Vielleicht haben wir hierin aber bloß eine ontogenetische Abkürzung eines ursprünglich längeren Bildungsmodus zu erblicken, welcher darin bestanden haben mag, dass aus einer relativ geringen Menge von Myoblasten auf dem gewöhnlichen Wege der Zelltheilung zunächst eine größere Anzahl von Zellen entstand, die sich nachträglich wieder behufs gemeinsamer Fibrillenproduction in Längsreihen mit einander vereinigten. In der Embryonalentwicklung der Wirbelthiermuskeln kann man sich nun die Zwischenphasen dieses Vorgangs, nämlich die Theilung und Wiedervereinigung der Myoblasten, einfach als unterdrückt denken.

producte sind, im Gegensatz zu denjenigen Amöbocyten, die man bei Larven von verschiedenen Thieren in der primären Leibeshöhle aufgefunden hat, als secundäre Wanderzellen bezeichnet werden. Bei den Ringelwürmern kommen sie der Hauptsache nach in drei verschiedenen Varianten vor.

Die gewöhnlichste, allgemein verbreitete Form ist die der amöboid beweglichen, sog. lymphoiden Zellen oder Phagocyten, deren Functionen hinlänglich bekannt sind.

Die beiden anderen Varianten sind keiner activen Bewegungen fähig und werden bloß passiv durch die in Folge von Muskelcontractionen entstehenden Strömungen der Leibeshöhlenflüssigkeit im Körper hin und her geschwemmt. Von ihnen ist die eine Form, wenigstens bei Polychäten, auch sehr verbreitet. Es sind das runde oder ovale, häufig linsenförmig abgeflachte Zellen, die mit körnigen oder öltropfenartigen Einschlüssen überfüllt sind. Sie treten in der Leibeshöhlenflüssigkeit gleichzeitig mit dem Erscheinen der jungen Geschlechtsproducte in überaus reichlicher Menge auf und führen offenbar den letzteren die zu ihrer Reifung nothwendigen Nährstoffe zu, wesshalb man sie Nährzellen nennen kann. Diese Elemente verschwinden, wenn alle im Körper vorhandenen Eier oder Spermatozoen ihre endgültige Ausbildung erreicht haben, indem sie sich vollkommen auflösen.

Die dritte Form der freien Cölomzellen ist weniger häufig und kommt in der Regel nur bei denjenigen Anneliden vor, die keine Blutgefäße besitzen. Hier übernehmen diese Elemente, die nicht selten in der Gestalt gefärbter, ein hämoglobinartiges Pigment enthaltender Scheiben auftreten, die Rolle der rothen Blutkörperchen höherer Thiere; sie mögen desswegen Cölomhämocyten heißen.

Als locale Modificationen des allgemeinen Peritonealepithels erscheint eine ganze Reihe verschiedenartiger Phagocytärorgane, die früher unter der Bezeichnung der lymphoiden Chloragogen- oder Peritonealdrüsen zusammengefasst wurden. Meiner Ansicht nach können diese Gebilde alle morphologisch als einstmalige Bildungsstätten von lymphoiden Zellen aufgefasst werden. Man hat sich das etwa so vorzustellen, dass die Elemente dieser Organe, die früher ebenfalls frei wurden, um im Cölom herumzuwandern, und während dieser phylogenetischen Periode phagocytäre Eigenschaften erworben haben können, sich jetzt von ihrem Mutterboden, dem Cölomepithel, einfach nicht mehr ablösen, sondern mit demselben permanent im Zusammenhang bleiben.

Die Bildung der freien Cölomzellen und der mit ihnen verwandten Phagoeytärorgane der secundären Leibeshöhle kommt bei den meisten Anneliden erst in relativ späten Entwicklungsstadien zu Stande. Anders fand das bloß ROULE (1889), welcher behauptete, dass beim Embryo von *Euchytraeoides* die lymphoiden Zellen bereits sehr früh auftreten. Er wird jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier im Irrthum sein, indem er wohl einfache Mesodermzellen, die gewaltsam aus ihrer Lage gezerzt worden waren, für Amöbocyten gehalten hat.

Bei den Hirudineen lösen sich nun thatsächlich schon ziemlich früh von den epithelialen Wänden der Cölomhöhlen Zellen in recht bedeutender Menge ab. Da das weitere Schicksal dieser Elemente noch bis vor Kurzem unaufgeklärt blieb, so hat man früher allgemein angenommen, dass aus denselben eine Art von muskulösem und bindegewebigem Parenchym hervorgehe, welches die ganze secundäre Leibeshöhle bis auf gewisse lacunäre Räume ausfülle. Eine derartige Ansicht vertritt auch noch NUSBAUM (1887) in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Clepsine*. Bei dieser Species hat eigentlich erst OKA (1894) durch äußerst sorgfältige, anatomische Untersuchung den Nachweis geliefert, dass die vermeintlichen Lacunen von einem echten Peritonealepithel ausgekleidet sind und mehr oder weniger regelmäßige Theilräume eines vollkommen abgeschlossenen Cöloms vorstellen.

Zu demselben Resultate gelangte BÜRGER (1891, 1894) auf dem Wege directer embryologischer Beobachtungen an Gnathobdelliden (*Nepheleis*, *Aulastomum*, *Hirudo*). Wie bei den übrigen Anneliden, so bleibt auch in diesem Falle das Cölomepithel constant erhalten, nur dass aus demselben nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin Zellen ausgeschieden werden. Die einen gerathen nach innen in das Cölom, wo sie sich theils in freie Wanderzellen verwandeln, theils zu wandständigen, fixen Phagoeytärelementen werden, etwa in der Art, wie sie KOWALEVSKY (1897) bei *Clepsine* beschrieben hat. Die anderen treten in eine retroperitoneal abgeschiedene Gallertmasse aus; dort werden sie zu Bindegewebs-elementen oder liefern das sog. Botryoidalgewebe. Die massige Entfaltung eines solchen secundären Mesenchyms ist es, welche die diversen Verschiebungen des Peritonealepithels und die überaus reichliche, spätere Gliederung der secundären Leibeshöhle im Blutegelkörper verursacht.

Ein besonderes Interesse beansprucht das eben erwähnte

Botryoidalgewebe der Hirudineen, dessen Zellen sich häufig in Reihen zusammenfügen, von einem continuirlichen, intracellulären Canal durchsetzt werden und so die sog. Botryoidalgefäße herstellen. Bezüglich der letzteren existirt die Ansicht, dass durch dieselben die secundäre Leibeshöhle mit dem eigentlichen Blutgefäßsystem in offener Verbindung stehe. So wurde es nämlich von BOURNE (1884) und nachher auch von BÜRGER (1891, 1894) behauptet. Mir scheint jedoch diese Communication der beiden, ihrem Ursprunge nach durchaus verschiedenen Systeme von Hohlräumen noch keineswegs überzeugend genug bewiesen. Wenigstens habe ich in den Arbeiten der genannten Autoren keine einzige Abbildung gefunden, wo die betreffenden Beziehungen vollkommen klar zur Anschauung gebracht wären. Betrachtet man nun die charakteristischen Concremente in den Zellen des Botryoidalgewebes, so drängt sich Einem unwillkürlich die Frage auf, ob wir es hier nicht mit Complexen von Amöboeyten zu thun haben, die zu gemeinsamer, excretorischer Thätigkeit zusammengetreten und auf diese Weise zu besonderen, retroperitonealen Phagoeytorganen geworden sind. Die äußersten, distalen Elemente der Zellreihen mögen dabei die Ausführung der Excretionsproducte aus dem Körper vermitteln, indem sie Plasmafortsätze zwischen die Epithelzellen der Haut bis an die äußere Oberfläche hindurchschieben etwa in der Art, wie das BÜRGER für jene embryonalen Wanderzellen beschrieben hat, die sich nachher in einzellige Integumentdrüsen verwandeln<sup>1</sup>.

Retroperitoneale Phagoeytorgane sind übrigens auch von anderen Anneliden schon längst bekannt. Es sind das die mit Concretionen erfüllten, eigenartigen Gebilde, wie sie bei verschiedenen Polychäten im Innern des Rückengefäßes vorkommen — die sog. intravasculären Chlorogogendrüsen EISIG's (1887), die Herzkörper anderer Autoren. Ihre Entwicklung ist jedoch noch nicht genügend aufgeklärt.

### Die Entwicklung des Gefäßsystems.

Die Wände der Blutgefäße bestehen bei den typischen Anneliden in der Regel bloß aus dem Peritonealepithel; wenn sie dagegen pulsiren, wie z. B. das Rückengefäß, so sind sie außerdem noch mit

<sup>1</sup> Zusatz. Letztere Vermuthung hat sich als unrichtig herausgestellt, indem durch die neueren, sehr ausführlichen Untersuchungen GOODRICH's (1899) der durchaus überzeugende Nachweis geliefert worden ist, dass durch die Botryoidal-

Muskelementen ausgestattet, die der genannten Membran von innen anliegen. Das Vorhandensein einer besonderen Intima ist nicht mit Sicherheit festgestellt; mir scheint es, dass eine solche überhaupt fehlt. In vielen Fällen ist das Vorkommen eines geräumigen Darm-sinus constatirt worden, den nicht selten ein dichtes Lacunennetz ersetzt. Hier sind nun die Bluträume einerseits vom Peritoneum, andererseits aber unmittelbar vom Epithel des Mitteldarmes begrenzt. Die in den Bluteanälen circulirende Flüssigkeit enthält gewöhnlich das in Lösung befindliche, rothe oder grüne Blutpigment und die Blutzellen, die sich von den Phagoocyten des Cöloms durch ihre bedeutend geringeren Dimensionen und eine beschränkte, active Beweglichkeit unterscheiden. An gewissen Stellen unterliegen die peritonealen Gefäßwände localen Modificationen; als solche erscheinen häufig die cölothelialen Phagoocytäorgane, sowie die Bildungsstätten der freien Cölomzellen und der Geschlechtsproducte.

Dass die Wandungen des Gefäßsystems bei den Ringelwürmern so oder anders aus Elementen der Mesodermstreifen gebildet werden, darin stimmen die Angaben aller Autoren vollkommen überein, doch ist der specielle Bildungsmodus der Blutgefäße von verschiedenen Forschern in verschiedener Weise dargestellt worden.

In denjenigen Fällen, wo bei der ausgebildeten Form ein Darm-sinus vorkommt, erscheint dieser Theil des Gefäßsystems in der Ontogenese ganz zuerst und entsteht dadurch, dass sich in Folge von Flüssigkeitsansammlung die Splanchnopleura von dem Darmepithel einfach abhebt. Diesen Vorgang sah GIARD (1876) bei *Salmacina*, SPENGLER (1879) bei *Bonellia*, SALENSKY (1882 A, 1883) und ich bei *Psymmobranchus* und *Polymnia (Terebella)*.

Eine ganz ähnliche Entwicklungsweise constatirte SALENSKY (1883) bei *Terebella*, FRAIPONT (1887) bei *Polygordius*, ROULE (1889) bei *Euchytracoides* und WILSON (1889) bei *Lumbricus* für das Bauch- und Rückengefäß, und eben so fand ich selbst die Bildung nicht nur der beiden genannten Längsstämme, sondern auch noch der intersegmentalen Ringgefäße bei *Polygordius*. Der ganze Unterschied besteht hier bloß darin, dass sich das Peritoneum nur an denjenigen Stellen von der Darmoberfläche abhebt, die dem zukünftigen Verlaufe der bezeichneten Gefäße entsprechen. Dazu kommt übrigens

---

gefäße thatsächlich eine offene Communication zwischen dem Blutgefäßsystem und der secundären Leibeshöhle hergestellt wird, was aber für die Auffassung der Botryoidalgefäßzellen als fixer Phagoocytäelemente keineswegs hinderlich ist.

noch ein locales Auseinanderweichen der beiden Epithelblätter der Mesenterien resp. der Dissepimente<sup>1</sup>, so dass die im Entstehen begriffenen Gefäße anfangs die Gestalt von Rinnen haben, die gegen den Mitteldarm offen sind und sich erst später durch Zusammenrücken ihrer Ränder in vollkommen abgeschlossene Röhren verwandeln.

Die Entwicklung des Gefäßsystems von *Terebellu* beschreibend, behauptet nun SALENSKY, dass der zuerst auftretende Mitteldarmsinus den Ausgangspunkt für die Bildung der beiden medianen Längsstämme vorstelle. Außerdem theilt er uns mit, dass dem Erscheinen der rinnenförmigen Anlage dieser Gefäße eine entsprechende Zellanhäufung in der Splanchnopleura vorausgehe. Diese Angabe vermindert, wie wir gleich sehen werden, den scheinbar schroffen Gegensatz zwischen den beiden sich gegenüberstehenden Ansichten über die Gefäßbildung bei den Anneliden bedeutend.

Nach der Darstellung von KOWALEVSKY (1871), HATSCHKE (1880), BUCZINSKI (1881) und VEJDOVSKY (1892) nämlich soll sich bei *Rhynchelmis*, *Lumbricus* und *Echiurus* das Bauchgefäß in Gestalt eines durchaus soliden Zellstranges anlegen, welcher sich aus Elementen des visceralen Mesodermblattes zusammensetzt und an das Entoderm unmittelbar angrenzt. Ähnlich hat auch KLEINENBERG (1886) bei *Asterope* eine solide Anlage des Vas ventrale abgebildet (Fig. 68 d). Die weitere Differenzirung dieses Stranges wird nun in der Weise erklärt, dass die peripheren Elemente desselben die Gefäßwandung herstellen, während aus der axialen Zellmasse, die sich allmählich lockert oder auch theilweise auflöst, die Blutkörperchen und die Blutflüssigkeit hervorgehen sollen. Dasselbe behauptet auch NUSBAUM (1886) in Bezug auf das Rücken- und Bauchgefäß von *Clepsine*, doch gelang es ihm nicht, die Herkunft des letzteren dieser beiden Längsstämme von der Somatopleura durch directe Beobachtung zu constatiren.

Die vorliegende Controverse scheint mir nun in Folgendem ihre Ursache zu haben. Im zweiten Falle entstehen die Gefäßwände und die Blutkörperchen gleichzeitig, in Folge dessen die ganze Anlage als ein solides Gebilde in Erscheinung tritt; im ersten Falle

<sup>1</sup> Etwas anders verläuft die Entwicklung des größeren, hinteren Abschnittes des Vas dorsale bei den Lumbriciden, welcher aus der Vereinigung zweier symmetrischer Längsstämme hervorgeht. Nach WILSON soll das Lumen der letzteren ganz eben so wie der Hohlraum des Darmsinus zwischen Splanchnopleura und Entodermepithel entstehen.

dagegen spielen sich diese beiden Prozesse nicht zu gleicher Zeit ab, sondern die Bildung der epithelialen Gefäßwände findet zuerst statt, und daher ist das Gefäßlumen schon von vorn herein ganz deutlich erkennbar.

Nicht endgültig aufgeklärt ist es bis jetzt, woher die contractilen Elemente der pulsirenden Gefäße und die Blutkörperchen ihren Ursprung nehmen. Am einfachsten wäre es natürlich, dieselben ohne Weiteres ebenfalls vom Peritonealepithel herzuleiten, wie das gewöhnlich auch geschehen ist. Doch sind Gründe vorhanden, die es wahrscheinlich machen, dass sich die Sache gar nicht so einfach verhält. So finden wir z. B. bei WILSON (1889) die Angabe, dass beim Embryo von *Lumbricus* im Bereiche der noch rinnenförmigen Anlage des Bauchgefäßes, gleichsam dieselbe überdachend, sich besondere Zellen an der Darmoberfläche ansammeln. Später sollen dieselben der inneren Gefäßwand den Ursprung geben. VEJDOVSKY (1892) weist zwar diese Darstellung als unrichtig zurück, zeichnet aber auf einem Querschnitte eines relativ jungen Embryos von *Rhynchelmis* (Taf. 21 Fig. 12) im Grunde genommen dasselbe. Wir sehen da dieselbe rinnenförmige Anlage, gebildet von den Visceralblättern der beiderseitigen, median zusammengerückten Cölomsäcke, und dieselbe Lage von Zellen, welche die Rinne gegen das Entoderm hin abschließt. Ich glaube nun, dass diese Zellen, indem sie größer werden und sich vermehren, allmählich die Rinne ganz ausfüllen, in Folge dessen die ganze Gefäßanlage etwas später als ein solides Gebilde erscheinen muss. Dass die inneren Elemente dieser Anlage wahrscheinlich einen besonderen Ursprung haben, dafür sprechen ebenfalls einige Abbildungen VEJDOVSKY's (Taf. 22 Fig. 6, 10; Taf. 23 Fig. 11, 16). Hier sieht man nämlich, dass die Zellen, welche VEJDOVSKY für die Anlage des Bauchgefäßes ausgiebt, wulstförmig in die darüberliegende Entodermmasse eingedrückt sind. Das kann nun meiner Ansicht nach nur dadurch zu Stande kommen, dass das Peritonealepithel unter ihnen als besondere, ununterbrochene Schicht hinwegzieht. Wenn dagegen die besagte Zellanhäufung bloß eine einfache Verdickung der Splanchnopleura wäre, so würde sie viel eher in die Leibeshöhle hinein, d. h. nach der Seite des offenbar geringeren Widerstandes hin vorwachsen, und das um so mehr, als eine solche Lage später das fertige Vas ventrale thatsächlich einnimmt. Was nun aber die eigentliche Herkunft der in Rede stehenden Zellen betrifft, so bleibt dieselbe vorläufig unbekannt: sie können vom Cölomepithel ausgewandert sein oder dem primären

Mesenchym angehören und im letzteren Falle entweder vom Ectoderm oder vom Entoderm herrühren.

Ganz anders entstehen die lateralen Gefäßstämme bei den Hirudineen. Nach BÜRGER (1891, 1894) erscheinen bei den Embryonen der Gnathobdelliden in den seitlichen Anhäufungen des retroperitonealen Mesenchyms, welches aus den Cölomhöhlen her immigrierte Zellen enthält, zunächst unregelmäßige, lacunäre Hohlräume. Indem sich dieselben unter einander und vielleicht auch mit den Überresten der primären Kopfhöhle vereinigen, bilden sie die bezeichneten, longitudinalen Blutbahnen. Dabei setzen sich die Wandungen der letzteren aus Elementen des Mesenchyms zusammen, und in ihrem Lumen treten größere, rundliche Zellen desselben Ursprungs auf, die sich offenbar in Blutkörperchen verwandeln. Der Verfasser fügt noch hinzu, dass die Blutgefäße also mit dem Cölon und dessen Wandungen jedenfalls nichts zu thun hätten. Das ist eigentlich nicht ganz correct, indem er doch selbst angiebt, dass die Mesenchymelemente aus dem jungen Peritoneum auswandern<sup>1</sup>.

### Die Keimdrüsen.

Die Bildungsstätten der Geschlechtsproducte gehören bei den Ringelwürmern genetisch den epithelialen Wandungen des Cöloms an und erscheinen in Folge dessen als directe Abkömmlinge der Mesodermstreifen oder des secundären Mesoderms. Die wenigen, diesem allgemeingültigen Satze widersprechenden Angaben, denen wir in der Litteratur begegnen, haben sich alle als unhaltbar erwiesen.

So hatte GIARD (1876) behauptet, dass die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte bei *Salmacina* aus verschiedenen Ursprungsquellen entstünden: die Spermamutterzellen aus dem Ectoderm, da sie sich von den der Ansicht GIARD's nach ectodermalen Dissepimenten abtrennen, die Eier dagegen aus dem Entoderm, indem sie sich an den Gefäßen entwickeln, welche der Verfasser zusammen mit dem ganzen Mesoderm vom unteren Keimblatte ableitete.

<sup>1</sup> Der von BÜRGER geschilderte Bildungsmodus der Blutgefäße der Hirudineen erinnert in nicht geringem Grade an die Entwicklung eines Theiles des Blutgefäßsystems der Vertebraten. Wenn sich dazu noch herausstellen sollte, dass das Mesenchym der ersteren thatsächlich ebenfalls ein Derivat des Cölothels ist, so würde die Gefäßbildung in beiden Fällen durchaus übereinstimmen.

Bei *Lopadorhynchus* glaubte KLEINENBERG (1886) die directe Bildung der Keimdrüsen vom Ectoderm constatirt zu haben; doch war das, wie wir oben gesehen haben, ein Irrthum.

Sodann hatte NUSBAUM (1886) bei *Clepsine* einen entodermalen Ursprung der vermeintlichen Urgeschlechtszellen beschrieben, eine Beobachtung, die schon von BERGH (1886 A) und WHITMAN (1887) gebührend qualificirt worden ist.

Endlich hat noch vor Kurzem PEREYASLAWZEWA (1896) die Geschlechtszellenbildung bei *Nerilla antennata* in höchst origineller Weise dargestellt. Hier werden sehr verschiedene Ursprungsquellen der Keimproducte geschildert. Erstens entstehen nach der Angabe der Autorin sowohl Eier als Spermatozoen aus Zellen, die sich bei dem ausgebildeten Thier unmittelbar vom fertigen Darmepithel abtrennen sollen. Zweitens besitzt das Männchen im hinteren Leibesabschnitte noch besondere, großlappige Gonaden, in denen sich ebenfalls Samenelemente entwickeln. Diesen männlichen Keimdrüsen entsprechen beim Weibchen Samenblasen, die einer jeden äußeren oder inneren Öffnung entbehren; sie werden zugleich als umgewandelte Segmentalorgane aufgefasst. Auch in ihnen sollen sich Spermatozoen bilden, die aber schon von vorn herein dem Untergange geweiht seien, da sie auf keine Weise nach außen gelangen könnten. Allein die Neigung zur Production von Geschlechtsproducten ist bei *Nerilla* offenbar eine so große, dass außerdem gewisse, spindelförmige Zellen, die von Muskelementen nicht zu unterscheiden seien, sich auch noch in Samenkörperchen umwandeln sollen. Das ist nun allerdings, wie die Verfasserin es selbst bezeichnet, »un exemple vraiment curieux«.

### Ist das Mesoderm der Anneliden ein einheitliches Keimblatt?

Als die ersten Untersuchungen auf dem Gebiete der Evertbratenontogenie unternommen wurden, war von einer Frage nach der Einheit des mittleren Keimblattes noch nicht die Rede. Diese Frage bildete sich erst allmählich heraus in dem Maße, als unsere Kenntnisse in der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere nach und nach zu einem reichlicheren Thatachenmateriale heranwuchsen, und erhielt in der bekannten Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG (1881) zum ersten Mal eine bestimmte Fassung. Sie wurde hier in negativem Sinne beantwortet, und darin liegt eben das Hauptverdienst der genannten Forscher. Dieses können ihnen die

zahlreichen, nachher in der Litteratur erschienenen Angriffe, die hauptsächlich gegen ihre vielfach verfehlten, phylogenetischen Speculationen, gegen den übermäßigen Schematismus und vorwiegend histologischen Standpunkt gerichtet waren, nicht nehmen. Jedenfalls ist nicht zu leugnen, dass es die Gebrüder HERTWIG waren, die durch ihre systematische und vergleichende Zusammenstellung der bis dahin bekannten Thatsachen für alle neueren Mesodermtheorien, in welcher Gestalt sie auch immer erscheinen mögen, den Weg gebahnt haben.

Was nun die Anneliden anbelangt, so beurkunden die Mesodermgebilde bei ihrem Entstehen derartige Eigenschaften, dass ein Theil derselben in die Kategorie der Mesoepthelien oder des Mesoblastes der Gebrüder HERTWIG eingereiht werden muss, während ein anderer Theil mehr oder minder vollkommen ihrem Mesenchymbegriffe entspricht. Wenn aber gelegentlich Mesenchymelemente von mesoepthelialen Anlagen ihren Ursprung nehmen oder secundär zu Geweben mit epithelialein Charakter zusammentreten, so gefährdet das noch lange nicht das Princip der theoretischen Zerlegung des sog. Mesoderms in seine heterogenen Bestandtheile, welches sich sowohl in ontogenetischer, als auch in phylogenetischer Anwendung als sehr fruchtbringend erwiesen hat.

Doeh sehen wir zu, was uns die Entwicklungsgeschichte der Ringelwürmer über die Herkunft der beiden Kategorien von Mesodermgebilden berichtet.

### Der ontogenetische Ursprung der heterogenen Mesodermbestandtheile.

#### Der Ursprung der Componenten des primären Mesenchyms.

Über die Herkunft derjenigen Mesodermgebilde, die wir in ihrer Gesamtheit oben als primäres Mesoderm oder primäres Mesenchym bezeichnet haben, gehen die Ansichten der Autoren sehr aus einander. Die einen lassen diese Gebilde aus einer allgemeinen Mesodermanlage entstehen, während andere Forscher dieselben bald vom Ectoderm, bald vom Entoderm oder von beiden primären Keimblättern zugleich ableiten.

Es liegt in der Natur der Sache, dass zur ersten Gruppe alle Forscher gehören, welche ihre Beobachtungen über die Entwicklung der Anneliden in jener Zeit unternahmen, als noch die Ansicht allgemein herrschte, dass das Mesoderm in ähnlicher Weise wie das

Ecto- und Entoderm ein einheitliches Ganzes vorstelle. Wir werden ihre Angaben, je nach der Zugehörigkeit der von ihnen als allgemeine Mesodermanlage aufgefassten Elemente zur einen oder zur anderen der beiden Kategorien von Mesodermgebilden, gehörigen Ortes näher betrachten. Ferner sind hierher auch diejenigen Autoren zu rechnen, welche, gleichviel ob sie einen principiellen Gegensatz von Mesenchym und Mesoepithel anerkennen oder nicht, die Lehre von der Einheit des mittleren Keimblattes aufrecht zu erhalten bestrebt sind.

Bekanntlich war es HATSCHKE, der als Erster in vollkommen bestimmter Weise das Vorhandensein besonderer primärer Mesodermgebilde bei Annelidenlarven hervorhob und nachher auf dieselben die theoretische Betrachtungsweise der Gebrüder HERTWIG in Anwendung brachte. Jedoch führte er in allen seinen Arbeiten (1878, 1880, 1885 A, B) die Auffassung durch, dass Mesenchym und Mesoepithel aus einer gemeinsamen Anlage ihren Ursprung nähmen. In seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—91) stellte HATSCHKE sodann der secundären, epithelogenen, hauptsächlich longitudinalen Körpermuskulatur der Anneliden die mesenchymogenen Muskeln gegenüber, zu denen er außer den primären, provisorischen Larvenmuskeln noch die äußeren, subdermalen Muskelschichten, vor Allem die Ringmuskelschicht, sowie die Muskeln der Mesenterien, der Dissepimente und zum Theil auch des Darmes rechnete; dabei nahm er dennoch für diese ganze zweite Gruppe von Annelidenmuskeln ein directes Abhängigkeitsverhältnis vom cölomatischen Mesoderm an. Und endlich kam HATSCHKE (1894) zu dem folgenden, allgemeinen Schlusse: »Bei den Cölomaten ist das Mesenchym genetisch mit den Cölomsäcken verknüpft; das Mesoderm (im Sinne der älteren Terminologie) ist eine genetisch einheitliche Anlage, welche sich in mesepitheliale und mesenchymatöse Bildungen gliedert.«

Es sei hier bemerkt, dass HATSCHKE in seinem Lehrbuche die Untersuchungen KLEINENBERG's an der Larve von *Lopadorhynchus* und anderer mariner Formen überhaupt nicht erwähnt hat, in seinem letzten Aufsatz (1894) aber sich denselben gegenüber sehr skeptisch verhielt und da auch diejenigen Punkte hervorhob, die seiner Meinung nach noch »durch sorgfältige neue Beobachtungen zu prüfen wären«. Die betreffenden Beobachtungen KLEINENBERG's waren aber doch inzwischen bereits von mir (1890 A) bestätigt worden. Ich denke, in dieser Beziehung konnte meine Aussage nicht missverstanden werden; sie lautete: »Bei der Untersuchung der *Lopado-*

*rhynchus*-Larve fand ich nun noch mehr solcher Mesenchymanlagen [ich sprach von den oben ausführlich beschriebenen, ectodermalen Neuromuskelanlagen] als mein Vorgänger, und zwar in der Regel ungefähr dort gelegen, wo die aus ihnen hervorgehenden Elemente nachher als Muskeln ihre Anheftung am Ectoderm haben.« Allein wir lesen bei HATSCHKE: »Die Beobachtungen neuerer Untersucher (BERGH, E. MEYER, WISTINGHAUSEN, WILSON, VEJDOVSKY) scheinen bald meine Angaben, bald diejenigen KLEINENBERG's über die Entwicklung der Anneliden zu bestätigen, doch sind wenige derselben einwandfrei.«

Natürlich steht es HATSCHKE frei, von den Beobachtungen anderer Forscher zu halten, was ihm beliebt; doch wird er es dann auch nicht übel nehmen, wenn wir seine Untersuchungen ebenfalls einer Kritik unterwerfen. Sehen wir also zu, auf was für eigene Beobachtungen HATSCHKE's Urtheil wohl begründet sein könnte.

Um den Ursprung der primären Mesenchymgebilde zu erklären, hatte HATSCHKE seiner Zeit behauptet, dass sich bei *Polygordius* und *Criodrilus* (1878, 1885 A), sowie bei *Echiurus* (1880) von den Vorderenden der Mesodermstreifen oder von der Vorderwand des ersten Paares der metameren Cölomsäcke einzelne Mesodermzellen ablösen und in die primäre Kopfhöhle gerathen. Bezüglich *Polygordius* folgte FRAIPONT (1887) seinem Beispiele, doch können diese Behauptungen beider Autoren nur die Bedeutung einer Vermuthung, nicht aber einer wirklichen Beobachtung haben, da keiner von ihnen auch nur eine einzige histogenetische Thatsache zum Beweise für die Richtigkeit seiner Angaben anführt.

Weiter fand HATSCHKE (1885 B) bei *Eupomatus* und einer nicht näher bestimmten Serpulide, dass dieselben zwei Polzellen, von denen nachher die Bildung der »secundären« Mesodermstreifen ausgeht, zuerst das »primäre« Mesoderm produciren. Diese Beobachtungen waren ausschließlich am lebenden Objecte gemacht. Hier erlaube ich mir nun die Frage, wie weit wir berechtigt sind, zu behaupten, dass von zwei benachbarten, verschieden großen Zellen die kleinere unbedingt von der größeren abstamme, wenn wir den betreffenden durch Mitose gekennzeichneten Theilungsact nicht gesehen haben? Im vorliegenden Falle aber hat HATSCHKE weder einen karyokinetischen Vorgang, noch überhaupt irgend welche Anzeichen einer Theilung der Urmesoblasten beschrieben, die darauf hinweisen könnten, dass die Elemente des primären Mesoderms wirklich von ihnen herühren.

Anderweitige Arbeiten des genannten Autors über Annelidenentwicklung sind mir nicht bekannt, und so will es mir scheinen, als bedürften die Beobachtungen HATSCHEK's, die sich auf die uns hier beschäftigenden Fragen beziehen, viel eher einer gründlichen Prüfung als die Untersuchungen KLEINENBERG's, die jedenfalls nach den Methoden der neueren, vervollkommenen Technik ausgeführt worden sind, was sich von den ersteren gewiss nicht behaupten lässt.

Es war jedoch noch nicht so schlimm, wenn HATSCHEK seine Annahmen durch einschlägige Thatsachen nicht genügend zu stützen vermocht hat. Das hieraus hervorgegangene Unheil besteht vielmehr darin, dass andere Beobachter im Glauben an HATSCHEK's Autorität<sup>1</sup>, ohne bessere Beweisgründe zu haben, nachher dasselbe behaupteten wie er. Ein Opfer dieser Leichtgläubigkeit haben wir bereits kennen gelernt — das war FRAIPONT, und hierher gehört zum Theil auch WILSON (1889). Bei *Lumbricus* beschrieb er nämlich einen besonderen »migratory mesoblast«, der durch Auswanderung von Zellen aus den Mesodermstreifen zwischen Ecto- und Entoderm entstehen soll. Sich auf diese gemeinsame Herkunft des mesenchymatösen und epithelialen Mesoderms und auf angebliche Übergänge des einen in das andere berufend, stellte WILSON den principiellen Gegensatz dieser beiden Arten von Gebilden in Abrede. Dabei wies er zugleich auf die Beobachtung KLEINENBERG's hin, der zufolge bei *Lopadorhynchus* und einigen anderen Arten sich die ganze Splanchnopleura aus den von den Muskelplatten sich ablösenden Elementen zusammensetze. Hierin hatte sich aber KLEINENBERG, wie ich oben gezeigt habe, versehen.

In einer späteren Abhandlung über Polychätenentwicklung gab nun WILSON (1890) bereits die Möglichkeit zu, dass das primäre Mesoderm von einer besonderen Bildungsquelle ausgehe, und nahm bloß noch an, dass vielleicht einige der vordersten Mesodermstreifenzellen nach ihrer Ablösung zu Mesenchymelementen würden.

Bezüglich WILSON's »migratory mesoblast« war VEJDOVSKY (1892) der Meinung, dass das wahrscheinlich dieselben Mesenchym-

<sup>1</sup> In meinem Aufsätze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) habe ich für den von HATSCHEK behaupteten gemeinsamen Ursprung des primären und sekundären Mesoderms von ein und demselben Urmesoblastenpaare eine Erklärung zu geben versucht, da auch ich eine Zeit lang so unvorsichtig war, seiner Angabe ohne Weiteres Glauben zu schenken.

zellen seien, die auch er in der primären Leibeshöhle von *Rhynchelmis* und den Lumbriciden vorgefunden habe. Dabei erklärte VEJDovsky aber leider nicht näher, welche Art von Mesenchym er hier eigentlich meinte, was um so mehr nöthig gewesen wäre, als er ja mit dieser Benennung an verschiedenen Stellen seiner Arbeit recht verschiedene Elemente der primären Leibeshöhle bezeichnet hat. Gelegentlich erwähnt er übrigens auch selbst, dass aus den Epithelwänden des Kopfsomitpaares Zellen in die primäre Kopfhöhle einwandern und sich dort in mesenchymatöse Elemente verwandeln sollen (1890, 1892).

Ohne die Möglichkeit der Bildung eines retroperitonealen Gewebes, ähnlich dem secundären Mesenchym der Hirudineen, bei den Oligochäten direct in Abrede stellen zu wollen, muss ich doch sagen, dass ich eine solche für recht unwahrscheinlich halte. Und auch im letzteren Falle, ich meine die Blutegel, scheint mir die Sache noch gar nicht endgültig ausgemacht zu sein, da BÜRGER (1891, 1894) bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Gnathobdelliden meiner Meinung nach dem weiteren Schicksale der Elemente der äußeren Teloblastreihen nicht die genügende Aufmerksamkeit gewidmet hat. Es könnte sich vielleicht doch noch herausstellen, dass von den aus dem Cölomepithel in die retroperitoneale Gallertmasse immigrirenden Zellen bloß das Botryoidalgewebe gebildet werde. Ein derartiger genetischer Zusammenhang dieses Gewebes aber mit den peritonealen Wandungen der secundären Leibeshöhle wäre ganz wohl verständlich, da wir es hier offenbar mit einer Art von Phagoeytärorganen zu thun haben.

Was nun die Polychäten anbelangt, so sei hier auf die Angabe von HÄCKER (1895) hingewiesen, welcher bei *Polynoë* keine Ablösung von Zellen von den Vorderenden der Mesodermstreifen vorgefunden hat. Dazu kann ich noch hinzufügen, dass auch ich nie etwas Derartiges bei den von mir untersuchten Annelidenlarven gesehen habe.

Weiter gehören hierher diejenigen Autoren, welche unter dem Einflusse der bekannten *Phagocytella*-Theorie METSCHNIKOFF's (1882, 1886), wie auch der Letztere selbst, die HERTWIG'sehen Ansichten verwarfen und auf einer Einheit des mittleren Keimblattes bestanden<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Es muss hier bemerkt werden, dass METSCHNIKOFF sich der in Rede stehenden Frage gegenüber durchaus nicht so dogmatisch verhielt, wie viele von seinen Anhängern, sondern selbst auf gewisse Fälle hingewiesen hat, wo

Diese schöne Conception des genannten Forschers ist [gewiss sehr bedeutungsvoll als Versuch einer Erklärung des phylogenetischen Ursprungs der beiden primären Keimblätter. Um jedoch alle complicirten Vorgänge zu erklären, die sich bei der Bildung der verschiedenen Mesodermbestandtheile abspielen, ist sie lange nicht ausreichend. Im Speciellen bezieht sich das auch auf die Anneliden.

Da wären nun zunächst die allgemeinen Betrachtungen GOETTE'S (1884) über das Mesoderm der Würmer zu erwähnen; seine diesbezüglichen Untersuchungen an Anneliden (1882) aber sind gar zu oberflächlich, wie das auch schon andere Autoren hervorgehoben haben.

Auch ROULE trat als Vertheidiger der Einheitslehre des mittleren Keimblattes auf und suchte mit Hilfe seiner unbrauchbaren Präparate von *Enchytraeoides*-Embryonen (1889) zu beweisen, dass bei Ringelwürmern mit »condensirter« Entwicklung das Mesoderm in Gestalt eines Mesenchyms entstehe, welches sich nachträglich theilweise in mesoepitheliale Gebilde verwandle. Bei marinen Anneliden dagegen, die in ihrer Entwicklung ein Trochophorastadium besitzen, sollen nach der Meinung von ROULE (1894) — er selbst aber hat nur die Entwicklung von *Dasychone* und die auch recht schlecht untersucht — die beiden Urmesoblasten das primäre Mesenchym liefern, von dem ein Theil die Mesodermstreifen abgebe, während aus dem übrigen Theile Bindegewebelemente und Muskeln hervorgingen, die allem Anscheine nach im Kopfabscnitte der ausgebildeten Form persistiren. Es sind das wiederum die Ideen HAATSCHIEK'S, obgleich schon fast bis zur Unkenntlichkeit verunstaltet.

Viel einfacher ging RABL (1889) mit der Mesodermfrage bei Anneliden zu Werke. Ohne irgend welche eigene Beobachtungen auf diesem Gebiete zu besitzen, fiel es ihm gar nicht ein, noch lange

---

»wie z. B. bei Corallen nach KOWALEVSKY & MARION« Theile des Mesoderms vom Ectoderm ihren Ursprung nehmen. Das ist auch noch aus folgenden Sätzen ersichtlich, die wir in seiner Abhandlung (1886) lesen: »In Abhängigkeit vom Phagocytoblast, zum Theil auch vom Kinoblast entstanden emancipirt sich doch das Mesoderm früher (z. B. bei Ctenophoren) oder später als ein besonderes Keimblatt, welches in der embryonalen Entwicklung eine wichtige Rolle spielt«; und ferner: »Es erweist sich somit eine gewisse Homodynamie in der Mesodermbildung, da sie zu verschiedenen Malen durch Zelleinwanderung zu Stande kommt.«

herumzusuchen, ob ein Unterschied zwischen primären und secundären Mesodermgebilden vorhanden sei oder nicht, sondern er leitete eben Alles von zwei Urmesodermzellen ab und war damit zufrieden. Für RABL giebt es bekanntlich keine Widersprüche, da er Litteraturangaben, die ihm irgendwie unbequem sind, einfach nicht anerkennt. Dieses ungenirte Verfahren ist ihm bereits von verschiedener Seite zum Vorwurf gemacht worden, und doch hat er es auch in der neuen Auflage seiner »Mesodermtheorie« (1897) nicht für nöthig gefunden, die inzwischen mehrfach erfolgten Widerlegungen seiner doctrinären Ansichten auch nur eines Wortes der Erwiderung zu würdigen. BERGH (1890 A) hatte vollkommen Recht, wenn er behauptete, dass die Mesodermtheorie RABL's einen offenbaren Rückschritt bedeute.

Wenden wir uns nun zu denjenigen Autoren, welche die Bildung des mittleren Keimblattes aus verschiedenen Ursprungsquellen annehmen, und betrachten wir zuerst die Angaben, nach denen die Elemente des primären Mesenchyms vom Entoderm abstammen sollen.

In seinem Lehrbuche der vergleichenden Embryologie wies BALFOUR (1880—81) darauf hin, dass bei einigen Polychätenlarven außer den Mesodermstreifen noch ein besonderes Mesoderm vorhanden sei, das hier in Gestalt von Muskelelementen der primären Leibeshöhle auftrete. Sie mit den sternförmigen Zellen im Kopfe der Oligochätenembryonen vergleichend, hielt er es für wahrscheinlich, dass diese Gebilde den amöboiden Zellen der Larven von Echinodermen, gewisser Mollusken und einiger anderer wirbelloser Thiere entsprechen. Darin liegt nun implicite eine Zustimmung, dass auch bei den Anneliden das primäre Mesenchym vom Entoderm seinen Ursprung nehmen dürfte.

Ähnliche Betrachtungen mögen auch METSCHNIKOFF (1882) zur Annahme Veranlassung gegeben haben, dass die von ihm bei ganz jungen Larven von *Polygordius* (eigentlich *Protodrilus*) vorgefundenen, freien Mesodermzellen wahrscheinlich vom Entoderm herrühren. Er schloss sich in dieser Beziehung der Meinung REPIACHOFF's (1881) an, welcher ebenfalls glaubte, dass das Mesoderm bei *Polygordius* (*Protodrilus*) und *Saccocirrus* allem Anscheine nach aus dem unteren Keimblatte entstehe. Doch muss hier bemerkt werden, dass sich die Äußerung REPIACHOFF's nicht auf Elemente des primären Mesoderms, sondern auf die Polzellen der Mesodermstreifen bezog.

Angaben von einem entodermalen Ursprunge des Mesenchyms

begegnen wir noch bei VEJDOVSKY (1888—92). In seiner umfangreichen Arbeit über die Entwicklung der Oligochäten hat VEJDOVSKY an der Oberfläche der centralen Dottermasse der Embryonen gelegene Entodermzellen beschrieben, von denen er behauptete, dass ein Theil in den zwischen Ecto- und Entoderm befindlichen, spaltförmigen Raum austrete und die Bedeutung von Mesenchymzellen hätte. Später würden dieselben undeutlich und verschwänden wahrscheinlich mit der Größenzunahme der Mesodermstreifen vollständig. Weiter sagt dann VEJDOVSKY, dass entodermale Mesenchymzellen in einem älteren Stadium in den Dotter eindringen und dort das Mitteldarmepithel herstellen sollen. Alles das bezieht sich auf *Rhynchelmis*, wo VEJDOVSKY auch schon früher, nämlich im Blastocöl der Gastrula, eine gewisse Anzahl ebenfalls dem Entoderm anliegender Mesenchymzellen, jedoch unbekanntem Ursprungs, beobachtet hatte. Von denselben meinte er, dass sie denjenigen Elementen der Lumbricidenlarven entsprechen könnten, aus welchen sich die larvalen Excretionsorgane entwickeln. An einer anderen Stelle giebt jedoch VEJDOVSKY an, dass die larvalen Pronephridien der Regenwürmer sich aus Mesenchymzellen bilden, die wahrscheinlich vom Ectoderm herrühren, da hier keine einzige Entodermzelle in die primäre Leibeshöhle auswandere, die Urmesoblasten sich zu dieser Zeit aber noch nicht zu theilen begonnen hätten. Auch das ist übrigens kaum mehr als eine Vermuthung, denn aus der zum Beweise angeführten Abbildung (Taf. 18 Fig. 1ms), wo ein Theil der besagten Mesenchymelemente noch mit dem Ectoderm in Zusammenhang stehen soll, ist nur so viel ersichtlich, dass dieselben sich im Zwischenraum zwischen dem äußeren und inneren Blatte befinden. Endlich beschreibt VEJDOVSKY, wie bereits erwähnt, noch an verschiedenen Stellen seiner Arbeit die Bildung von Mesenchym durch Auswanderung von Zellen aus den Kopfsomitcn, also aus dem secundären Mesoderm. Wie man aus allen diesen sich vielfach widersprechenden Angaben VEJDOVSKY's sehen kann, war er über den Ursprung des uns beschäftigenden Gewebes bei Oligochäten noch lange nicht ins Reine gekommen. Dabei verwickelte er die Sache in ganz unnöthiger Weise noch mehr, indem er auch Elemente der entodermalen Mitteldarmanlage als Mesenchym bezeichnete.

Es ist somit keine einzige sicher begründete Thatsache bekannt, die zu Gunsten einer entodermalen Ableitung des primären Mesoderms der Anneliden spräche.

Übrigens hat schon NUSBAUM (1886) behauptet, dass bei *Clepsine*

das Mesenchym einen doppelten Ursprung habe. Einmal entstehe es aus den mesodermalen Dissepimenten, deren Elemente sich in der Leibeshöhle zerstreuen und zu Bindegewebe und Muskeln werden sollen; und außerdem sei hier noch eine entodermale Bildungsquelle von Mesenchymzellen vorhanden. Die letztere brauchte nun der Autor offenbar nur dazu, um auch bei den Hirudineen das innere Neurilemm und die Neuroglia des Bauchmarks für entodermale Gebilde erklären zu können, wie er das früher behufs einer Beweisführung, dass die genannten Gebilde der Wirbelthierehorda homolog seien, für die Arthropoden gethan hatte. Die erwähnte Beobachtung NUSBAUM's an *Clepsine* gehört wahrscheinlich auch zu denjenigen, welche WHITMAN (1887) als »inventions, pure and simple« qualifizirt hat.

Viel zahlreicher sind die Litteraturangaben, wonach diejenigen Gebilde der Anneliden, die ich als Derivate des primären Mesenchyms bezeichnet habe, vom Ectoderm abstammen.

Schon KLEINENBERG (1878) hatte bei den Embryonen von *Lumbricus trapexoides* zwischen den Mesodermstreifen und dem an diesen Stellen verdickten Ectodermepithel besondere Zellen bemerkt, von denen er glaubte, dass sie hier aus dem äußeren Keimblatt auswandern und sich den Mesodermstreifenelementen beigesellen<sup>1</sup>.

Diese Schlussfolgerung KLEINENBERG's war nun verfehlt, die Beobachtung selbst aber hat sich als vollkommen zutreffend erwiesen. Wie BERGH (1890 C) gezeigt hat, muss auch KOWALEVSKY (1871), so weit das aus seinen Abbildungen hervorgeht, die erwähnte Zwischenschicht bei *Euaxes (Rhynchelmis)* gesehen haben, ohne ihr jedoch eine besondere Bedeutung zuzuschreiben. Ferner hatte VEJDOVSKY (1890) bei *Rhynchelmis* und bei den Lumbriciden dieselben Zellen wiedergefunden, die Erscheinung aber in umgekehrter Weise, d. h. so gedeutet, als gingen hier Mesodermelemente in das Ectoderm zu dessen Verstärkung über. Die Unhaltbarkeit dieser

---

<sup>1</sup> In seiner *Lopadorhynchus*-Arbeit (1886) erwähnt KLEINENBERG eine Angabe SEMPER's (1876), der zufolge auch bei der Knospung der Naideen eine Einwanderung von Ectodermzellen in das Mesoderm an verschiedenen Stellen stattfinden soll. Leider steht mir die bekannte Abhandlung SEMPER's augenblicklich nicht zur Verfügung, so dass ich mich mit dem angeführten Citate KLEINENBERG's begnügen muss.

Auffassung wurde dann von BERGH bewiesen, worauf sie VEJDOVSKY (1892) zurückzog.

Die Beobachtung KLEINENBERG's wurde erst verständlich, nachdem wir durch WHITMAN (1878) über die Bedeutung der sog. Teloblasten von *Clepsine* nähere Aufschlüsse erhalten hatten.

Abgesehen von den Urmesodermzellen, die ja auch zu dieser Kategorie von embryonalen Gebilden gehören, waren die WHITMAN'schen Teloblasten sowohl bei Hirudineen als auch bei Oligochäten schon früher von verschiedenen Forschern gesehen worden. Eine sorgfältige Zusammenstellung der älteren, hierauf bezüglichen Angaben von RATHKE (1862), ROBIN (1875) und BÜTSCHLI (1877) über Blutegel, so wie von KOWALEVSKY (1871) über *Tubifex* finden wir bei BERGH (1890 C). Außerdem hat VEJDOVSKY (1888) gezeigt, welche von den bei KOWALEVSKY beschriebenen Furchungszellen der *Rhynchelmis*-Embryonen seinen sog. Mesomeren entsprechen dürften, und bezüglich der letzteren hat wiederum BERGH nachzuweisen versucht, welche von ihnen die Bedeutung von äußeren Teloblasten hätten.

Die Elemente der oben erwähnten Zwischenschicht, die KLEINENBERG und KOWALEVSKY beschrieben oder nur in den Abbildungen dargestellt hatten, haben sich nun als directe Abkömmlinge dieser äußeren Teloblasten herausgestellt. Die aus der Theilung der letzteren hervorgehenden, longitudinalen Zellreihen hatte zwar auch schon METSCHNIKOFF (1871) im Keimstreifen von *Clepsine* wahrgenommen, doch war es jedenfalls erst WHITMAN (1878), der ihren genetischen Zusammenhang mit den betreffenden terminalen Polzellen erkannte.

Auf Grund einer kritischen Durchsicht der einschlägigen Litteratur, wie sie uns BERGH geliefert hat, kann man nunmehr als ausgemacht annehmen, dass bei vielen Hirudineen und Oligochäten, und unter diesen auch bei *Branchiobdella*, um nach den Abbildungen SALENSKY's (1887 A) zu urtheilen, in der Embryonalentwicklung gewöhnlich fünf Paar Teloblasten auftreten, die eben so viele Zellreihen erzeugen. Das innerste Paar derselben sind die beiden Urmesoblasten, und ihre Zellreihen die Mesodermstreifen.

Was nun die äußeren Teloblasten und die zugehörigen Zellstreifen betrifft, so ist über deren weiteres Schicksal sehr viel gestritten worden; doch auch jetzt kann diese Frage noch lange nicht als endgültig beantwortet betrachtet werden.

In seiner ersten Abhandlung über *Clepsine* sprach WHITMAN

(1878) bekanntlich die Ansicht aus, dass aus den in Rede stehenden Elementen das Bauchmark entstehe, wesshalb er dieselben damals als Neuroblasten bezeichnete.

Dieser Ansicht kommt die Auffassung ΑΑΡΤΗΥ's (1889, 1891) am nächsten, welcher behauptete, dass bei den Blutegeln bloß die äußerste, laterale Zellreihe einer jeden Seite sich nicht am Aufbau des Rumpfnervensystems betheilige, da aus ihr die Längsmuskeln des Körpers hervorgingen. Von einer Bildung der Nephridien und der Ringmuskulatur aus den äußeren Teloblastreihen will ΑΡΑΤΗΥ nichts wissen.

Nach dem Erscheinen der beiden ersten Arbeiten BERGH's (1885 A, B) über die Metamorphose der Gnathobdellidenlarven gab WHITMAN (1887) seine ursprüngliche Deutung der von ihm nunmehr als Teloblasten bezeichneten Polzellen der äußeren Zellreihen zu Gunsten einer neueren Auffassung auf, wonach bei *Clepsine* aus dem mittleren Streifenpaare das Bauchmark, aus den zwei folgenden Streifenpaaren die Nephridien und aus den äußersten, lateralen Zellstreifen wahrscheinlich Muskeln gebildet werden sollten.

Fast dasselbe fanden darauf auch WILSON (1887, 1889) bei Lumbriciden und BOURNE (1894) bei *Mabennus* und *Moniligaster*. Beide Forscher glaubten jedoch noch die Borstensäcke von den äußeren Teloblastreihen ableiten zu können, während die Beziehungen der letzteren zur Muskulatur ihnen unbekannt blieben.

Eine andere Auffassung vertritt BERGH in seinen entwicklungsgeschichtlichen Abhandlungen über Blutegel und Regenwürmer (1885 A, B; 1890, 1891). Seinen Beobachtungen nach sollen bloß die beiden medianen Zellreihen zum Bauchmark werden, in dessen Bildung noch primäre, larvale Nervenzellen, die in der mittleren Ectodermpartie entstehen, mit einbezogen würden. Die drei übrigen Zellstreifenpaare liefern dagegen seiner Meinung nach nur die subdermale Ringmuskulatur, in keinem Falle aber Segmentalorgane oder Borstendrüsen. Außerdem entstehe aus ihnen bei den Gnathobdelliden, die ihr primäres Larvenectoderm sammt den anliegenden provisorischen Muskeln während der Metamorphose einbüßen, auch noch das bleibende Ectodermepithel der ausgebildeten Form.

Im Gegensatz zu BERGH behauptete schließlich VEJDOVSKY (1892), dass bei den Lumbriciden sich die Ringmuskulatur nur aus einer oder aus zwei der äußersten, lateralen Zellreihen jeder Seite entwickeln könnte, da vom dritten Streifenpaare die »Pronephridien« ihren Ursprung nähmen, wie VEJDOVSKY die in Entwicklung

begriffenen Segmentalorgane bezeichnet, so lange sich deren Trichteranlagen noch nicht in das Cölom hin geöffnet haben.

Auch bei Polychäten, nämlich in der Entwicklung der Trochophora von Nereiden, sind von WISTINGHAUSEN (1891) und WILSON (1890, 1892) an den Hinterenden der jungen Bauchplatten große Zellen aufgefunden worden, welche der letztere Autor mit den äußeren Teloblasten der Hirudineen und Lumbriciden verglichen hat. Dass sich aus ihnen das Bauchectoderm und das Bauchmark entwickeln dürften, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Ob sie jedoch auch das Zellmaterial für die Bildung der Ringmuskulatur oder der Nephridien produciren, konnte nicht ermittelt werden, da die Elemente der betreffenden Zellreihen schon früh sehr klein würden und dann von den Zellen des übrigen Ectoderms nicht mehr zu unterscheiden wären.

Aus allem Vorhergehenden ist nun jedenfalls ersichtlich, dass wenigstens bei verschiedenen Oligochäten und Hirudineen ein großer Theil von denjenigen definitiven Muskeln, die ich zur primären Muskulatur der Anneliden zähle, nämlich die ganze subdermale Ringmuskulatur des Rumpfes, unabhängig von den Mesodermstreifen entsteht. Dabei erscheint es als eine sehr bedeutungsvolle Thatsache, dass in gewissen Fällen das bleibende Hautepithel und die ihm anliegenden Ringmuskeln einen gemeinsamen Ursprung aus ein und demselben Teloblastreihen haben. Diese Thatsache dürfte allein genügen, um jeden Zweifel an der Abstammung des besagten Theiles der definitiven Körpermuskulatur vom Ectoderm zu zerstreuen.

Im selben Sinne lassen sich auch noch einige Beobachtungen über Regenerationsvorgänge bei Anneliden verwerthen, obgleich dieselben, da sie sich nicht unter normalen, ontogenetischen Verhältnissen abspielen, eigentlich nicht als den embryologischen Argumenten ganz ebenbürtige Beweise in Betracht kommen können.

Allerdings hatte EMERY (1856), welcher die Regeneration bei *Nephtys*, *Lumbriconereis* und *Asterope* untersucht hat, die Ansicht ausgesprochen, dass sich die neu entstehenden Keimblätter aus den entsprechenden, alten Geweben bilden müssten, und bezweifelte, dass hier vom Ectoderm her neue Elemente an das Mesoderm geliefert würden. Er gab jedoch selbst zu, dass es ihm nicht gelungen sei, diesen aprioristisch aufgestellten Satz durch directe Beobachtung zu beweisen.

Bei *Lumbricus* sollen nun nach RANDOLPH (1891), abgesehen

von der Hauptmasse des Mesoderms, noch besondere Zellen unbekannter Herkunft auftreten, aus denen unter Anderem die subdermale Ringmuskelschicht hervorgehe.

Die neueren von HÄRKE (1897) an regenerirenden Naideen und von MICHEL (1896 A, B) an Lumbriciden, *Nephtlys* und einigen anderen Polychäten angestellten Untersuchungen haben nun gezeigt, dass sich die Ringmuskulatur des Körpers durchaus selbständig, und zwar aus dem neu entstandenen Ectoderm, entwickelt.

Berücksichtigt man hierbei die Angabe EMERY's, dass während der Regeneration die Borstenmuskeln von der Ringmuskulatur ihren Ursprung nehmen sollen, so würde das ein weiteres Beispiel für eine ectodermale Abstammung von definitiven Muskeln abgeben, die zur Kategorie der primären Muskeln gehören.

Hierher ist ferner zu rechnen die bereits erwähnte Angabe MICHEL's, dass die Dissepimentmuskeln ebenfalls aus Ectodermzellen entstehen und erst secundär in die Mesodermplatten eindringen, welche den embryonalen Mesodermstreifen entsprechen.

Bei Polychätenlarven hatte zuerst KLEINENBERG (1886) die Bildung von Primärmuskeln aus besonderen, ectodermalen Anlagen beobachtet; er fand sie nicht nur bei *Lopadorhynchus*, sondern auch noch bei einigen anderen Anneliden. Doch sollten seiner Meinung nach aus diesen »Neuromuskelanlagen« ausschließlich provisorische Muskeln der Trochophora hervorgehen.

In meinem Aufsätze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) hatte ich darauf mitgeteilt, dass ich bei derselben Form, die auch KLEINENBERG untersucht hat, noch eine weit größere Anzahl derartiger Anlagen aufgefunden hätte, die ungefähr dort gelegen seien, wo sich nachher die betreffenden Primärmuskeln am Ectoderm inseriren. Schon damals hatte ich mich in dem Sinne ausgesprochen, dass nicht nur die provisorischen, sondern auch alle definitiven, primären Muskeln des Annelidenkörpers von diesen Anlagen, nicht aber von den Mesodermstreifen herrühren, und hatte dort auch diejenigen Muskeln der Ringelwürmer aufgezählt, die ich für primäre halte.

Von neueren Untersuchungen lassen sich zu Gunsten meiner Auffassung die Beobachtungen von SCHIMKEWITSCH (1894) über die Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meere anführen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Ich bin vollkommen mit SCHIMKEWITSCH einverstanden, wenn er *Dinophilus* als ein echtes Annelid, und zwar »des oligomeren Typus«, jedoch mit

SCHIMKEWITSCH sagt ausdrücklich, das Mesoderm habe hier, »wie bei einigen Anneliden, einen doppelten Ursprung: es entsteht aus Urmesodermzellen oder mesoepithelialer Anlage und aus Mesenchym, das von dem Ectoderm abstammt«. Das Mesenchym bilde sich durch »Immigration der Ectodermzellen im Vordertheil des Embryos«, könne aber in späteren Stadien von den Elementen des Mesoepithels nicht mehr unterschieden werden. Berücksichtigt man jedoch die große Ähnlichkeit der Muskulatur von *Dinophilus* mit der Muskulatur gewisser Annelidenlarven, besonders zu Beginn der Metamerisirung des Körpers, so erscheint es mehr als wahrscheinlich, dass alle Muskeln des ersteren zur Kategorie der Primärmuskeln gehören und als solche von der erwähnten Mesenchymanlage herkommen. Zwar leitet SCHIMKEWITSCH die beiden ventralen Längsmuskeln von den Mesodermstreifen ab, doch scheint mir das nicht genügend bewiesen. Auf Grund der Fig. 73a und 74 kann man viel eher vermuthen, dass dieses nicht der Fall sei, da hier die bezeichneten Muskeln, vollkommen deutlich abgegrenzt, nach außen vom secundären Mesoderm liegen und gegen die cölomatische Gonadenhöhle hin vom Mesoepithel bedeckt sind. Bei den Anneliden findet nun aber eine derartige Abspaltung der peritonealen Deckschicht von der secundären Muskulatur in der Regel erst viel später statt, oder sie bleibt auch ganz aus, wie das bei Formen mit degenerativ vereinfachter Organisation häufig vorzukommen pflegt. Und zu solchen gehört *Dinophilus* gewiss, wenn wir ihn überhaupt zu den Ringelwürmern rechnen wollen.

---

embryonalen Charakteren bezeichnet. In diesem Sinne habe ich auch ähnlich wie LANG (1884), der meine Entdeckung metamerer Protonephridien bei *Dinophilus* noch vor deren Veröffentlichung in seiner Polycladenmonographie zu phylogenetischen Speculationen über das Excretionssystem der Würmer verworthen hat, ein annelidenlarvenähnliches Geschöpf genannt. Jedoch glaube ich nicht, dass diese Species diejenigen Beziehungen zu den Rotatorien habe, die ihr SCHIMKEWITSCH zuschreiben geneigt ist. Meiner Meinung nach darf *Dinophilus* nicht als ein Räderthier aufgefasst werden, bei welchem gewisse Organe eine metamere Anordnung erlangt hätten. In der segmentalen Wiederholung der Bauchmarkganglien und der Excretionsorgane, sowie besonders in der früh auftretenden und gleich darauf wieder verschwindenden Segmentirung der Mesodermstreifen, wie sie SCHIMKEWITSCH bei seinem *Dinophilus* beschreibt, haben wir viel eher die Anzeichen einer einst weit ausgebildeteren Körpermetamerie zu erblicken. Sie wird hier secundär, durch degenerative Vereinfachung oder, was dasselbe bedeutet, durch Stehenbleiben der Embryonalentwicklung gewisser Organe und der äußeren Körperform in verschiedenen, jüngeren Larvenstadien zum größten Theile verloren gegangen sein.

Bei der Trochophora von *Lopadorhynchus* hatte KLEINENBERG (1886) zwei Paar primäre Muskelemente producirender Neuromuskelanlagen beschrieben, die am unteren Prototrochrande in der ventralen Hälfte des äquatorialen Kreisumfanges der Larve gelegen sind. Eben solche Anlagen beobachtete er auch bei anderen Phyllodociden und fand sie besonders kräftig entwickelt bei *Lepidonotus*. Ferner theilt uns KLEINENBERG mit, dass bei einer großen Eunicidenlarve ein Paar ebenfalls Muskelzellen liefernder, subtrochaler Ectodermverdickungen am dorsalen Abschnitt des Wimperkranzes vorhanden seien.

Außerdem können wir aus KLEINENBERG's Beschreibung und Abbildungen mit ziemlicher Sicherheit schließen, dass er sowohl die rudimentären Analirrenanlagen, als auch die beiden sich längs den medianen Bauchplattenrändern hinziehenden Reihen von larvalen Sinnesorganen gesehen hat, nur dass ihm die Bildung von Myoblasten in denselben entgangen war.

Die Lagebeziehungen und der Bau der zahlreichen Neuromuskelanlagen, die ich bei *Lopadorhynchus* am äquatorialen Wimpergürtel und in der unteren Hemisphäre der Trochophora aufgefunden habe, sind im dritten Abschnitt der vorliegenden Arbeit ausführlich beschrieben. Hier jedoch will ich noch kurz die Resultate meiner Beobachtungen an anderen Polychätenlarven mittheilen.

Größere, äquatoriale Neuromuskelanlagen besitzen die von mir untersuchten Larven der Phyllodociden, Aphroditeen und Euniciden.

Bei der großen Phyllodocidenlarve konnte ich, abgesehen von einer diffus am ganzen Umkreise des Prototrochs stattfindenden Bildung einzelner Myoblasten, ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* das Vorhandensein von zwei Paar oberer (*oPnm*, *Onml*) und drei Paar unterer (*uPnm*, *Unmv*, *Unml*) typischer Neuromuskelanlagen des äquatorialen Ringsystems constatiren. Hier sind die beiden mittleren Paare (*oPnm*, *uPnm*) etwas weiter von der Medianebene entfernt, so dass das obere Paar gerade an die Abgangsstelle der aufsteigenden Wimperorgannerven (*n*<sup>1</sup>) zu liegen kommt. Das untere Anlagenpaar zeichnet sich dadurch aus, dass es die vorderen, seitlichen Ausläufer des Bauchschildes, welche das Niveau der Mundöffnung nach oben hin weit überragen, durchsetzt. Von den beiden lateralen Paaren der äquatorialen Muskelanlagen (*Onml*, *Unml*) gelangt das obere Paar in diesem Falle zu einer bedeutend stärkeren Ausbildung als das untere, so dass in demselben der Unterschied von Nerven-, Sinnes- und Muskelzellen besonders schön zu Trage tritt.

Auch die an den unteren Verlängerungen der Hirnconnective (*Se*) gelegenen Anlagen (*Ummv*) sind sehr stark entwickelt.

In älteren Entwicklungsstadien einer immerhin noch runden Trochophora von einer anderen, dunkelgrün pigmentirten Phyllodocidenspecies habe ich vorläufig bloß die Anlagen *uPmm* und *Uuml* unterscheiden können.

Bei der *Polynoë*-Larve fand ich am oberen Rande des Prototrochs nur das mediane Paar Neuromuskelanlagen (*oPmm*), und zwar ebenfalls von der ventralen Mittellinie ein wenig nach beiden Seiten hin abgerückt. Das entsprechende untere Anlagenpaar scheint hier zu fehlen. Von den drei Paar unteren äquatorialen Anlagen, die bei *Polynoë* vorhanden sind, entspricht ein Paar den bei *Lopadorhynchus* an den Connectiven gelegenen Anlagen (*Ummv*) vollkommen. Das zweite, laterale Paar (*Uuml*) ist sehr stark entwickelt, aber ein wenig mehr gegen den Rücken hinauf verlegt, und das dritte, bedeutend kleinere Anlagenpaar befindet sich bereits ganz auf der dorsalen Oberfläche rechts und links von der Sagittalebene.

Beide Eunicidenlarven, die ich untersucht habe, besitzen gut ausgebildete, obere mediane und untere laterale Neuromuskelanlagen am äquatorialen Ringsysteme (*oPmm*, *Uuml*); von ihnen liegt das laterale Paar, eben so wie im vorbergehenden Falle, mehr dorsal. Bei der erwähnten großen Eunicidenlarve sah ich außerdem noch die oberen, lateralen Neuromuskelanlagen des Prototrochs (*Onuml*), so wie am Unterrande des Wimperkranzes die Anlagen *Ummv* und *uPmm*.

Im Bereiche des unteren Ringnerven habe ich bei der großen Phyllodocidentrochophora ganz dieselben Gruppen von Nervenzellen und zwischen ihnen aus dem Ectoderm entstehende Muskelzellen vorgefunden wie bei *Lopadorhynchus*.

Von den größeren, zu diesem Systeme gehörigen Anlagen kommt das median ventrale Paar (*ummv*), welches der Mundöffnung unten anliegt, bei *Polynoë* und bei der kleinen Eunicidenlarve vor.

Sodann fand ich in der Unterlippe bei den Larven von *Phyllochactopterus* mehrere, mit axialen Bündeln von Sinneszellen ausgestattete Neuromuskelanlagen, an deren Basaltheilen die Stomodäalnerven vorbeiziehen. Außerdem werden bei dieser Form Muskelzellen am oberen Rande der Wimperringe gebildet, welche den mittleren Theil des Larvenkörpers umgürten und von eigenen Muskelringen begleitet sind.

KLEINENBERG behauptete, dass diese postoralen Wimpergürtel

oder Paratroche keine entsprechenden Ringnerven hätten. Auf Grund einiger an meinen Präparaten bemerkten Andeutungen sprach ich in der russischen Ausgabe dieser Arbeit die Vermuthung aus, dass solche Nerven hier wohl vorhanden sein müssten, aber von KLEINENBERG wahrscheinlich bloß nicht erkannt wären, wie er auch so manche anderen feineren Nerven bei der Larve von *Lopadorhynchus* nicht bemerkt habe. Nachträglich ist es mir nun gelungen, die besagten Paratrochnerven ganz deutlich zu Gesichte zu bekommen. Es sind das allerdings recht dünne Ringnerven, die am unteren Rande der Mesotroche verlaufen und den übrigen segmentalen Nerven des Mittelkörpers vollkommen entsprechen — ein Verhalten, das für die Beurtheilung der Wimperringnerven überhaupt von wesentlicher Bedeutung sein dürfte. Sehr deutlich ist bei der großen Phyllodoceidenlarve am analen Wimperkranze ein das Proetodäum umringendes Nervenfasergeflecht zu erkennen, welches gewissermaßen auch einen Paratrochnervenring darstellt, von KLEINENBERG aber ebenfalls nicht erkannt worden war.

Die Bildung primärer Muskelzellen in den Analeirrenanlagen beobachtete ich bei der großen Phyllodoceidentrochophora, bei *Polynoë* und bei beiden Eunicidenlarven. Hier bilden sich diese Anlagen überall zu bleibenden Körperanhängen aus, während sie bei *Lopadorhynchus* später verschwinden. Ein ähnlicher Fall liegt offenbar auch bei *Polygordius* vor, wo die entsprechenden Gebilde, die im Obigen als adanale Mesenchymanlagen bezeichnet wurden, gleichfalls eine recht bedeutende Anzahl von Myoblasten produciren und darauf rückgebildet werden. Somit hätte auch die Trochophora von *Polygordius* ein Paar vergänglicher Analeirrenanlagen, welche zeitweilig als Muskelbildungsherde functioniren.

Der größte Theil der definitiven Primärmuskeln des Rumpfes geht bei der Larve von *Lopadorhynchus* aus den lateralen und medialen, in Längsreihen angeordneten Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten hervor, und so wird sich die Sache wohl noch bei vielen Annelidenlarven verhalten.

Zunächst hatte ich die vier Anlagenreihen bloß bei der großen Phyllodoceidenlarve wiedergefunden, dann aber nach erneuter Durchmusterung meiner Präparate gelang es mir, das Vorhandensein dieser Gebilde, so wie der sie begleitenden lateralen und ventralen Längsnervenstämme auch bei den Larven von *Phyllochactopterus* zu constatiren. Außerdem sah ich die seitlichen Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten noch bei *Polynoë* und bei der kleinen

Eunidenlarve. Von den beiden letzteren Arten hatte ich bloß ältere Larven zu meiner Verfügung, bei denen die Bauchplatten median bereits an einander gerückt waren. Das mag der Grund sein, warum ich die Anlagen, die sich möglicher Weise an diesen Rändern der Platten befinden, nicht mehr zu unterscheiden vermocht habe.

Bei Beschreibung des Rumpfmesenchyms der Larven von *Psygmorebranchus* und *Polygordius* habe ich darauf hingewiesen, dass diejenigen Zellen, welche später zu Elementen der bleibenden, primären Muskulatur werden, anfangs eben so längs den Seitenlinien des Körpers und den medianen Rändern der Mesodermstreifen angeordnet seien. Eine derartige Anordnung dieser Elemente könnte vielleicht auch hier ihre Ursache darin haben, dass dieselben ähnlich wie bei *Lopadorhynchus* aus auf einander folgenden, ectodermalen Anlagen hervorgegangen sind. Außerdem habe ich aber bei *Polygordius* besonders im Bereiche der Seitenlinien verschiedentlich junge Myoblasten vorgefunden, die sich da gleichsam direct aus dem Ectoderm auskeilten. Im Hinblick auf die übrigen Fälle erhält auch die letztere, wieweil nur unvollständige Beobachtung eine gewisse Bedeutung.

Das Vorhandensein von serialen Neuromuskelanlagen an den Bauchplattenrändern der erwähnten Polychätenlarven giebt uns einen Anhaltspunkt dafür, wie sich der teloblastische Entwicklungsmodus herausgebildet haben könnte, der bei Bildung der definitiven Ringmuskulatur verschiedener Oligochäten und Hirudineen beobachtet worden ist.

Stellen wir uns vor, dass bei einer gesteigerten Productionsfähigkeit der zugleich als primäre Sinnesorgane functionirenden Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten überzählige Myoblasten erzeugt wurden und sich den aus anderen ectodermalen Quellen entstandenen Muskeln beigesellten. Solche Elemente konnten nun nach und nach die Myoblasten derjenigen Primärmuskeln, zu deren Verstärkung sie anfangs herbeigezogen wurden, vollkommen ersetzen, so dass deren Bildung in situ nicht mehr nöthig war. So mögen die Neuromuskelanlagen der Bauchplattenränder allmählich die Production des größten Theiles der definitiven Primärmuskeln des Rumpfes übernommen haben. Nun sind aber diese Bildungsherde bei den genannten Polychätenlarven schon in regelmäßige Längsreihen angeordnet, und da ist es denn bei dem allgemein terminalen Wachsthum des ganzen Larvenrumpfes leicht begreiflich, dass

am hinteren Körperende gewisse embryonale Zellen die Aufgabe erhalten konnten, das Zellmaterial für jene Anlagenreihen unter der Form von nach vorn vorwachsenden Streifen zu liefern. Bei der Ausbildung dieser teloblastischen Entwicklungsweise konnten verschiedene Varianten derselben entstehen, von denen die zwei folgenden thatsächlich nachgewiesen sind. In dem einen Falle wurde in den Teloblasten ein relativ indifferentes, ectodermales Bildungsmaterial zusammengezogen, und dann liefern die bezüglichen Zellreihen nachher außer Muskeln auch noch das Hautepithel für die ausgebildete Form, wie wir das bei den Gnathobdelliden sehen. Im zweiten Falle dagegen hatte sich in den Polzellen der Streifen bloß dasjenige plastische Material concentrirt, welches früher ausschließlich zur Bildung primärer Muskelemente diente, und diese Variante finden wir bei *Clepsine* und bei den Lumbriciden verwirklicht.

Hier muss jedoch bemerkt werden, dass die äußeren Teloblasten der Oligochäten und Hirudineen möglicher Weise noch irgend welche anderen ectodermalen Bildungen liefern, z. B. primäres Stützgewebe, vielleicht auch Theile der Excretionsorgane, wie das von einigen Forschern behauptet wurde. Diese Frage scheint noch keineswegs endgültig entschieden zu sein.

Außerdem ist es meiner Ansicht nach auch noch nicht ausgemacht, dass die besagten Polzellen, abgesehen vom definitiven Hautepithel bei den Kieferegeln, wirklich nur der bleibenden, subdermalen Ringmuskelschicht den Ursprung geben. In dieser Beziehung lassen die Beobachtungen von WHITMAN, WILSON, BERGH, VEJDOVSKY und BÜRGER noch Manches zu wünschen übrig. Andererseits aber scheint mir aus einigen Bemerkungen im Texte und aus gewissen Einzelheiten in den Abbildungen, die wir in den Arbeiten der genannten Autoren vorfinden, hervorzugehen, dass außer der Ringmuskulatur aus den äußeren Teloblaststreifen der erwähnten Würmer wenn auch nicht alle übrigen, so doch gewiss noch manche anderen, definitiven Primärmuskeln des Rumpfes entstehen dürften.

So sagt z. B. WILSON (1892), dass bei *Lumbricus* der »migratory mesoblast« der Rumpfreion von den lateralen Rändern der Mesodermstreifen seinen Ursprung nehme und sich von da aus gegen den Rücken hin ausbreite, wo er ein lockeres, aus polymorphen Zellen zusammengesetztes Gewebe zwischen Ecto- und Entoderm herstelle. Hierher gehört wahrscheinlich auch ein Theil jener, wie VEJDOVSKY (1890) meinte, entodermalen Mesenchymelemente, die bei *Rhynchelmis* der Anlage des Mitteldarmes von außen anliegen sollen.

Alles das werden wohl hauptsächlich Myoblasten für die Ringmuskelschichten nicht nur der Haut, sondern auch des Darmes sein, deren Ursprung von den äußeren Teloblasten ich ebenfalls für recht wahrscheinlich halte. Bei BERGII nämlich sieht man auf zwei Schnittbildern von *Lumbricus* (1890 Fig. 21) und *Clepsine* (1891 Fig. 2 iv) Zellen der »äußeren Muskelplatten«, welche sich nach den Seiten hin unter den »inneren Muskelplatten« verschieben oder bereits deren laterale Grenze überschritten haben und so mit beiden primären Keimblättern sich in directer Berührung befinden. Etwas ganz Ähnliches finden wir auch in den Abbildungen von VEJDOVSKY (1888—92, Taf. 21 Fig. 9, 10; Taf. 32 Fig. 1—3, *Rhynchelmis*). Hier sehe ich außerdem auf einem Schnitte (Taf. 32 Fig. 1 x), dass eine von den erwähnten Zellen, welche zum Theil noch vom medianen Rande des Mesodermstreifens bedeckt ist, mit ihrer freien Hälfte in den mittleren, unter dem Darne gelegenen Abschnitt der primären Leibeshöhle vorragt. In den angeführten Fällen lässt es sich nicht a priori entscheiden, ob diese Zellen später der subdermalen oder der Darmmuskelschicht angehören werden; hier ist eben beides möglich. Endlich ist es leicht denkbar, dass gewisse Elemente der äußeren Teloblaststreifen eine vertikale Richtung annehmen und, zwischen die einzelnen Somite eindringend, nachher zu Septenmuskeln werden. Diese Betrachtungen haben jedoch vorläufig bloß die Bedeutung von Vermuthungen, deren Bestätigung oder Zurückweisung von zukünftigen Beobachtungen an Embryonen von Oligochäten und Hirudineen abhängen wird.

Bei den Gnathobdelliden kommt nun noch eine besondere, provisorische Larvenmuskulatur vor, über deren Ursprung uns aber nichts Bestimmtes bekannt ist. Einstweilen lässt sich nur so viel sagen, dass dieselbe nicht von den äußeren Teloblaststreifen herrührt und somit aller Wahrscheinlichkeit nach direct aus dem Ectoderm entsteht. Da jedoch diese Larvenmuskeln mit einem gleichfalls provisorischen, subdermalen Geflechte von nervösen Elementen in Zusammenhang stehen, so werden erneute Untersuchungen uns vielleicht zeigen, dass sich auch hier die beiderlei Zellarten in gemeinsamen, ectodermalen Neuromuskelanlagen bilden.

#### Das sogenannte Kopfmesoderm.

Über die Mesodermgebilde des Kopfabschnittes der Anneliden giebt es in der Litteratur recht viele Angaben, dass dieselben

durchaus selbständig vom Ectoderm her ihren Ursprung nehmen. Das lässt sich zum Theil aus der sehr verbreiteten Ansicht erklären, dass der Kopf und der Rumpf der Ringelwürmer zwei morphologisch ganz verschiedene Körperabschnitte vorstellen. Eben daher ist es auch begreiflich, wenn der Frage nach der Herkunft des Kopfmesoderms seit jeher eine ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Allein die Gebilde, welche die verschiedenen Autoren unter dieser Benennung zusammenfassten, sind bei Weitem nicht überall dieselben. In den meisten Fällen hat man als Kopfmesoderm die Gesamtheit derjenigen primär muskulösen, theilweise auch bindegewebigen Elemente bezeichnet, welche, dem Integumente der Kopfregion und dem Kopfdarme anliegend, häufig das Vorhandensein einer Somato- und Splanchnopleura in diesem Körperabschnitte vorspiegeln. Dabei haben manche Beobachter, da sie in jüngeren Stadien eine solide Zellansammlung am Stomodäum vorfanden, dieselbe für die Anlage des Kopfmesoderms gehalten und von ihr das vermeintliche, parietale und viscerele Mesodermblatt des Kopfes abgeleitet, indem sie auch hier einen Delaminationsprocess voraussetzten. Im Grunde genommen wird aber diese solide Zellmasse sehr oft wahrscheinlich nichts Anderes gewesen sein, als die im Entstehen begriffene Muskulatur des Pharynx. Was nun die sogenannten Wanderzellen der primären Kopfhöhle anbelangt, so dürften als solche die Elemente des primären Mesenchyms bezeichnet worden sein, aus denen sich nachher die den Kopfklappen der ausgebildeten Anneliden reichlich durchkreuzenden Muskelzüge, sowie gewisse Stützvorrichtungen, wie z. B. das »Knorpelgewebe« der Serpuliden, entwickeln. In den wenigsten Fällen jedoch, wo von einem Kopfmesoderm die Rede war, waren das wirkliche Cölithelosomeite.

Der erste Hinweis auf einen localen, ectodermalen Ursprung der Kopfmuskulatur ist in der kurzen Bemerkung SEMPER's (1876) enthalten, dass nämlich bei der Larve von *Nepheleis* aus den »Sinnesplatten« des Kopfes außer dem Gehirn noch Muskeln und Bindegewebe hervorgehen sollen. Auch glaubte SEMPER aus diesen »echten Kopfkeimstreifen« noch andere Kopforgane, besonders solche, die mit dem Schlunde in Verbindung ständen, ableiten zu können und hat damit jedenfalls vor Allem die Schlundmuskulatur gemeint.

Einer derartigen Auffassung trat BÜTSCHLI (1877) entgegen. Er stellte die Bildung des Gehirns aus den SEMPER'schen Kopfkeimstreifen überhaupt in Abrede und sprach seine Bedenken aus, dass diese Gebilde unabhängig von den Keimstreifen des Rumpfes

entstanden, die er einfach für gewöhnliche Mesodermstreifen erklärte.

SEMPER'S Ansicht war jedoch die richtigere, wie uns nachträglich die Untersuchungen BERGH'S (1885 A, B) gelehrt haben. Seinen Beobachtungen zufolge liefern die paaren »Kopfkeime« der Gnathobdelliden, die sich später median vereinigen, auch noch das definitive Hautepithel des Kopfes und das bleibende Stomodäum. Das erste Entstehen der bezeichneten Anlagen konnte BERGH aber nicht ermitteln, da die frühesten Entwicklungsstadien derselben in Folge der überaus reichlichen Ansammlung provisorischer Muskel- und Nervenelemente unter dem Larvenectoderm und besonders um den Schlund herum sehr schwer zu unterscheiden waren. Ohne auf die Frage einzugehen, ob im Kopfe der Blutegel auch mesoepitheliale Gebilde vorhanden seien, giebt BERGH einfach an, dass sich die Kopfkeime hier in Ecto- und Mesoderm differenziren (1886 A).

Ferner theilte uns WHITMAN (1887) mit, dass in der Kopfregion von *Clepsine* zwischen den beiden primären Keimblättern eine besondere Zellschicht erscheine, die er für die gemeinsame Anlage der im Kopfe entstehenden Nerven- und Muskelgewebe halte.

Bei typischen Anneliden hatte zuerst KLEINENBERG (1878) in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus* den localen Ursprung eines Theiles der präoralen Mesodermzellen aus dem Kopf-ectoderm behauptet, doch hat sich diese Angabe als unrichtig erwiesen.

Sodann sprach KLEINENBERG (1881) in dem vorläufigen Berichte über seine Beobachtungen an der Larve von *Lopadorhynchus* eine der SEMPER'Schen Auffassung sehr nahe kommende Ansicht aus, nämlich dass hier die »Kopfkeimstreifen«, die er später Sinnesplatten genannt hat, auch das Mesoderm des Kopfes liefern sollten. Diese Ansicht nahm jedoch KLEINENBERG nachher wieder selbst zurück.

Auch SALENSKY (1887 B) war der Meinung, dass das Kopfmesoderm der Polychäten unabhängig von den Mesodermstreifen angelegt werde, und nahm an, dass es local vom Ectoderm entstehe, obsehon er das nicht direct beobachtet hatte. Bezüglich der Selbstständigkeit des Kopfmesoderms weist der Autor auf seine Beobachtungen an *Terebella*, *Aricia* und *Psygmodrauchus* hin; bei *Nereis* und *Pileolaria* aber, wo er das Mesoderm der Kopf- und Rumpfregeion als continuirliches Gebilde vorfand, glaubt SALENSKY die jüngeren Entwicklungsstadien, bei denen sich die heterogenen Anlagen des

mittleren Keimblattes noch nicht vereinigt hätten, übersehen zu haben. Versucht man nun aus dem Text und den Abbildungen sich eine klare Vorstellung zu machen, was SALENSKY in jedem Einzelfalle eigentlich vor Augen gehabt haben könnte, wenn er vom Kopfmesoderm redete, so ist das nicht immer möglich.

Wie ich im ersten Capitel der vorliegenden Arbeit gezeigt habe, hat SALENSKY (1882 A) bei *Psygmorebranchus* als Kopfmesoderm diejenigen Elemente des embryonalen Mesenchyms beschrieben, aus denen die primären Muskeln des Vorderdarmes, des ganzen Kopflappens und seiner Anhänge, so wie die Stützgewebe dieses Körperabschnittes hervorgehen. Und eben so wird sich die Sache wahrscheinlich auch bei *Pilcolaria* (1883) verhalten, da diese Gattung mit *Psygmorebranchus* zu ein und derselben Serpulidengruppe gehört. Auch bei *Nereis* (1882 B), *Terebella* und *Aricia* (1883) möchte es wohl nicht viel anders sein, allein mit dem Unterschiede, dass da erstens kein sog. Knorpel gebildet wird, und zweitens, dass die Anlagen der Schlundmuskulatur, da die letztere überhaupt eine weit bedeutendere Ausbildung erreicht, schon bei der Larve einen viel größeren Theil des »Kopfmesoderms« ausmachen müssen.

In allen von SALENSKY behandelten Fällen bleibt es unentschieden, in wie weit und ob überhaupt das erste Somitpaar, das von den Vorderenden der Mesodermstreifen abgegliedert wird, als ein Bestandtheil desjenigen Gebildes aufgefasst werden darf, welches der Autor Kopfmesoderm nannte. Dort aber, wo er von einer Delamination und der Bildung eines parietalen und visceralen Mesodermblattes im Kopfe schon bei jüngeren Larven spricht, konnte meiner Meinung nach noch nichts Derartiges stattgefunden haben, sondern es werden da einfach primäre Muskel- und Bindegewebelemente am äußeren Ectoderm und am Vorderdarme angelagert gewesen sein. Und bei *Branchiobdella* (1887 A) muss der größte Theil des als Kopfmesoderm beschriebenen Embryonalgewebes aus Elementen bestanden haben, die der radiären Schlundmuskulatur den Ursprung geben, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Bezüglich der morphologischen Bedeutung der provisorischen Larvenmuskeln der Anneliden traute sich SALENSKY (1887 B) kein Urtheil zu, da derzeit über dieselben noch zu wenig bekannt gewesen wäre, und fügt hinzu: »c'est là un point qui malheureusement a été négligé par tous les auteurs contemporains.« Bei denjenigen Arten aber, die er untersucht habe, sagt SALENSKY, fehlen diese Gebilde ganz. So weit das *Psygmorebranchus* und *Terebella*

betrifft, bin ich damit nicht einverstanden; hier habe ich die typischen Trochophoramuskeln selbst gesehen. Außerdem ist aus der Darstellung SALENSKY's ersichtlich, dass bei *Aricia* wenigstens ein ziemlich allgemein verbreiteter Larvenmuskel vorhanden sein muss. Bei *Aricia* beschreibt nämlich SALENSKY (1883) eine in der Mitte der Scheitelplatte gelegene Gruppe größerer Zellen, deren proximale Fortsätze die Punktsubstanz der Hirnanlage durchsetzen und, am Kopfmesoderm angelangt, mit je einer Zelle des letzteren in Verbindung treten sollen. Eine ähnliche, primitive Innervirung des Kopfmesoderms habe er auch noch bei anderen Formen, wenngleich nicht so deutlich ausgeprägt, vorgefunden. Das, was SALENSKY hier gesehen und für einen Nerven gehalten hat, ist offenbar nichts Anderes gewesen, als der unpaare, ventrale Muskel der oberen Hemisphäre, der übrigens bei der Trochophora von *Polygordius* und *Echiurus* schon längst bekannt war. Die vermeintlichen Ausläufer der medianen Zellgruppe aber waren wahrscheinlich die Endfasern des besagten Muskelstranges, welche hier wohl ähnlich, wie bei der *Lopadorhynchus*-Larve, zwischen den Epithelzellen des Scheitelorgans ihre Anheftung am Ectoderm hatten.

Dem Beispiele SALENSKY's folgend, beschrieb auch v. DRASCHE (1885) ein selbständiges Kopfmesoderm bei den Larven von *Hermione* und *Phyllodoce*. Auf seinen Schnittbildern von der ersteren Gattung sehen wir jedoch nicht viel mehr als ein Paar Haufen von Kernen, und bei *Phyllodoce*, wo noch vereinzelt Muskelzellen dargestellt sind, hat v. DRASCHE die paaren Schlundanlagen als Kopfmesoderm gedeutet.

Über *Dinophilus* hat uns SCHIMKEWITSCH (1894) bestimmtere Angaben geliefert. Er beobachtete hier die Bildung von Mesenchym im vorderen Körperabschnitt durch directe Auswanderung von Zellen aus dem Ectoderm. Danach ist es sehr wahrscheinlich, dass die Primärmuskeln des Kopfes sich eben aus diesen Mesenchymelementen zusammensetzen.

Endlich sei noch erwähnt, dass verschiedene Forscher, welche die Prozesse der Regeneration und Knospung bei Anneliden verfolgt haben, sämtliche Mesodermgebilde der Kopfreion, also auch deren Muskeln, vom Ectoderm hergeleitet haben.

In der ausführlichen Arbeit über die Entwicklung der *Lopadorhynchus*-Larve (1886) stellte KLEINENBERG die locale Bildung von Muskelzellen in der oberen Hemisphäre der Trochophora ganz in Abrede. In dieser Beziehung war also die von ihm in seiner vorläufigen Mittheilung (1881) ausgesprochene Vermuthung richtiger.

Wie wir sahen, sind bei *Lopadorhynchus* im Gegentheil sogar sehr viele Stellen im präoralen Körperabschnitt der Larve vorhanden, an denen primäre Myoblasten direct aus dem Ectoderm entstehen, und zwar in den meisten Fällen in offenbarem Zusammenhange mit Sinnes- und Nerven-elementen. Als solche Neuromuskelanlagen haben sich alle provisorischen und bleibenden Kopfsinnesorgane während einer gewissen Periode ihrer embryonalen Entwicklung erwiesen. Im Allgemeinen habe ich die Sache ganz eben so bei den Larven der Phyllocociden, Euniciden und von *Polyuoc*, so wie auch *Phyllochactopterus* vorgefunden, werde hier jedoch auf die Beschreibung der Einzelfälle verzichten, da das eine ganze Abhandlung mit vielen Abbildungen ausmachen würde, theils aber auch desswegen, weil ich in einigen verwickelten Fällen, wo andere Kopfsinnesorgane als bei *Lopadorhynchus* auftreten, und wo deren Entwicklung auch in etwas anderer Weise verläuft, selbst noch nicht ganz ins Klare gekommen bin.

Zur Kategorie der Primärmuskeln rechne ich auch die ganze Muskulatur des Vorderdarmes, von der ein Theil bei *Lopadorhynchus* in benachbarten Neuromuskelanlagen des Larveninteguments ihren Ursprung nimmt. Dasselbe fand ich bei den eben aufgezählten Entwicklungsformen.

Von besonderem Interesse ist nun hier die Radiärmuskulatur des Schlundes sowohl in Folge ihres eigenthümlichen, histologischen Charakters, als auch durch ihre abweichende Entwicklungsweise, wie ich sie bei verschiedenen Polychäten beobachtet habe.

Bei *Lopadorhynchus* und anderen Phyllocociden hatte KLEINENBERG (1886) paare, sackförmige Pharyngealanlagen an der oberen Stomodäumwand beschrieben und bei *Lepidonotus* und *Nephtlys* ganz eben solche Anlagen des bleibenden Schlundes an der Unterseite des Larvenösophagus constatirt. Da er nun in der Wand dieser Schlundsäcke eine zweite Zellschicht auftreten sah, so glaubte er, dass aus dieser äußeren Zelllage das definitive Pharyngealepithel hervorgehe, während die Innenschicht ihm nur als relativ unbedeutende Reste im ausgebildeten Schlundrohr erhalten zu bleiben schien.

Die Verdoppelung der Schlundsackwände während der Entwicklung hat darauf HÄCKER bei *Polyuoc* (1895), *Nephtlys* und einer Eunicidenlarve (1896) beobachtet. Außerdem aber finden wir bei HÄCKER die Angabe, dass an der Oberfläche der doppelschichtigen Pharyngealanlagen noch eine gewisse Anzahl mesodermaler Zellen

auftrete, und dass Alles zusammen von Peritonealepithel bedeckt werde.

Beide Autoren hoben ferner den Umstand hervor, dass die Elemente der äußeren Zellschicht der Schlundanlagen allmählich eine prismatische Form annehmen.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kann ich die Bildung des definitiven Schlundes aus paaren, sackförmigen Anhängen des primären Stomodäums bei *Lopadorhynchus*, *Polynoë*, bei den Phyllodoceiden und Euniciden, sowie auch bei *Polygordius* bestätigen. Dagegen bin ich mit der Auffassung, dass das bleibende Schlundrohr den Larvenösophagus substituirt, nicht einverstanden, denn nach meinen Beobachtungen bleibt das Epithel des letzteren, eben so wie auch das ganze Pharyngealepithel, vollkommen erhalten und erleidet während der Entwicklung des Vorderdarmes keinerlei Unterbrechung. In allen eben genannten Fällen bestehen die Wandungen der paaren Schlundsäcke, welche sich bei den Euniciden, bei *Polynoë* und *Polygordius* nicht an der oberen, sondern an der unteren Seite des Vorderdarmes bilden, abgesehen vom peritonealen Überzuge, schließlich aus drei verschiedenen Schichten. Mit Ausnahme von *Polygordius* geht aus der mittleren Schicht, die dem eigentlichen Pharyngealepithel unmittelbar aufliegt, die Radiärmuskulatur des Schlundes hervor, welche bei den Phyllodoceiden zu besonders starker Ausbildung gelangt. Aus der dritten, äußersten Zellschicht der Schlundanlagen, und bei *Polygordius*, wo die radiären Schlundmuskeln fehlen, auch aus der mittleren, entwickeln sich die übrigen Muskeln des Pharynx. Was nun den Bildungsmodus der mittleren Wandungsschicht betrifft, so entsteht dieselbe nicht durch Delamination der ursprünglich einschichtigen Schlundsäcke, wie KLEINENBERG und HÄCKER glaubten, sondern setzt sich aus Zellen zusammen, welche an bestimmten Stellen aus dem ectodermalen Epithel der Pharyngealanlagen austreten. Außer bei *Polygordius* habe ich mich davon bei allen aufgezählten Wurmlarven überzeugen können und fand bei der großen Eunicidentrochophora an den betreffenden Stellen sogar sehr deutliche, primäre Sinnesorgane, die hier also typische Neuromuskelanlagen vorstellen.

Die radiäre Muskulatur des Schlundes ist durchaus keine Eigentümlichkeit gewisser Arten, sondern kommt bei sehr vielen Polyehäten vor. Auch ist sie charakteristisch für die meisten Oligoehäten und Hirudineen, zeichnet sich hier aber nicht selten dadurch aus, dass ihre Elemente, an der äußeren Oberfläche des Schlundrohrs

beginnend, sich von da aus bis an die Peripherie des Körpers erstrecken und an der Innenseite des Integuments inseriren. Auf diese Weise erscheint dann die Leibeshöhle im hinteren Kopfabschnitte und im Vordertheile des Rumpfes von einer großen Menge radiär ausgespannter Muskelzellen durchsetzt.

Bei den Oligochäten nimmt man im Allgemeinen als Bildungsquelle für die ganze Schlundmuskulatur die dem Vorderdarm des Embryos anliegende Schicht von Mesodermzellen an. Allein bei verschiedenen Autoren finde ich im Texte und in den Abbildungen einige Andeutungen, wonach es nicht unmöglich erscheint, dass auch hier vielleicht ein Theil der radiären Pharyngealmuskeln vom ectodermalen Schlundepithel seinen Ursprung nimmt, während ein anderer Theil vom Hautectoderm oder von den vordersten Elementen der äußeren Teloblaststreifen herrühren dürfte. Wenn sich diese Vermuthung als richtig erweisen sollte, so würde zugleich auch der Umstand seine Erklärung finden, dass im vorliegenden Falle die radiären Muskelzellen entweder vom Schlunde zum Integument hin oder in umgekehrter Richtung ausgestreckt erscheinen, und die Kerne bald im proximalen, bald im distalen Ende dieser Zellen gelegen sind.

In der Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus trapezoides* lesen wir bei KLEINENBERG (1875) Folgendes. Wenn das Visceralblatt des Kopfmesoderms (cereine cefalico) sich dem Vorderdarm genähert hat, »allora certe cellule del suo strato più profondo cominciano ad emigrare nell' epitelio ectodermico entroflesso, che tappezza la cavità dell' intestino cefalico, facendosi strada tra le basi delle cellule epiteliali e sollevandole un poco«. Dabei verweist der Verfasser auf seine Abbildungen Fig. 19 *b—d*. Nun können aber die Bilder, welche wir in Fig. 19 *c—d* erblicken, eben so gut im umgekehrten Sinne gedeutet werden, nämlich so, dass die bezeichneten Zellen nicht in das Schlundepithel eindringen, sondern aus demselben heraustreten. In Fig. 19 *b* und 21 *b* ist außerdem die äußere Grenze dieses Epithels vollkommen glatt, und man sieht da zwischen den großen, hellen Zellen kleinere, dunkle Elemente, die sich gleichsam zum Austreten vorbereiten. Ferner scheint mir der Umstand verdächtig, dass die in allen übrigen Somiten dünne und einschichtige Splanchnopleura hier mehrschichtig dargestellt ist. Auch das giebt einige Veranlassung zu vermuthen, dass die proximalen, dem Stomodäum zunächst gelegenen Zellen, die ebenfalls zum Visceralblatt gerechnet werden, sich demselben bloß äußerlich angeschlossen haben möchten.

Auch WILSON (1889) beschreibt etwas Ähnliches bei *L. terrestris* und *communis*. Seiner Darstellung nach soll das Stomodäalepithel, welches anfangs nur aus einer Lage vacuolisirter Wimperzellen besteht, nachher mehrschichtig werden. Es umgeben dann kleinere Elemente die unregelmäßige Schicht der größeren Wimperzellen, welche »are often dovetailed in with the smaller cells, but sometimes lie flat on their outer ends«. Später sollen die großen Zellen verschwinden, indem das bleibende Vorderdarmepithel sich ausschließlich aus cylindrischen Zellen zusammensetze, die aus den kleinen Elementen der Außenschicht hervorgegangen seien. In den bezüglichen Abbildungen (Taf. 21 Fig. 79—81), welche Sagittalschnitte von drei auf einander folgenden Stadien vorstellen, sieht man nun in der Kopfhöhle eine allmähliche Zunahme der Mesodermzellen an der vorderen, oberen Wand des Vorderdarmes gerade an derjenigen Stelle, wo sich im Epithel desselben die Anhäufung der erwähnten, kleinen Elemente befindet. Diese intimen Lagebeziehungen der entstehenden Myoblasten für die zukünftige Schlundmuskulatur zu der kleinzelligen Masse des Stomodäalepithels dürften vielleicht keine zufälligen sein, sondern auf einen genetischen Zusammenhang beider Gebilde hinweisen.

Die Differenzirungsvorgänge, welche sich bei *Branchiobdella* im sogenannten Kopfmesoderm abspielen, hat SALENSKY (1887 A) in folgender Weise geschildert. Im vorderen Theile der Kopfregion delaminire das Mesoderm überhaupt nicht, dagegen soll im hinteren Theile dieses Körperabschnittes, wo das Vorderende des Bauchmarks gelegen sei, ziemlich spät ein Paar unbedeutender Höhlen auftreten, die nachher wieder ganz verschwinden. Hier strecken sich nämlich die Mesodermzellen in radiärer Richtung und spannen sich zwischen der Haut und dem Vorderdarm derartig aus, dass sie mit ihrem verdickten, den Kern enthaltenden Ende entweder an das äußere Ectoderm oder das Stomodäalepithel zu liegen kommen. In dieser Vertheilung von Plasma und Kern in den Mesodermzellen erblickt SALENSKY eine eigenartige Modification der typischen Spaltung des Mesoderms, indem er sagt: »La délamination du feuillet mésodermique a probablement lieu aussi dans la région céphalique, avec cette seule différence, toutefois, que les deux lames résultant de cette délamination sont reliées entre elles par des prolongements protoplasmiques cellulaires.« Diese Auffassung ist absolut unrichtig; sie entstand offenbar in Folge des Bestrebens, zu beweisen, dass auch bei *Branchiobdella* eben solch eine secundäre Leibeshöhle in

einem besonderen Kopfmesoderm gebildet werde, wie sie der Autor bei den übrigen Anneliden annahm. Es bedarf jedoch bloß eines Blickes auf die betreffende Abbildung (Fig. 70), um sich sofort davon zu überzeugen, dass SALENSKY im vorliegenden Falle nichts Anderes als die sich bildende Radiärmuskulatur des Pharynx beschrieben hat, und dass von einer Delamination des Mesoderms, die eine Cölombildung zur Folge haben möchte, gar nicht die Rede sein kann.

Bei dieser Gelegenheit muss noch erwähnt werden, dass SALENSKY bei *Branchiobdella* das Epithel des Vorderdarmes vom Entoderm herleitete. Damit würde der ectodermale Ursprung der radiären Schlundmuskulatur selbst dann ausgeschlossen sein, wenn sich dieselbe nachweislich vom Pharyngealepithel aus entwickeln sollte. Allein die Richtigkeit dieser Beobachtung SALENSKY's erscheint überhaupt sehr fraglich. Wenn wir die Abbildungen betrachten, welche die entodermale Herkunft des Vorderdarmes beweisen sollen, so ergibt es sich auf den ersten Blick, dass die entsprechenden Schnitte keine genau sagittale Richtung besaßen. Daher konnten dieselben auch nicht mit der Achse der ectodermalen Einstülpung oder vielleicht soliden Einwucherung der Stomodäalanlage zusammenfallen und werden eben desswegen diejenige Stelle, an welcher diese Anlage in das Ectoderm continuirlich überging, nicht in einer für die Beobachtung günstigen Weise getroffen haben. Aus demselben Grunde wird auch SALENSKY, wie er selbst sagt, die Bildung der Mundöffnung nicht zu Gesicht bekommen haben. Aber ganz abgesehen davon, dass die Angabe SALENSKY's mit der weitaus überwiegenden Mehrzahl der einschlägigen Beobachtungen nicht nur an Ringelwürmern, sondern überhaupt an Wirbellosen nicht vereinbar ist, liegt noch ein wichtiger Umstand vor, der in diesem Falle hätte Bedenken erregen müssen. Es ist das die auf einem zahnförmigen Vorsprunge der dorsalen Pharyngealwand auftretende, kräftige Schlundbewaffnung. So weit mir bekannt ist, sind dem Entoderm ganz allgemein bedeutendere Cuticulargebilde fremd. SALENSKY hatte übrigens auch für die Polychäten eine verschiedengradige Beteiligung des Entoderms am Aufbau des Vorderdarmes behauptet, wobei seine Angaben mit einander in derartige Widersprüche geriethen, dass ein und dasselbe Organ bei verschiedenen Arten der genannten Thiergruppe nicht mehr als homolog erschien, und dass er es selbst schließlich aufgeben musste, eine Erklärung für diese merkwürdige Thatsache aufzufindig zu machen (1887 B).

Eine Abstammung des Schlundes vom Entoderm haben außerdem

NUSBAUM (1886) und WHITMAN (1887) bei *Clepsine* beschrieben. Eine solche Angabe NUSBAUM's darf uns nicht wundern, da er überhaupt seine Freude darüber nicht verhehlte, die von SALENSKY an *Branchiobdella* gemachten Beobachtungen sofort an *Clepsine* bestätigen zu können. Dagegen frappirt es einen, bei WHITMAN zu lesen, dass »the proboscis — the homologue of the muscular pharynx of the Gnathobdellidae — is lined with cells of entodermal origin«, wo wir doch wissen, dass dieser Darmabschnitt bei den Kieferegeln nachgewiesenermaßen vom Ectoderm abstammt.

Die radiären Schlundmuskeln der Gnathobdellidenlarven waren schon den ersten Beobachtern dieser Entwicklungsformen bekannt. Dieselben entstehen hier schon sehr früh, zugleich mit dem Schlunde, offenbar zum Zwecke des Eiweißschluckens. Nach BERGH (1885 A, B) sind nun beides provisorische Larvenorgane, welche nachher vom definitiven Pharyngealepithel und einer neuen Schlundmuskulatur in folgender Weise verdrängt und ersetzt werden. Aus dem Mesoderm der Kopf- und Rumpfkeme sprießen an verschiedenen Stellen Zellen hervor, welche die Gewebe des provisorischen Schlundes durchwachsen; wenn dann die Einstülpung des secundären Stomodäums erfolgt, so nimmt sie einen Theil des peripheren Mesoderms der genannten Anlagen mit sich nach innen, der sich dann seinerseits auch an der Herstellung der bleibenden Muskulatur des Pharynx theilnimmt.

Hier ist nun das Verhalten der provisorischen Radiärmuskulatur des Schlundes bei *Aulastoma* und *Hirudo* noch dadurch von Interesse, dass es mit den bei vielen Polychäten vorkommenden Verhältnissen eine große Ähnlichkeit aufweist, indem nämlich die bezeichneten Muskeln nicht bis an die äußere Körperwand reichen. Sie sind da gegen die primäre Leibeshöhle von einer besonderen Zellschicht bekleidet, welche BERGH als äußeres Schlundepithel bezeichnet hat. Bei *Nephtis* fehlt diese epithelioide Deckschicht, und die Radiärmuskeln des Larvenschlundes sind mit ihren peripheren Enden direct am primären Hautectoderm angeheftet. Dafür findet man aber bei dieser Art ein besonderes Gebilde, die sogenannte Schlundplatte, vor, die von RATHKE (1862) und BÜTSCHLI (1877) für einen Theil oder für die ganze Anlage des Gehirns gehalten wurde. Nach BERGH entsteht diese schon früh verschwindende Platte durch Abspaltung vom Epithel des larvalen Schlundes; sie könnte vielleicht als rudimentäre Anlage eines äußeren Pharyngealepithels gedeutet werden.

Nach der Darstellung von BÜRGER (1891) soll die definitive

Schlundmuskulatur bei *Nepheleis* in derselben Weise wie die provisorische entstehen. Von der Wand des secundären Pharynx wachsen Zellen gegen die inneren Schichten des Keimstreifens, besonders gegen den Kopfkeim, und umgekehrt von den letzteren zur ersteren, eben so »wie auch zuerst vielleicht vom Ectoderm an den primitiven Schlund hinan«, wobei sie dieselben radiären Richtungen einschlagen.

Aus einer Zusammenstellung der Beobachtungen BERGM's und BÜRGER's geht hervor, dass ein Theil der bleibenden Schlundmuskeln jedenfalls ectodermalen Ursprungs sein muss, da die ganzen Kopfkeime und somit auch deren mesodermale Elemente vom Ectoderm herrühren. Und was diejenigen Muskelzellen anbelangt, welche hier im Rumpfabschnitte von der Peripherie nach innen vorwachsen, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass dieselben von den äußeren Teloblaststreifen, nicht aber von den eigentlichen Mesodermstreifen abzuleiten sind, wonach sie in letzter Instanz ebenfalls als Producte des Ectoderms aufzufassen wären. In wie weit aber und ob überhaupt das provisorische und das definitive Pharyngealepithel an der Bildung der radiären Schlundmuskulatur bei den Hirudineen Antheil nehmen, darüber werden uns zukünftige Untersuchungen Aufschluss zu bringen haben.

#### Der Ursprung des Cölothels oder secundären Mesoderms.

Auch hier finden wir wiederum in der Litteratur drei verschiedene Ansichten vertreten, indem die einen derjenigen Forscher, welche die Entwicklung von Anneliden untersucht haben, die Mesodermstreifen, also die Anlagen des Cölothels oder secundären Mesoderms, vom Entoderm, die anderen sie vom Ectoderm, noch andere endlich sie direct von den Blastomeren ableiten, somit von keinem der beiden primären Keimblätter herstanmen lassen.

Die nächste Veranlassung dazu, einen entodermalen Ursprung des Mesoderms für die wirbellosen Thiere und dem entsprechend für die Herkunft der Mesodermstreifen bei den Ringelwürmern zu vermuthen, war natürlich ursprünglich in der allgemein angenommenen Auffassung gegeben, dass das sogenannte mittlere Keimblatt bei den Wirbelthieren ein Abkömmling des unteren Keimblattes sei. Daher wurden denn auch die sogenannten Urmesoblasten, welche das secundäre Mesoderm produciren, als in das Blastocöl eingewanderte Entodermzellen aufgefasst. Diese Ansicht erschien um so mehr

gerechtfertigt, als die besagten Zellen, die bei ihrem ersten Auftreten gewöhnlich an der Grenze zwischen Ecto- und Entoderm liegen, in Folge ihrer Dimensionen den Elementen des unteren Keimblattes viel ähnlicher sind als den meist bedeutend kleineren Ectodermzellen. Es schien dafür ferner der Umstand zu sprechen, dass die Polzellen der Mesodermstreifen von den großen, unteren Furchungskugeln des Eies oder den Makromeren abgeschieden werden, aus denen ja auch nach Abtrennung einer gewissen Anzahl von ectodermalen Mikromeren sich das Entoderm des Embryos bildet.

So glaubte KOWALEVSKY (1871), dass die beiden großen Endzellen der Mesodermstreifen bei *Lumbricus rubellus* im Gastrulastadium aus dem Entoderm emigriren. Das war jedoch offenbar mehr Vermuthung als directe Beobachtung. Im jüngsten von KOWALEVSKY abgebildeten Stadium sind die Urmesoblasten bereits in einigem Abstände oberhalb des hinteren Urmundrandes gelegen und vom Ectoderm vollständig bedeckt, während die neueren Untersuchungen gezeigt haben, dass sich diese Zellen hier bei ihrem ersten Erscheinen an der Oberfläche des Embryos und genau auf der Grenze zwischen den Mikro- und Makromeren befinden. Bei *L. agricola* hatte KOWALEVSKY die Mesodermbildung nicht beobachtet. Bei *Rhynchelmis (Euares)* aber fand er, dass die Urmesoblasten sich von der vierten resp. hinteren Makromere abgliedern, und betrachtete als Mesoderm, abgesehen von den Derivaten dieser beiden Zellen, auch noch diejenigen Elemente, die sofort nach Abschnürung der Mikromeren von den drei vorderen Makromeren durch Theilung hervorgebracht werden. Er erklärte diesen Fall als Übergangsform zwischen ento- und ectodermaler Mesodermbildung. Worin hier der Fehler lag, hat uns später VEJDOVSKY (1890) gezeigt, indem er klar stellte, dass die zweite Gruppe von Zellen, die KOWALEVSKY irrthümlich ebenfalls für Mesoderm hielt, die ersten, von den Makromeren gebildeten Entodermelemente waren.

Darauf bestätigte HATSCHKE (1877) auf Grund eigener Beobachtungen an *Lumbricus* die Entwicklung der Mesodermstreifen aus zwei Urmesoblasten, die er dann auch bei *Polygordius*, *Criodrilus* (1878), *Echinurus* (1880), *Eupomatus* und noch einer anderen verwandten Serpulidenform (1885 B) nachwies. Das erste Auftreten der bezeichneten Polzellen beobachtete er jedoch bloß bei *Criodrilus* und *Eupomatus*, wobei sich im Grunde genommen nicht viel mehr ergab, als dass die Urmesoblasten von den Makromeren abstammen und anfangs auf der Grenze zwischen den beiden primären Keimblättern

gelegen sind. Von theoretischen Betrachtungen geleitet, deutete HATSCHKE diese Befunde zu Gunsten eines entodermalen Ursprungs des Mesoderms der Anneliden und vertrat diese Auffassung sowohl in seinem Lehrbuch der Zoologie (1888—1891), als auch in dem auf der dritten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gehaltenen Vortrage (1894).

Sodann constatirte REPIACHOFF (1881) das Erscheinen eines Paares von Urmesodermzellen im Blastocöl der Gastrula bei *Protodrilus (Polygordius)*, so wie auch bei *Saccocirrus*, hier jedoch bereits vor der Gastrulation, und sprach dabei ebenfalls die Vermuthung aus, dass dieselben vom unteren Keimblatte abstammen. Ferner finden wir bei METSCHNIKOFF (1882) in der Abbildung einer jungen Larve der erstgenannten Art außer einigen zerstreuten Elementen des primären Mesenchyms links, unterhalb des Entoderms und hinter dem Stomodäum, eine compactere Zellmasse dargestellt, die ihrer Lage nach einem der beiden Mesodermstreifen durchaus entspricht. Wie schon oben erwähnt, schloss sich METSCHNIKOFF der Meinung REPIACHOFF's an, obgleich auch er die Bildung des Mesoderms nicht wirklich beobachtet hatte. Dem Beispiel Beider folgte dann auch FRAIPONT (1887).

GOETTE (1882) gab für *Nereis* einen entodermalen Ursprung der beiden Endzellen der Mesodermstreifen an, da sie von einer medianen Zelle entstünden, die sich von der hinteren Makromere abgliedere. Eine ähnliche, unpaare Zelle beschrieb er auch bei *Spirorbis*, die jedoch, wie SALENSKY (1883) und WILSON (1890) gezeigt haben, mit dem Mesoderm überhaupt nichts gemein hat.

Bezüglich *Myriostoma* theilte uns BEARD (1884) mit, dass die Urmesoblasten zugleich mit vier Entodermzellen aus den beiden ersten »hypoblast cells« hervorgehen, wie er diejenigen Elemente bezeichnete, welche durch Theilung der hinteren, größten Furchungskugel des vierzelligen Embryos entstehen.

In seinen Arbeiten über die Entwicklung der Polychäten brachte v. DRASCHE nicht eine einzige Thatsache, die für die Aufklärung der uns beschäftigenden Frage von Nutzen wäre. Von *Pomatocerus* (1884) behauptete er, dass es ihm in Folge der Undurchsichtigkeit des Objectes nicht gelungen sei, die Mesodermbildung zu verfolgen. Die beiden Zellen aber, welche v. DRASCHE in seiner Abbildung der Blastula von *Sabellaria* als Urmesoblasten bezeichnet (1885, Taf. 2 Fig. 1 mm), scheinen mir einfach nichts weiter, als seitliche Elemente des zukünftigen Entoderms zu sein.

Bei *Thalassema* erwähnt COXX (1886) wohl das Vorhandensein der Mesodermstreifen zu beiden Seiten des Proctodäums der Larve, hat aber die Polzellen derselben nicht beschrieben und sich auch nur vermuthungsweise für die entodermale Abstammung der ersteren ausgesprochen.

Von denjenigen Forschern, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Hirudineen beschäftigt haben, erschien BÜTSCHLI (1877) die Möglichkeit zulässig, dass das Mesoderm bei *Nepheleis* vom unteren Keimblatte gebildet werde. Eben so verhielt sich WHITMANN (1878) zu dieser Frage in seiner ersten embryologischen Arbeit über *Clepsine*, wo er bereits sehr ausführlich die gemeinsame Herkunft der Urmesoblasten und der äußeren Teloblasten von der vierten, hinteren Makromere geschildert hat.

Endlich gehören hierher noch die Autoren, welche bei ihren Objecten die Urmesoblasten nicht gesehen und die ganze innere Zellmasse des Embryos als ein sich nachträglich in das mittlere und untere Keimblatt differenzirendes Mesoderm aufgefasst haben.

In dieser Weise stellte sich GIARD (1876) die Mesodermbildung bei *Salmacina* vor und behauptete, dass aus der allgemeinen Entodermmasse eine gewisse Anzahl plastischer Elemente heraustrete, die sich um die Mitteldarmanlage herum zu einer »membrane mésodermique enveloppante« zusammenfügen.

Ferner trat SALENSKY (1887 A), trotzdem er vorher selbst bei allen von ihm untersuchten Polychäten auf der Ableitung des Mesoderms vom Ectoderm bestand, mit der Angabe hervor, dass bei *Branchiobdella* ein Mesoderm vorhanden sei. Nach seiner Darstellung soll sich hier in der epibolischen Gastrula von den Makromeren eine große Anzahl von Zellen abtrennen, welche die Segmentationshöhle ausfüllen und die gemeinsame Anlage des mittleren und unteren Keimblattes vorstellen. Nach Abscheidung dieses Mesoderms hätten die Makromeren dann bloß noch die Bedeutung einfacher Entodermzellen. Die ganze innere Zellmasse soll sehr lange durchaus compact bleiben und sich erst spät in Ento- und Mesoderm spalten, wobei das letztere auf einmal fast in der ganzen Länge des Embryos als ein Paar mehrschichtiger Zellstreifen in Erscheinung trete, die ventral durch eine besondere, unpaare Aehsenplatte unter einander verbunden seien. Letzteres Gebilde lasse im Verlauf der weiteren Entwicklung von *Branchiobdella* keine besondere Bedeutung erkennen.

Indem SALENSKY hier die Mesodermstreifen schon von Anfang an als median unter der Mitteldarmanlage vereinigt beschreibt, giebt er uns einen guten Anhaltspunkt dafür, wie wir uns eigentlich sein vermeintliches Mesoentoderm zu erklären haben. Bei allen Ringelwürmern, die Hirudineen nicht ausgeschlossen, zu denen SALENSKY ungehöriger Weise auch *Branchiobdella* rechnet, sind die Mesodermstreifen anfangs weder längs der ventralen Medianlinie vereinigt, noch sind sie mehrschichtig; außerdem erscheinen dieselben, dem allgemeinen Wachstumsmodus des Rumpfabchnittes entsprechend, überall zuerst im Bereiche des hinteren Körperendes und wachsen erst allmählich nach vorn hin in die Länge. Zu der Annahme, dass dieser allgemein verbreitete Vorgang bei *Branchiobdella* in durchaus abweichender Weise verlaufen sollte, haben wir meiner Ansicht nach absolut keinen Grund, und daher glaube ich denn, dass SALENSKY, wie nach ihm auch ROULE (1889), die Schwierigkeiten, welche das Untersuchungsobject der Beobachtung entgegenstellte, einfach nicht zu bewältigen vermocht hat. Die Ursache, warum beide Forscher, wie sie auch selbst sagen, bei jüngeren Embryonen in der nach innen vom Ectoderm gelegenen Zellmasse keine weiteren Abgrenzungen von Schichten unterscheiden konnten, lag offenbar darin, dass die betreffenden Elemente alle mit glänzenden Dotterkörnchen überfüllt waren, die sich thatsächlich als »un sérieux obstacle à l'observation« (SALENSKY) erweisen. Es ist mir aus eigener Erfahrung hinlänglich bekannt, was es heißt, mit einem derartig ungünstigen Untersuchungsobjecte zu thun zu haben: ohne Anwendung eines durch seinen Brechungsindex geeigneten Aufhellungsmittels treten eben in Folge des starken Glanzes der besagten Körnchen weder die Grenzen der einzelnen Zellen, noch selbst die Umrisse größerer, vielzelliger Gebilde mit wünschenswerther Deutlichkeit zu Tage, und daher werden natürlich die verschiedensten Beobachtungsfehler ermöglicht.

Außerdem aber enthält die genannte Abhandlung so viele Widersprüche mit den übrigen Beobachtungen über Annelidenentwicklung, dass es ganz gerechtfertigt erscheint, wenn die Untersuchungen SALENSKY's an *Branchiobdella* von verschiedener Seite in ihrer Richtigkeit angezweifelt worden sind, so z. B. von WHITMAN (1887), BERGH (1890 C) und KORSCHIELT (1890).

So bemerkte schon WHITMAN, dass die Eifurchung und die Bildung der Keimblätter bei *Branchiobdella* »are too imperfectly worked out to admit of a close comparison with *Clepsine*«. Stellt

man jedoch die bezüglichlichen Angaben, die an verschiedenen Stellen der Abhandlung SALENSKY'S zerstreut sind, zusammen und versucht aus den einschlägigen Abbildungen eine einigermaßen klare Vorstellung von der Sache zu gewinnen, was im gegebenen Falle keine ganz leichte und nicht sehr dankbare Aufgabe ist, so lassen sich immerhin gewisse Andeutungen finden, dass die Bildung der Mesodermstreifen bei *Branchiobdella* wahrscheinlich in ähnlicher Weise verläuft, wie bei anderen Oligochäten und bei den Hirudineen.

Man kann WHITMAN nur beistimmen, wenn er behauptet, dass die ersten Zellen des »Mesodermis«, die sich bei *Branchiobdella* von den Makromeren abtrennen, nichts Anderes seien als einfache Entodermelmente. Auch bin ich mit WHITMAN und BERGH einverstanden, dass SALENSKY Teloblasten und Teloblaststreifen, so wie zum Theil auch den Ursprung der ersteren von der hinteren Makromere wohl beobachtet habe, über deren Bedeutung für die weitere Entwicklung des Embryos aber nicht ins Klare gekommen sei, und endlich, dass unter diesen Teloblasten sich auch ein Paar Urmesoblasten befunden haben müssen. Ferner scheint es mir, dass SALENSKY die Mesodermstreifen ebenfalls schon in einem jüngeren Stadium gesehen haben möchte, als er es angiebt. Beispielsweise will ich hier nur auf die Fig. 49 hinweisen, wo nach SALENSKY'S Darstellung eine von jenen Zellreihen des »Mesodermis« zu sehen sei, die sich vom hinteren Ende des Embryos nach vorn hinziehen sollen. Da nun dieser Längsschnitt kein medianer, sondern ein seitlicher ist, so sehe ich nicht ein, warum das bezeichnete Gebilde kein wirklicher Mesodermstreif sein sollte, womit dessen Lage, wenigstens wie sie hier im Bilde wiedergegeben ist, sehr gut übereinstimmen würde. Der Autor will das jedoch nur desswegen nicht wahr haben, weil er auf entsprechenden Querschnitten die Grenze zwischen Ento- und Mesoderm nicht habe erkennen können. In Hinblick auf das oben Gesagte möchte der letztere Umstand wohl kaum die Bedeutung eines wirklichen Gegenbeweises haben, und das um so weniger, als die abgebildeten Querschnitte, welche hier in Betracht kommen könnten (Fig. 43, 44, 45 B, 48, 53), nicht genau transversal, sondern alle schräg zur Längsachse des Embryos gerichtet sind und somit die Abschätzung der gegenseitigen Beziehungen der diversen, inneren Körpertheile noch mehr erschweren.

An dieser ganzen Verwirrung ist, wie mir scheint, bis zu einem gewissen Grade die Phagoeytella METSCHNIKOFF'S (1886) Schuld gewesen, welche bei GOETTE (1886) und SALENSKY (1886) bekanntlich

zu einer »Genitogastrula« wurde. Und da nun diese Hypothese den gemeinsamen Ursprung von Ento- und Mesoderm aus einer ursprünglich einheitlichen, inneren Zellmasse so gut und einfach zu erklären schien, so mag es SALENSKY für überflüssig gehalten haben, bei *Branchiobdella* nach einem anderen Bildungsmodus für das mittlere Keimblatt zu suchen. Dabei stellte sich aber ein bedeutender Widerspruch mit den früheren Angaben SALENSKY's über die Mesodermbildung bei anderen Anneliden heraus, und so nahm SALENSKY (1887 C) zu folgender Erklärung seine Zuflucht. Als nämlich die erwähnte »Genitogastrula« in ihrer Phylogenese so weit an Größe zugenommen hatte, dass die Bewimperung des »Kinetoblasts« oder Ectoderms zur Ortsveränderung nicht mehr ausreichte, verwandelten sich gewisse Zellen des »Phagogenitoblasts«, resp. der inneren Zellmasse in Muskeln und gaben so dem mittleren Keimblatt den Ursprung. Da aber der »Phagogenitoblast« selbst vom äußeren Keimblatte abstammte, so war es einerlei, ob die Muskelzellen aus diesem Mesoentoderm entstanden oder nachträglich direct aus dem »Kinetoblast« immigrirten. Auf diese Weise glaubte SALENSKY den sonderbaren Umstand aufklären zu können, dass das Mesoderm bald vom Entoderm, bald vom Ectoderm seinen Ursprung nehme. Wollte man diese Erklärung wirklich gelten lassen, so wäre die bedenkliche Schlussfolgerung nicht zu umgehen, dass Vertreter ein und derselben Thiergruppe, nämlich der Anneliden, zu denen *Branchiobdella* einerseits und die Polychäten andererseits jedenfalls doch gehören, als Vorfahren zwei ganz verschiedene »Genitogastrulae« gehabt haben müssen.

Ein fanatischer Vertheidiger der Mesoentodermlehre ist ROULE. Bei *Dasylethone* fand er (1887), dass die Anzahl der ersten Mesodermzellen, die sich vom Entoderm ablösen sollen, immer größer als zwei sei, wesshalb die centrale Zellmasse des Embryos »correspond ainsi à un mésoendoblaste«. Und bei *Enchytraeoides* wäre seiner Darstellung nach (1889) bereits eine compacte Planula vorhanden, in welcher alle drei Keimblätter durch Delamination im Bereiche des ganzen Embryonalkörpers auf einmal entstehen sollen. Ferner kommt ROULE zu dem Schlusse, dass in allen, denjenigen Fällen, wo keine Urmesoblasten beobachtet worden seien, die Annelidenlarven gleichfalls die morphologische Bedeutung einer Planula mit centralem Mesoentoderm hätten, und behauptet endlich gar, dass dieser Entwicklungstypus bei den meisten Ringelwürmern vorherrschend sei. Dieselbe Ansicht führt er denn auch in seinen übrigen Arbeiten und

in seinem Lehrbuche der vergleichenden Embryologie durch. Wenn ROULE hierbei auf Widersprüche in der Litteratur stößt, so erklärt er sich dieselben ganz einfach in folgender Weise: »Quant aux assertions contradictoires de KOWALEVSKY et KLEINENBERG, de GOETTE et SALENSKY, je ne puis me les expliquer que par l'insuffisance des procédés techniques usités au moment où ces embryogénistes effectuaient leurs travaux«, und fügt hinzu: »il est probable que de nouvelles recherches comparatives, semblables à celles que j'ai essayé de faire sur deux types, aboutiraient à des conclusions fort différentes de celles émises par les auteurs précités.« Letzteres will ich gern glauben, wenn diese Untersuchungen eben so ausgeführt würden, wie diejenigen ROULE's, doch kommt es mir zugleich vor, als würde die Wissenschaft nicht eben viel verlieren, wenn solche Arbeiten überhaupt nicht weiter erschienen; sein Lehrbuch aber ist für Studirende geradezu schädlich.

In einer vorläufigen Mittheilung WILSON's über den Ursprung der Mesodermstreifen bei Anneliden (1890) finden wir auch eine Anmerkung, der zufolge RANDOLPH bei *Spirorbis* die Entstehung dieser Gebilde durch Abspaltung von einer centralen Mesoentodermmasse beobachtet habe. Doch seien diese Beobachtungen noch nicht zu Ende geführt, und könnte die Untersuchung jüngerer Stadien möglicher Weise ein ganz anderes Resultat liefern. In der nachher erschienenen ausführlichen Arbeit WILSON's (1892) ist denn auch von einem Mesoentoderm bei *Spirorbis* nicht mehr die Rede.

Endlich hatte noch BÜLOW (1883) behauptet, dass im nachwachsenden Schwanzende von *Lumbriculus* das Mesoderm aus dem Entoderm entstehe; doch ist diese Behauptung bereits von KLEINENBERG (1886) in das richtige Licht gestellt worden.

Weiter finden wir in der Litteratur die sehr verbreitete Ansicht, dass die Mesodermstreifen der Anneliden ectodermalen Ursprungs seien.

Soleher Ansicht waren recht viele der ersten Forscher, die sich mit der Entwicklung der Ringelwürmer beschäftigt haben. Das hing mit der damals herrschenden Auffassung zusammen, dass auch bei den Embryonen und Larven der Anneliden zunächst ein ähnlicher Keimstreif wie bei den Arthropoden auftrete, aus welchem sich dann das Integument, das Nervensystem und die Muskeln des Körpers bilden. Hier wären RATHKE (1862), LEUCKART (1863), CLAPARÈDE & MECZNIKOFF (1869), METSCHNIKOFF (1871) und SEMPER (1876) zu nennen.

KOWALEVSKY (1871), welcher im Allgemeinen diese Ansicht nicht

theilte, gab jedoch zu, dass in gewissen Fällen das Mesoderm auch aus dem äußeren Keimblatt hervorgehen könne, wie das aus seiner Bemerkung hervorgeht, dass der Bildungsmodus des Mesoderms bei *Rhynchelmis* (*Euaeæ*) eine Übergangsform zwischen dessen Entstehung aus dem Ectoderm oder aus dem Entoderm vorstelle.

KLEINENBERG (1878) war nun der Erste, der mit der bestimmten Behauptung auftrat, dass die Urmesoblasten von *Lumbricus* ectodermaler Herkunft seien, und dieser Meinung schloss sich nachher BUCZINSKY (1881) an, obgleich er sich nicht so entschieden aussprach wie KLEINENBERG. Und dennoch hatten beide Forscher die Urmesoblasten eigentlich nicht bei ihrem ersten Erscheinen gesehen.

Auch STOSSICH (1878) sprach die Vermuthung aus, dass die Mesodermstreifen der *Serpula*-Larve, die er als »hintere Muskelmassen« bezeichnete, vom Ectoderm aus entstünden.

Eine ganz eigenthümliche, ectodermale Entstehung des Mesoderms hat SPENGLER (1879) bei *Bonellia* beschrieben. Seiner Beobachtung nach sollte hier nämlich das Ectoderm am ganzen Urmundrande in Gestalt einer ringförmigen Anlage nach innen hineinwachsen; er fand aber schon selbst eine solche Bildungsweise des mittleren Keimblattes »etwas ungewöhnlich«.

Darauf veröffentlichte KLEINENBERG (1881) seine vorläufige Mittheilung über die Entwicklung von *Lopadorhynchus*, wo er die Entstehung des definitiven Mesoderms durch Quertheilung der Zellen des Ectoderms, d. h. also durch Delamination des äußeren Keimblattes, erklärte, und hiernach erschienen die embryologischen Arbeiten SALENSKY'S über eine Reihe von Polychäten.

SALENSKY (1882) beobachtete zunächst bei *Spio*, dass sich die hintere der vier ersten Blastomeren in zwei ungleich große Zellen theilte, wovon die größere, wahrscheinlich eine Entodermblastomere, längere Zeit in unverändertem Zustande verharrete, die kleinere dagegen vermuthlich die Bedeutung eines ersten Mesoblasten hätte. Bei *Psylluobranchus* fand er dann (1882 A) zwei am hinteren Urmundrande gelegene Urmesoblasten, deren Herkunft ihm unbekannt blieb. Die Angaben GOETTE'S über *Nereis* kritisirend, behauptete SALENSKY (1882 A), dass die beiden von Ersterem für Urmesoblasten gehaltenen Zellen Ectodermzellen gewesen seien. Später dagegen (1882 B) beschrieb er selbst bei *Nereis* nicht nur dieses Zellenpaar, sondern auch noch die unpaare Blastomere, aus deren Theilung dasselbe hervorgehe, und zwar in derselben Weise, wie das GOETTE dargestellt hatte. Am Schlusse der epibolischen Gastrulation

bemerkte SALENSKY eine symmetrische Verdickung der Urmundränder, die zwei ectodermale Längswülste bildete, und an den Hinterenden der letzteren wiederum das besagte, große Zellenpaar. Da nun nachher nach innen von diesen Prostomialwülsten die Mesodermstreifen gelegen seien, so zog SALENSKY daraus den Schluss, dass dieselben aus den ersteren durch Delamination entstanden sein müssten. Dennoch giebt er hier noch die Möglichkeit zu, dass ihm die ersten Phasen der Mesodermbildung entgangen sein könnten. An einer anderen Stelle lesen wir dann noch, dass bei der Larve von *Nereis* die beiden Mesodermstreifen am Hinterende zusammenhängen und dort in das Ectoderm continuirlich übergehen sollen. Bezüglich *Aricia* und *Pileolaria* aber behauptet SALENSKY (1883) schon ganz bestimmt, dass sich die Mesodermstreifen von den ectodermalen Seitenrändern des Blastopors abspalten und hinten ebenfalls anastomosiren. Für *Pileolaria* hebt er dabei noch besonders hervor, dass das Mesoderm »n'apparaît pas seulement dans la région postérieure du corps embryonnaire pour s'étendre de là vers la partie antérieure, mais se montre à la fois dans toute la région somatique future«.

Was *Terebella* (*Polynnia*) anbelangt, so wird für diese Art überhaupt bloß das Auftreten von Mesodermstreifen verzeichnet (1883); deren Ursprung aber und die Urmesoblasten wurden hier nicht beobachtet. Seine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen an Anneliden zusammenfassend (1887 B) kommt SALENSKY endlich zum Schlusse, dass die Mesodermstreifen zunächst als Ectodermverdickungen in die Erscheinung traten und sich erst nachträglich von diesen der Länge nach abspalten. Bezüglich der Urmesoblasten aber schließt er sich der Ansicht KLEINENBERG'S und derjenigen Forscher an, die in diesen Zellen lange nicht so bedeutungsvolle Gebilde erblicken, wie von Vielen angenommen worden sei. Merkwürdiger Weise erwähnt SALENSKY dabei seine eigenen, doch kurz vorher veröffentlichten Beobachtungen über die Mesodermbildung bei *Branchiobdella* (1887 A), wo ein Mesoentoderm vorhanden sein sollte, mit keinem Worte.

SALENSKY war der Meinung, dass man die Mesodermstreifen der Anneliden nur dann als Derivate der Urmesoblasten auffassen dürfe, wenn es bewiesen würde, dass sie durch Theilung der letzteren gebildet würden. Heut zu Tage ist das nun eine allgemein anerkannte Thatsache. Doch sehen wir zu, was für Beweisgründe SALENSKY für seine so bestimmt aufgestellte Behauptung hatte, dass sich die Mesodermstreifen auf einer mehr oder minder

bedeutenden Strecke von den verdickten Blastoporrändern, resp. von den ectodermalen Bauchwülsten der Rumpffregion abspalten sollten.

Der Umstand, dass die Mesodermstreifen den besagten Ectodermverdickungen innen aufliegen, beweist an und für sich natürlich noch gar nichts. SALENSKY spricht aber (1882 B) von einer Quertheilung der Elemente innerhalb der letzteren bei *Nereis* und verweist dabei auf zweikernige Zustände einiger Zellen (z. B. Fig. 14 *N.A.*). Da fragt sich's nun: kann das genügen? Und zwar um so mehr, als die betreffenden Zellgrenzen auch durch die Einwirkung der Reagentien undeutlich geworden sein konnten. Dasselbe gilt auch von *Pileolaria* (1883, Fig. 4 *Pil*), wo wir in einer Abbildung am Hinterende des Embryos eine Zelle mit zwei Kernen erblicken. Hier haben wir jedoch noch die directe Bemerkung des Autors zu berücksichtigen, dass in Folge der glänzenden Dotterkörnchen »les limites des cellules sont à peine marquées«. Und bei *Aricia* hatte SALENSKY offenbar gerade auf denjenigen Schnitten (Fig. 5 *Ar*, 5 *Ar.A*, 5 *Ar.B*), welche die Bildung der Mesodermstreifen aus dem Ectoderm illustriren sollen, das Vorderende des Embryos für dessen Hinterende genommen. Abgesehen davon, dass bei ganz jungen Embryonen und Larven überhaupt die Ectodermzellen am apicalen Pole stets viel kleiner sind als in der hinteren Region der unteren Hemisphäre, so brauchen wir bloß die Fig. 5 *Ar* und 6 *Ar* zu vergleichen, um uns sofort davon zu überzeugen, dass die in der ersten Abbildung mit *Ms*, in der zweiten dagegen mit *Ps* bezeichneten Stellen einander entsprechen und in beiden Fällen die Anlage der Scheitelplatte, nicht aber der Mesodermstreifen vorstellen. Die scheinbare Mehrschichtigkeit des Ectoderms an den bezeichneten Stellen der Fig. 5 *Ar.A* und *B* hingegen dürfte sich in der Weise erklären lassen, dass die Schnitte hier nicht senkrecht zur Oberfläche gerichtet waren, sondern die Seitentheile des Embryos tangential getroffen hatten. Ich habe Schnitte von entsprechenden Entwicklungsstadien von *Polymnia* und finde dieselben im Allgemeinen den Schnittbildern SALENSKY's von *Aricia* so sehr ähnlich, dass ich nicht umhin kann, daraus auf einen fast identischen Verlauf auch der jüngeren Entwicklungsvorgänge bei beiden Arten zu schließen. *Polymnia* aber besitzt ein Paar typischer Urmesoblasten. Endlich ersehe ich die Behauptung SALENSKY's, dass bei *Nereis*, *Pileolaria* und *Aricia* die beiden Mesodermstreifen hinten mit einander zusammenhängen, und dass sie fast in der ganzen Länge der Rumpffregion auf einmal auftreten

sollen, im höchsten Grade verdächtig. Besonders das Letztere widerspricht allzusehr dem für die Ringelwürmer ganz allgemein charakteristischen Entwicklungsmodus des Rumpfes. Und so möchte ich sagen: SALENSKY hatte in allen denjenigen Fällen, wo er eine directe Abspaltung der Mesodermstreifen vom Ectoderm beschreibt, deren erste Anlagen entweder gar nicht gesehen oder nicht als solche erkannt.

Zu Gunsten einer ectodermalen Herkunft des Mesoderms überhaupt und im Speciellen der Mesodermstreifen hat sich BERGH verschiedentlich ausgesprochen. Die Beobachtungen WHITMAN's und seine eigenen über die Entwicklung der Hirudineen mit denjenigen KLEINENBERG's und SALENSKY's vergleichend, folgerte BERGH, dass bei den Ringelwürmern nicht Mesoderm und Entoderm zusammengehören, wie es die HERTWIG'sche Theorie fordere, sondern Mesoderm und Ectoderm einen Gegensatz zum Entoderm bilden. Dabei wies er vor Allem auf die Kopf- und Rumpfkeme der Blutegelembryonen hin. Nachdem er sich selbst von der Richtigkeit der Angaben WHITMAN's (1878) über die Furchungsvorgänge im Ei von *Clepsine* überzeugt hatte, stellte BERGH den Satz auf, dass alle teloblastischen Zellreihen, sowohl die äußeren als auch die inneren, aus welchen sich die Rumpfkeme der Hirudineen zusammensetzen, morphologisch ein einheitliches Gebilde vorstellen, und führte dafür unter Anderem den Beweisgrund an, dass alle zehn Teloblasten von der vierten resp. hinteren Makromere ihren Ursprung nehmen (1885 A, B, C, 1886 A).

Als nun die ausführliche Arbeit KLEINENBERG's (1886) erschien, wo er den unmittelbaren Zusammenhang der Mesodermstreifen mit dem Ectoderm am hinteren Rumpfe der Larve von *Lopadorhynchus*, den Phyllodociden und Aleiopiden constatirte und die Bauchplatten als gemeinsame Anlagen der bleibenden Mesodermgebilde und des Rumpfabschnittes des Annelidennervensystems bezeichnete, schloss sich BERGH (1886 B) dieser Ansicht, welche die seinige durchaus bestätigte, vollkommen an. Auf Grund dessen, dass bei Vertretern ein und derselben Thiergruppe gleiche Gebilde nicht verschiedener Herkunft sein könnten, schloss BERGH weiter: »Die Mesodermzellen sind frühzeitige Differenzirungen des Ectoderms und stellen partielle oder totale Anlagen der Muskelplatten und der von diesen abstammenden Gebilde dar.« Denselben Gedanken führte er dann auch in seinen späteren Arbeiten (1890 A, C; 1891), wo er zugleich eine sorgfältige Zusammenstellung und kritische Beleuchtung der einschlägigen Litteraturangaben lieferte, durch.

Auch WHITMAN (1887), nachdem er seine Untersuchungen an *Clepsine* durch erneute Beobachtungen vervollständigt hatte, und WILSON (1887, 1889), welcher die äußeren Teloblastreihen bei *Lumbricus* entdeckte, schlossen sich der Meinung an, dass alle Teloblasten, die beiden Urmesoblasten nicht ausgenommen, »a common ectodermie basis« hätten, wie sich der Erstere von ihnen ausdrückte.

Eben so suchte VEJDOVSKY (1890) zu beweisen, dass die Endzellen der Mesodermstreifen als Derivate des äußeren Keimblattes aufgefasst werden müssten, da sie bei *Rhynchelmis* mit den ectodermalen »Mesomeren« von ein und derselben Makromere erzeugt würden. Über die Bedeutung dieser »Mesomeren«, aus denen allem Anscheine nach die äußeren Teloblasten hervorgehen, war jedoch VEJDOVSKY im Irrthum, indem er glaubte, dass sie zur Bildung gewöhnlicher Ectodermelemente aufgebraucht würden. Bei *Lumbricus* beobachtete er sodann die Herkunft der Urmesoblasten aus einer medianen Zelle, die im Gastrulastadium am Urmundrande lag, und sprach die Vermuthung aus, dass diese unpaare Zelle durch Größenzunahme aus einer einfachen Ectodermzelle entstanden sei. Hier stellte VEJDOVSKY das Vorhandensein der von WILSON beschriebenen, äußeren Teloblasten in Abrede, wie vordem ähnlich auch BERGH (1888) bezüglich der Richtigkeit dieser Beobachtung seine Zweifel ausgesprochen hatte; doch mussten sich nachträglich beide Autoren (BERGH 1890 C, VEJDOVSKY 1892) davon überzeugen, dass WILSON vollkommen Recht hatte.

Den gemeinsamen Ursprung der ectodermalen und mesodermalen Somatoblasten aus einer und derselben Makromere constatirten bei verschiedenen Arten von *Nereis* fast gleichzeitig und unabhängig von einander WILSON (1890) und v. WISTINGHAUSEN (1891). Beide Forscher stellten es klar, dass bei den genannten Arten auf sehr junger Entwicklungsstufe ein Paar echter Urmesoblasten auftreten, die zum Ectoderm in sehr enger Beziehung stehen, und dass diese Zellen nachher in die Tiefe rücken, sich theilen und auf diese Weise zwei Gruppen kleinerer Elemente an den Hinterenden der Mesodermstreifen liefern. Dabei werden hier vorübergehend zwei Paar größerer Endzellen producirt, die, median zusammenstoßend, eine continuirliche Querreihe herstellen. Diese Anordnung derselben wäre es wahrscheinlich gewesen, welche SALENSKY zur Behauptung Veranlassung gegeben hätten, dass bei *Nereis* die Mesodermstreifen hinten zusammenhängen. Alle diese Befunde hat später WILSON (1892) noch ausführlicher dargestellt.

In seiner vorläufigen Mittheilung (1890) vertrat WILSON auch noch die Ansicht, dass die Urmesoblasten aus dem Ectoderm entstehen. Allein schon hier führte WILSON den Nachweis, dass die Beziehungen der Mesodermstreifen zu den Bauchplatten, speciell zu den Anlagen des Bauchmarks keineswegs so intim seien, dass sie zusammen als einheitliche Gebilde aufgefasst werden dürften, wie das KLEINENBERG und BERGH behaupteten. Er führte dabei auch meine Beobachtungen an *Lopadorhynchus* (1890 A) an, dass nämlich das secundäre Mesoderm, also die »Muskelplatten« KLEINENBERG's, und das Bauchmark aus vollkommen selbständigen, wenn gleich sehr dicht an einander liegenden und am hinteren Ende der Bauchplatten im Ectoderm eingebetteten Anlagen entstehen. Und einen weiteren Beweis für die Selbständigkeit dieser zweierlei Anlagen erblickte WILSON mit Recht in dem Umstande, dass bei der Larve von *Nereis* die Ebenen, in denen sich die Mesodermstreifen und das in Bildung begriffene Bauchmark befinden, sich anfangs im rechten Winkel schneiden und erst nachträglich parallel zu einander zu liegen kommen. Diese eigenthümliche Erscheinung erklärte er dann durch die Annahme, dass »the mesoblast axis and the neural axis do not shift at the same time« (1892).

In Hinblick auf die oben erwähnten Befunde bei *Nereis* kam WILSON (1890) zum Schluss, dass bei denjenigen Annelidenlarven, bei welchen bisher noch keine Urmesoblasten entdeckt wären, wie z. B. bei *Lopadorhynchus*, beim amerikanischen *Polygordius* etc., solche in jüngeren Entwicklungsstadien wahrscheinlich dennoch vorhanden seien.

Einen ähnlichen Abschluss der hinteren Mesodermstreifenenden durch ein Paar in das Ectodermepithel des Larveninteguments eingesenkter Zellgruppen hat HÄCKER (1895) bei *Polynoë* beschrieben.

Ich selbst fand solche Beziehungen der Mesodermstreifen zum Ectoderm der Trochophora außer bei *Lopadorhynchus* noch bei der großen Phyllodocidenlarve. Bei *Polynoë* dagegen und bei der kleineren Eunicidenlarve war bloß in älteren Stadien die Abgrenzung der terminalen Zellgruppen der Mesodermstreifen vom Integument undeutlich, während ich hier auf jüngeren Entwicklungsstufen zum Theil in das Ectoderm eingesenkte Urmesoblasten erkennen konnte, obgleich dieselben nicht immer ganz klar hervortraten. Ein Paar recht großer Urmesoblasten sah ich bei der großen Eunicidenlarve, bei *Polymnia*, *Psugmobranchus* und *Polygordius*. Und in Bezug auf *Lopadorhynchus*, sowie die übrigen Phyllodociden will ich mich gern

der Meinung WILSON's ausschließen, dass auch bei diesen Arten die charakteristischen Polzellen der Mesodermstreifen wahrscheinlich vorkommen, jedoch in jüngeren Stadien, als diejenigen waren, welche KLEINENBERG und mir zu Gebote standen. Hier rücken die Urmesoblasten vermuthlich nicht in die Tiefe, sondern bleiben an der Oberfläche, vermehren sich da in situ durch Theilung und bilden offenbar so jene beiden Zellgruppen, die in eine Ebene mit den benachbarten Ectodermelementen zu liegen kommen und das secundäre Mesoderm produciren.

Der Vollständigkeit wegen sei an dieser Stelle erwähnt, dass SEMPER (1876) bei proliferirenden Naideen die Bildung der neu entstehenden Mesodermplatten aus dem Ectoderm beobachtet hatte, während EMERY (1886) und RANDOLPH (1891) behaupteten, dass bei der Regeneration die Wiederherstellung der betreffenden Theile von den bei der Verletzung intact gebliebenen, alten Mesodermgebilden ausgehen müsse. Dagegen haben die neueren Untersuchungen von HÄPKE (1896, 1897) und MICHEL (1896 A, B) die SEMPER'schen Beobachtungen in der Hinsicht bestätigt, dass bei der Regeneration am Amputationsrande aus dem Ectoderm ein indifferentes Narbengewebe entstehe, welches alle Neubildungen und unter ihnen auch die den embryonalen Mesodermstreifen entsprechenden Gewebsplatten liefere.

In meiner Abhandlung über den Ursprung der Anneliden (1890 A) hatte ich auf Grund allgemeinerer Betrachtungen die Idee KLEINENBERG's (1886), dass die Urgeschlechtszellen bei den Vorfahren der Cölenteraten bereits vor der Sonderung von Ecto- und Entoderm differenzirt gewesen sein müssen, auf das secundäre Mesoderm angewandt und die Meinung ausgesprochen, dass die Anlagen des letzteren eigentlich keinem von den beiden primären Keimblättern wirklich angehörten, sondern nur eine Zeit lang am Anfang der ontogenetischen Entwicklung der Metazoen zwischen die Elemente des einen oder des anderen Blattes eingeschaltet seien. Und daher wäre »wenigstens für das cölomatisehe Mesoderm der Streit, ob es vom Ectoderm oder Entoderm herrührt, ganz und gar überflüssig«.

Zu einem ähnlichen Resultate gelangte auch WILSON (1892). Indem er die Gastrula von *Nereis* bloß der Convenienz halber als aus einem inneren und äußeren Keimblatte bestehend darstellt, sagt WILSON Folgendes über den Ursprung des Mesoderms: »The origin of the mesoblast in *Nereis* is ectoblastic (because it forms a part of

the »outer layer«), or entoblastic (because it arises from one of the four entomeres), or neither (because it forms the lip of the »blastopore«, according to the reader's preference.«

In der angeführten Arbeit theilt uns WILSON ferner mit, dass die Urmesoblasten in ganz ähnlicher Weise wie bei *Nereis* auch bei *Polymnia nebulosa*, *Spio fuliginosus* und *Aricia foetida* entstehen, also bei den nämlichen Arten, welche SALENSKY untersucht hat, und dasselbe giebt MEAD (1894) für *Amphitrite* an. Die Bildung der Urmesoblasten fand WILSON bei *Hydroides* so, wie dieselbe HATSCHEK (1885 B) für *Eupomatus* beschrieben hatte. Da aber hier alle bei der Eifurehung entstehenden Blastomeren fast von gleicher Größe sind, so erwies es sich als unmöglich, die Herkunft der Urmesoblasten genau festzustellen.

Die Angaben WILSON's über *Polymnia* kann ich fast vollkommen auf Grund eigener Zeichnungen, die ich schon vor langer Zeit angefertigt hatte, bestätigen.

Endlich finden wir noch in der Arbeit von SCHIMKEWITSCH (1894) über *Dinophilus* ganz deutliche Hinweise darauf, dass auch hier die Endzellen der Mesodermstreifen wahrscheinlich gemeinsam mit den ectodermalen Somatoblasten aus ein und derselben Makromere hervorgehen.

Aus der vorhergehenden Zusammenstellung der betreffenden Litteraturangaben ist ersichtlich, dass die sogenannten Urmesoblasten, welche die Mesodermstreifen produciren, für die Annelidenentwicklung charakteristisch sind. Dabei muss man zugeben, dass in allen denjenigen Fällen, wo die bezeichneten Zellen nicht aufgefunden sind, die Entwicklung des secundären Mesoderms nicht bis zu ihren ersten Anfängen zurück verfolgt worden ist, und wir somit nicht das Recht haben, die Polzellen desselben dort gänzlich in Abrede zu stellen.

Ferner haben wir gesehen, dass die Urmesoblasten, wo überhaupt ihr erstes Auftreten beobachtet wurde, von der vierten oder hinteren Makromere ihren Ursprung nehmen, und zwar zunächst in Form einer unpaaren Zelle, welche sich in zwei symmetrische Hälften theilt. So lange man nun die Makromeren durchweg als Entoderm betrachtete, hatte die Lehre von dem entodermalen Ursprunge des secundären Mesoderms der Anneliden ihre Berechtigung. Nachdem aber festgestellt worden war, dass dieselbe Makromere außerdem auch noch Ectodermelemente liefert und in gewissen Fällen, wie z. B. bei den Blutegeln, nach Abgabe der Urmesoblasten ganz in

der Bildung ectodermaler Teloblasten aufgeht, ohne auch nur eine einzige Entodermzelle zu produciren, musste diese Lehre aufgegeben werden.

Darauf wurde die Ansicht vorherrschend, dass die Urmesoblasten der Anneliden Producte des äußeren Keimblattes seien, und die älteste Auffassung, dass nämlich das bleibende Nervensystem und die Mesodermgebilde des Rumpfes der Ringelwürmer zusammen aus einem bilateral symmetrischen Keimstreifen hervorgehen, trat wieder in ihre Rechte. Die Wiederherstellung dieser Lehre, die mit der bekannten Neuromuskelftheorie KLEINENBERG's im besten Einklange zu stehen schien, wurde vor Allem durch diejenigen Forscher angebahnt, welche die Bildung des secundären Mesoderms auf dem Wege der Delamination aus ectodermalen Bauchplatten bei gewissen Annelidenlarven beschrieben.

Die Nachuntersuchung ergab nun aber, dass diese Angaben auf unzulängliche Beobachtungen begründet waren, und dass die Mesodermstreifen und das Bauchmark, aus selbständigen Anlagen sich entwickelnd, bei ihrem Entstehen durchaus nicht zusammen eine Art von Neuromuskelanlagen vorstellen, wie das einige Autoren behaupteten. In Kraft blieb demnach bloß die Thatsache, dass die Teloblasten beider Gebilde bloß einen gemeinsamen Ursprung aus ein und derselben Urzelle und somit aus derselben Makromere haben. Allein dieser Vorgang gehört bereits in das Gebiet der ersten Erscheinungen der Eifurchung, die in ihrer morphologischen Bedeutung noch lange nicht so weit aufgeklärt sind, als dass sie mit Aussicht auf Erfolg bei allgemeineren, phylogenetischen Betrachtungen angewandt werden könnten.

Sind wir nun aber wenigstens zur Behauptung berechtigt, dass die Urmesoblasten der Ringelwürmer wirklich Derivate des Ectoderms seien? Ich denke nicht. Der Umstand, dass die erwähnte gemeinsame Urzelle außer dem secundären Mesoderm auch die äußeren, d. h. ectodermalen Teloblasten liefert, ist an und für sich noch nicht hinreichend, um dieselbe als dem äußeren Keimblatte angehörig zu betrachten. Meiner Meinung nach ist das bloß eine Furchungszelle und weiter nichts. Was für eine Bedeutung jedoch demjenigen Theile derselben zukomme, welcher nach Absonderung der äußeren Teloblasten, sowie noch einiger anderen Ectodermzellen übrig bleibt und die Urmesoblasten liefert, darüber lässt sich streiten. Derselben Ansicht ist WILSON (1892) und, wie es scheint, jetzt auch BERGH (1895).

Indem ich hier die bereits früher (1890 A) dargelegten, weit allgemeineren theoretischen Betrachtungen mit berücksichtige, komme ich zu folgendem Schlusse. Die Teloblasten der Mesodermstreifen, also des secundären Mesoderms oder Cölothels der Anneliden, nehmen ihren Ursprung nicht von den primären Keimblättern, sondern unmittelbar von den Blastomeren. Dazu wäre noch hinzuzufügen, dass dieselben bei diesen Thieren eine deutlich ausgesprochene Neigung, sich den Derivaten des Ectoderms möglichst eng anzuschließen, beurkunden.

Und der Vergleich der ontogenetischen Entstehung der verschiedenen Bestandtheile des sogenannten Mesoderms lehrt uns weiter, dass es kein einheitliches mittleres Keimblatt giebt. Nach der Ursprungsweise und den Producten der weiteren Differenzirung sind in der Entwicklung der Anneliden zwei genetisch verschiedene Kategorien von Mesodermgebilden zu unterscheiden, nämlich das collective, embryonale Mesenchym und das Cölothel.

#### Die Leibeshöhlenfrage.

Indem wir die Lehre von der Einheit des sogenannten mittleren Keimblattes zurückweisen und durch Annahme der zwei bezeichneten Kategorien von embryonalen Geweben, eines mit dem Charakter des Mesenchyms und eines epithelialen, ersetzen, entscheiden wir zugleich auch die Frage, ob in der Ontogenese der Anneliden zwei principiell verschiedene Leibeshöhlen, nämlich eine primäre und eine secundäre, auftreten, im positiven Sinne.

#### Die primäre Leibeshöhle.

Der Begriff der primären Leibeshöhle wurde bekanntlich zuerst von CLAUS (1874) aufgestellt. Wir verstehen darunter den Hohlraum, welcher zwischen Ecto- und Entoderm auftritt; er ist mit der Furchungshöhle oder dem Blastocöl identisch. Dabei ist es vollkommen unwesentlich, dass in einigen Fällen diese Höhle in Folge der dichten Aneinanderlagerung der beiden primären Keimblätter zeitweilig ganz verschwindet. Indem die letzteren nachher wieder aus einander weichen, bleiben die Wandungen des Hohlraums eben dieselben, und folglich hat auch die Höhle selbst die gleiche morphologische Bedeutung wie vorher.

Bei der endgültigen Ausbildung des Annelidenkörpers wird nun die primäre Leibeshöhle von den verschiedenen Mesodermgebilden fast vollständig ausgefüllt und bleibt dann nur noch in Gestalt relativ unbedeutender, lacunärer Bluträume oder Canäle übrig, die anfangs keine eigenen Wandungen haben. Zuerst hat BÜTSCHLI (1883) auf diesen genetischen Zusammenhang zwischen der primären Leibeshöhle, also dem directen Abkömmlinge des Blastocöls, und denjenigen Hohlräumen hingewiesen, in welchen die Blutflüssigkeit circulirt. Das Blutgefäßsystem oder Lacunoma, nach der Terminologie HAECKEL'S (1896), erhält seine eigenen Wandungen, wo solche vorhanden sind, vom Mesenchym, dessen Elemente sich secundär epithelartig zusammenfügen; wo hingegen das primäre Mesoderm eine Reduction erfährt, dort erhält es dieselben von Seiten des Cöloms oder theilweise sogar von Seiten des Darmes. Allerdings wird gelegentlich, wie z. B. bei den Hirudineen, zwischen den beiden primären Keimblättern und dem Cöllothel eine gallertige, von Mesenchymelementen durchsetzte Substanz ausgeschieden, in der sich durch locale Verflüssigung die Hohlräume der Gefäße bilden. Jedoch hat es vom morphologischen Gesichtspunkte aus gewiss keine große Bedeutung, ob diese von den benachbarten Epithelien erzeugte Füllsubstanz von etwas dichter oder mehr flüssiger Beschaffenheit ist. In anderen Fällen entsteht das Gefäßlumen durch nachträgliches Auseinanderweichen von Cöllothellamellen, die eine gewisse Zeit lang fest an einander gelegt waren. Endlich ist auch noch die Bildung von Gefäßen aus soliden Anlagen beschrieben worden. Allein, wie schon oben aus einander gesetzt wurde, ist hier wahrscheinlich die Lichtung der sich bildenden Gefäße durch junge Blutzellen verstopft, die gleichzeitig und gemeinsam mit den Gefäßwandungen entstehen. Derartige Processe erscheinen mir daher einfach als unwesentliche Modifikationen des ursprünglichen Bildungsmodus der Hohlräume des Gefäßsystems direct aus der primären Leibeshöhle.

#### Die secundäre Leibeshöhle oder das Cölom.

Eine ganz andere morphologische Bedeutung kommt der definitiven oder secundären Leibeshöhle der Anneliden zu. Sie entsteht als eine Neubildung in den soliden Somiten des secundären Mesoderms und besitzt ihre besonderen, mesoepithelialen Wände. Diese Auffassung theilen die meisten Zoologen der Gegenwart, und gegen dieselbe haben sich nur diejenigen Autoren ausgesprochen, die

überhaupt einen principiellen Gegensatz zwischen Mesenchym und Mesoepithel nicht anerkennen wollten. Das waren hauptsächlich GOETTE, KLEINENBERG, BERGH, ROULE und WILSON.

GOETTE (1884) hatte seine Ansichten mehr auf schematische Constructionen als auf thatsächliche, embryologische Befunde begründet, und eben so ROULE (1889 etc.), welcher um jeden Preis die Verwandtschaft der Ringelwürmer mit den Mollusken und damit zugleich die Zugehörigkeit dieser beiden Thiergruppen zu seinen »Trochozoaires« beweisen wollte. ROULE scheint eben gar nicht geahnt zu haben, dass er dabei in durchaus überflüssiger Weise gegen die HERTWIG'schen Begriffe von Mesenchym und Mesoblast zu Felde zog und ganz unnütz das Perikard der Mollusken zu einem einfachen Lacunenraume zu degradiren bestrebt war, da er auch ohne derartige Gewaltthaten sich seinem Ziele hätte nähern können, allerdings jedoch nur unter der Bedingung etwas gediegenerer Kenntnisse in der Morphologie der von ihm verglichenen Thiere.

KLEINENBERG (1886) stellte den principiellen Unterschied zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle in Abrede auf Grund seiner Beobachtung, dass sich bei einigen Anneliden keine typische Delamination in den Mesodermisomiten vollziehe, indem die Splanchnopleura durch Zusammentreten von Zellen entstehe, die sich einzeln von den »Muskelpplatten« ablösen. Seiner Auffassung schloss sich nachher auch BERGH (1886 B) an. Doch haben wir im Obigen gesehen, dass sich die betreffenden Beobachtungen KLEINENBERG's nicht bestätigten.

Zu einer ähnlichen Ansicht gelangte ferner WILSON (1889). Der Grund, warum er den Gegensatz zwischen Mesenchym und Mesoepithel nicht anerkannte, lag für ihn unter Anderem darin, dass, wie er vorgab, auch bei *Lumbricus* die definitive, epitheliale Auskleidung der Kopfhöhle sich aus Elementen des »migratory mesoblast« zusammensetze, während dasselbe Gebilde in den Rumpfsegmenten durch Delamination der Somite zu Stande käme. Hiermit berührt er aber die Frage nach der morphologischen Bedeutung der bleibenden Kopfhöhle der Anneliden, in Bezug auf welche die Meinungen der Autoren auch wieder recht verschieden sind. Dieselbe verdient besonders besprochen zu werden.

### Die definitive Kopfhöhle.

Die angeführte Anschauung WILSON's über das Entstehen der mesodermalen Auskleidung der Kopfhöhle stammt eigentlich von den

ersten Beobachtungen HATSCHEK's über die Entwicklung der Anneliden (1878, 1880) her. Letzterer hatte nun die Bildung des Peritoneums in der Kopfregion nicht direct gesehen, sondern vielmehr nur auf Grund von Vermuthungen behauptet, dass die Splanchnopleura vom Rumpfabschnitte aus nach vorn vorwachse, und ihre Fortsetzung den Vorderdarm umhülle, während Wanderzellen, die sich von den Vorderenden der Mesodermstreifen oder vom vordersten Paare der Rumpfsomite ablösen, sich innen an das Integument des Kopfes anlehnen und hier dessen Somatopleura herstellen sollen. Weniger bestimmt lauten die späteren Angaben HATSCHEK's (1885) über diesen Punkt. Auf das Fehlen der Darmmesenterien in der Kopfhöhle hinweisend, suchten beide Autoren die Ansicht aufrecht zu erhalten, dass diese Höhle von vorn herein unpaar sein müsste. Zu solch einem Schlusse war jedoch jeder theoretisch auf einem anderen Wege gelangt.

Nach der Theorie HATSCHEK's, dass die Ringelwürmer von einem den heutigen Rotatorien nahe verwandten Trochozoon abstammen sollen, entspricht der Annelidenkopf fast dem ganzen Räderthierkörper, während der segmentirte Rumpf als eine Neubildung aufgefasst wird. In Folge dessen erschienen HATSCHEK die Höhle des Kopfes und die Höhlen des Rumpfes, die erstere als eine primäre, die letzteren als secundäre, schon a priori als durchaus verschiedene, morphologische Gebilde. Zugleich musste er sich denn auch die Kopfhöhle, ähnlich dem Hohlräume zwischen Integument und Darmcanal bei Rotatorien, natürlich als einheitliche, nicht in zwei symmetrische Hälften getheilte Höhle vorstellen.

WILSON (1889) dagegen, als Anhänger der Theorie SEDGWICK's (1884), wonach die segmentirten Bilaterien von Thieren mit radiärem Körperbau abzuleiten wären, suchte bei den Embryonen der Anneliden nach der vorderen, medianen Kammer des cölenterischen Apparates der Actinien und verglich mit derselben die cölomatische Kopfhöhle der Ringelwürmer, die seiner Meinung nach unpaar sein und nur je einer der in jedem Körpersegmente paarweise auftretenden Rumpfhöhlen entsprechen sollte.

Allein die Ansicht von HATSCHEK und WILSON über den Bildungsmodus der definitiven Kopfhöhle der Anneliden wurde durch die Untersuchungen anderer Forscher nicht bestätigt. Und dasselbe muss von den Beobachtungen SALENSKY's gesagt werden, denen zufolge diese Höhle in einem besonderen, bald paaren, bald unpaaren Kopfmesoderm entstehen sollte. Was nun diese Auffassung betrifft,

so haben wir dieselbe schon bei der Besprechung der Litteraturangaben über die Bildung des primären Mesoderms der Ringelwürmer recensirt. Aus allen übrigen Untersuchungen geht nun hervor, dass bei den Anneliden kein besonderes, cölomatisches Kopfmesoderm existirt.

Bei den Oligochäten ist das vollkommen klar. Schon KOWALEVSKY (1871) constatirte, dass bei *Rhynchelmis (Euaxes)* die Mesodermstreifen so lange nach vorn vorwachsen, bis sie in der Kopfregion median zusammenstoßen, und gab außerdem an, dass sich hier zwischen ihren Vorderenden das Stomodäum einstülpe. Indem er es offenbar für überflüssig hielt, noch besonders darauf zurückzukommen, dass der Process der Cölobildung im Kopfe kein anderer sei als im Rumpfe, theilte uns KOWALEVSKY einfach mit, dass die Delamination in den paaren Somiten am vorderen Körperende beginne. Ganz ähnliche Angaben finden wir ferner bei KLEINENBERG (1878), BUCZINSKY (1881) und VEJDOVSKY (1888—92). Unter ihnen nahm KLEINENBERG nur in so fern eine Sonderstellung ein, als er glaubte, dass das Mesoderm noch einen Zuschuss von Zellen in situ vom äußeren Keimblatte her erhalte.

Besondere Beachtung verdient dabei folgender Umstand. Wenn wir die Abbildungen in den bezeichneten Arbeiten genauer betrachten und die betreffenden Stellen des Textes zusammenstellen, so können wir uns davon überzeugen, erstens, dass die definitive Kopfhöhle im Moment ihres Entstehens paar ist, und zweitens, dass diese beiden Delaminationsspalten anfangs nur auf dem Niveau des Mundes oder sogar hinter demselben auftreten, von wo aus dieselben sich erst nachträglich in die präorale Region hinein ausdehnen. Daraus schließe ich, dass bei Oligochäten die secundäre Leibeshöhle des Kopfes eine Fortsetzung der beiden Cölohmöhlen des vordersten Rumpfsomitpaares ist, dessen endgültige Ausbildung hier im Allgemeinen viel früher vor sich geht als bei den Polychäten.

Zwar sagte KLEINENBERG: »la scissione del mesoderma appare anzitutto nella nota cefalica, che cioè il zonite cefalico è il primogenito«. Allein an einer anderen Stelle hob er SEMPER gegenüber besonders hervor »che nel *Lumbricus trapezoides* non si trova mai un accenno speciale per l'anello preorale, ma che il cercone cefalico... deriva semplicemente dalla riunione delle note germinative sul dorso.« Ferner theilte er uns mit, dass das vorderste Paar von Delaminationsspalten in den seitlichen, d. h. hinteren Ausläufern der vorderen, hufeisenförmigen Mesodermmasse auftrete. Endlich sehen wir noch

auf Fig. 21a und b, welche Horizontalschnitte eines Regenwurm-embryos vorstellen, dass diese Spalträume (*cc*) nach vorn hin nicht über das Niveau der centralen Lichtung des querdurchschnittenen Vorderdarmes hinausreichen.

Auch BUCZINSKY behauptete, dass die Kopfhöhle des Embryos von *Lumbricus terrestris* von der Leibeshöhle des ganzen übrigen Körperabschnittes nicht wesentlich verschieden sei. Und dieselbe Ansicht vertrat VEJDOVSKY in Bezug auf die beiden Kopfsomite, die sich bei *Rhynchelmis* und den Lumbriciden von den verdickten Vorderenden der Mesodermstreifen abgliedern sollen. Die Angaben WILSON'S über die Unpaarheit der definitiven Kopfhöhle bei den Lumbriciden zurückweisend, sagte VEJDOVSKY ausdrücklich, dass das erste Paar Mesodermsonite bei seinem Entstehen hinter der Mundöffnung gelegen sei und nur allmählich dieselbe umwachse.

Bei den Hirudineen ist die Entwicklung des Kopfesöloms noch nicht durch directe Beobachtung aufgeklärt, so dass wir noch keine positive Kenntnis davon haben, was für eine Rolle den aus den sogenannten Kopfkeimen hervorgehenden Mesodermgebilden dabei zukommt. Oben habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass dieselben zur Bildung der zahlreichen primären Muskelzüge der Kopfregion und zum Theil der Schlundmuskulatur aufgebraucht werden dürften. Dieser außerordentliche Reichthum an Muskeln, die sich im Blutegelkopfe in den verschiedensten Richtungen kreuzen, bildet eben, wie mir scheint, die Hauptschwierigkeit, die sich dem Versuche, das endgültige Schicksal der vorderen Wände des ersten Cölomsackpaares genau zu verfolgen, entgegenstellt. Die directe Beobachtung, wie die bezeichneten Peritoneallamellen sich im Kopfabschnitte durch das dichte Gewirr von Muskelzügen, dieselben einhüllend, durchwinden, wird natürlich kaum möglich sein. Dennoch glaube ich, dass ein soleher Vorgang hier stattfinden muss, und schließe das aus der unstreitbaren Ähnlichkeit, welche ganz allgemein in der Ontogenese der Hirudineen und Oligoehäten zu Tage tritt.

Was die übrigen Anneliden anbelangt, so habe ich bereits erwähnt, dass FRAIPONT (1887) sich auf richtigem Wege zur Lösung der Frage nach dem Ursprung der definitiven Kopfhöhle von *Polygordius* befand, wo er den Anfang des Vorwachsens des vorderen Somitpaares in die präorale Körperregion beobachtet hatte. Da es ihm jedoch nicht gelungen war, die *Polygordius*-Larven bis zur Vollendung der Metamorphose am Leben zu erhalten, so blieb ihm die eigentliche Bedeutung dieses Vorganges verschlossen.

In meiner Studie über die Körperform der Serpuliden und Hermelliden (1888) hatte ich behauptet, dass bei *Psygmorebranchus* das erste Paar Cölomsäcke, indem es sich nach vorn zu ausdehne, das Peritonealepithel für die Basaltheile der Kopfkienem abgeben müsse. Darauf gab ich (1890 A) dieser Ansicht eine allgemeinere Fassung, indem ich folgenden Satz aufstellte: »bei den Anneliden besitzt der Kopfplatten keine eigenen Mesodermsegmente, sondern erhält seine peritoneale Auskleidung durch Ausdehnung der Wandungen des ersten postoralen, also Rumpfsomitpaares nach vorn, wodurch die primäre Kopfhöhle vollständig verdrängt wird«.

In der vorliegenden Arbeit habe ich nun die einschlägige Beobachtung an *Psygmorebranchus* und *Polygordius* ausführlich beschrieben. Ferner will ich hier auf die Aussage HÄCKER's (1895) hinweisen, dass er ebenfalls geneigt war, bei *Polynoë* die Bildung der secundären Leibeshöhle des Kopfes »durch Spaltung und Auseinanderlegung des Mesodermstreifens in seine zwei Blätter« zu erklären. Außerdem habe ich aber auch selbst bei *Polynoë*, sowie bei den Euniceidenlarven, das Vorwachsen der sich erweiternden Peritonealsäcke des ersten Rumpfsegments in den präoralen Abschnitt beobachtet, obgleich ich diesen Process hier nicht ganz bis zu Ende, d. h. nicht bis zum Momente, wo die Vorderwände der besagten Säcke an das Gehirn anstoßen, verfolgt habe. Bei den Larven von *Phyllochaetopterus*, deren weit geöffneter Mundtrichter stark gegen das vordere Körperende hin verschoben ist, fand ich die Cölomhöhlen des ersten Mesodermsomitpaares im Vergleich zu allen folgenden außerordentlich vergrößert, was offenbar auf denselben Vorgang hinweist. Endlich habe ich auch bei *Lopadorhynchus* und bei den übrigen Phyllocoeciden die soliden Somite des ersten Rumpfsegmentes nachweisen können, deren definitive Ausbildung aber nicht eingehender untersucht, da sich das in diesem Falle wegen der dichten Aneinanderlagerung von Ecto- und Entoderm als sehr schwierig erwies.

Zum Schlusse sei noch die für viele Polychäten und auch für *Polygordius* charakteristische Eigenthümlichkeit erwähnt, dass nämlich das vorderste Somitpaar, von welchem alle mesoepithelialen Gebilde des ersten Rumpfsegmentes und des Kopfes ihren Ursprung nehmen, lange Zeit in unentwickeltem Zustande verharret. Diese Erscheinung wird nun wahrscheinlich in der frühzeitigen Anpassung der Polychätenembryonen an eine freie, pelagische Lebens-

weise, also in der Umwandlung derselben in die sog. Trochophoralarve mit der geräumigen Kopfblase ihre Ursache haben. Da das letztere Gebilde jedenfalls die Bedeutung einer hydrostatischen Einrichtung hat, welche den Larven das Schwimmen bis zum Ablauf der Metamorphose erleichtern soll, so ist es vollkommen verständlich, dass sich in demselben die primären oder larvalen Organe so lange wie möglich erhalten, die definitiven dagegen in ihrer Entwicklung zurückbleiben, um den ersteren in ihrer Thätigkeit nicht hinderlich zu werden.

### **Die phylogenetische Bedeutung der heterogenen Mesoderm-componenten.**

Die Bildungsweise und weitere Differenzirung des Mesenchyms und des Cölothels in der Ontogenie der Anneliden giebt uns einige Anhaltspunkte zur Beurtheilung, was für eine Bedeutung diese embryonalen Gewebe in der Phylogenie gehabt haben könnten.

Wie ich schon in der Einleitung angedeutet habe, können wir nicht auf eine erfolgreiche Lösung von Fragen nach der phylogenetischen Bedeutung irgend welcher Organsysteme rechnen, ohne die Gesamtorganisation der betreffenden Thiere zu berücksichtigen. Zu diesem Zwecke müssen wir zuerst, wenn auch nur annähernd wenigstens, ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den nächst tiefer stehenden Thiergruppen feststellen und, so weit es unsere Kenntnisse erlauben, eine möglichst klare Vorstellung vom allgemeinen Verlaufe derjenigen progressiven Veränderungen zu gewinnen suchen, in Folge deren die Umwandlung der ursprünglicheren Formen zu Stande gekommen sein muss. Das Gesagte bezieht sich natürlich auch auf die uns beschäftigende Frage nach der Bedeutung der Bestandtheile des Annelidenmesoderms. Außerdem aber lässt sich diese Frage nicht für irgend eine bestimmte Thiergruppe gesondert lösen und kann eigentlich nur auf Grund von umfangreichen, vergleichend-embryologischen und morphologischen Betrachtungen ihrer Entscheidung näher gebracht werden.

Allen diesen Anforderungen kann ich an dieser Stelle natürlich nicht gerecht werden. Es bedürfte dazu einer eingehenden Durchsicht nicht nur aller Theorien über den Ursprung der Ringelwürmer und der ihnen nahestehenden Thiere, sondern auch fast der ganzen embryologischen Litteratur, was gewiss allzuweit über den Rahmen

der vorliegenden Arbeit hinausgehen würde. Und so will ich mich denn darauf beschränken, einige der von mir bereits früher ausgesprochenen Schlussfolgerungen, die zum Theil aus den hier dargestellten Thatsachen resultirten, etwas ausführlicher zu behandeln.

### Die Phylogenie des Mesenchyms.

In meinem Aufsätze über die Abstammung der Anneliden (1890 A) habe ich in allgemeinen Zügen meine Auffassung davon aus einander gesetzt, wie aus Thieren, die den heutigen Turbellarien und Nemerinen nahe standen, durch verschiedene, allmähliche Veränderungen in der Organisation die Ringelwürmer hervorgegangen sein könnten. Ich führte dort den Gedanken durch, dass das embryonale Mesenchym der Anneliden dem sog. Parenchym der bezeichneten Thiere entspreche, und gab eine Übersicht derjenigen Gebilde, welche, dem primären Mesoderm der ersteren angehörend, von den letzteren ererbt sein müssten.

Zum primären Mesenchym gehört vor Allem die ganze primäre Muskulatur nicht nur der Larven, sondern auch der vollkommen ausgebildeten Anneliden. Die Bildungsweise derselben aus besonderen Neuromuskelanlagen, wie wir sie bei verschiedenen Polychäten kennen gelernt haben, giebt uns nun zu folgenden theoretischen Betrachtungen Veranlassung.

Die Elemente der subdermalen Muskulatur sind ursprünglich wahrscheinlich ectodermale Zellen des Integuments gewesen, in welchen als Antwort auf verschiedene, von außen her einwirkende Reize allmählich eine gesteigerte Contractilität zur Ausbildung gelangte. Diese Grundeigenschaft des lebenden Protoplasmas wird sich dabei vorzugsweise im proximalen Theile der Zellen concentrirt haben, während deren distaler Abschnitt mehr percipirend, der mittlere Zelltheil aber leitend thätig gewesen sein muss. Hier wären also die Hauptcomponenten eines einfachen Reflexapparates in ein und derselben Zelle vereinigt gewesen, wie wir das bis zu einem gewissen Grade in der Epithelmuskelzelle der Haut der niederen Cölenteraten noch heute verwirklicht finden.

Nach der Neuromuskeltheorie KLEINENBERG'S (1872, 1886), die mir in dieser Beziehung als der beste Erklärungsversuch erscheint, soll die weitere Differenzirung nicht etwa dadurch eingetreten sein, dass bei der Theilung jener Elemente die anfangs in einer Zelle vereinigten Eigenschaften, nämlich die Fähigkeit, äußere

Reize zu percipiren und fortzuleiten, und die Contractilität, auf verschiedene, in organischer Verbindung mit einander bleibende Theilungsproducte vertheilt wurden, sondern vielmehr in Folge der überwiegenden Ausbildung je einer der genannten Functionen und des Zurücktretens der beiden übrigen in verschiedenen, benachbarten Elementen.

Ein ähnlicher Vorgang scheint sich nun auch thatsächlich bei der ontogenetischen Entwicklung der Sinnes-, Nerven- und Muskelzellen in den typischen Neuromuskelanlagen der Anneliden abzuspielen, wobei der für die Function nothwendige Contact zwischen den einzelnen Componenten des hier entstehenden Reflexapparates schon von vorn herein in der epithelialen Aneinanderlagerung der noch indifferenten Ectodermzellen der Anlage gegeben ist.

Solche Bildungsprozesse werden sich wahrscheinlich ursprünglich in der ganzen Ausdehnung des Integuments vollzogen haben, was zunächst eine diffuse Vertheilung von Sinneselementen innerhalb des einschichtigen Hautepithels und eben so von Nerven- und Muskelzellen dicht unter demselben zur Folge gehabt haben mag. Hieraus folgt jedoch noch nicht, wie das KLEINENBERG ganz richtig hervorhob, dass überhaupt alle Sinnes- oder Nervenzellen nothwendiger Weise im Zusammenhange mit Muskelzellen entstanden sein müssten. Indem sich dann weiter diese Elemente in bestimmter Weise gruppirt, bildeten sie localisirte Sinnesorgane, das periphere und centrale Nervensystem und die primäre Muskulatur. Um die verschiedenen Phasen dieses phylogenetischen Vorganges zu illustriren, ließe sich schon aus der Entwicklungsgeschichte von *Lopadorhynchus* eine Menge passender Beispiele anführen.

Wenden wir hier das KLEINENBERG'sche Princip der Substitution an, so wird es nicht schwer sich vorzustellen, wie die Production von primären Myoblasten, die anfänglich offenbar in situ erfolgte, sich bei den Anneliden nach und nach auf relativ wenige, ectodermale Bildungsherde beschränkte und in gewissen Fällen schließlich die Form einer teloblastischen Entwicklungsweise annahm.

Allein nicht nur das Ectoderm war ursprünglich befähigt, Muskelzellen zu erzeugen, sondern jedenfalls auch das Entoderm, wie wir das noch jetzt bei den Cölenteraten sehen. Auch hier werden zuerst die contractilen Elemente wahrscheinlich zusammen mit nervösen entstanden sein, worauf die Beobachtungen der Gebrüder HERTWIG (1879) hinweisen, die bei Actinien das Vorhandensein von Nervenzellen in der tiefen Schicht des Entoderms constatirten. Wie es

scheint, sind jedoch diese entodermalen, primären Muskelelemente, aus denen sich einst die primäre Darmmuskulatur zusammensetzte, bei den Ringelwürmern vollständig verschwunden, indem sie hier allem Anscheine nach durch contractile Elemente ectodermalen Ursprungs substituirt wurden.

Und endlich sehen wir, dass bei den Anneliden auch das Cölothel die Fähigkeit erhalten hat, gewisse Theile der Körpermuskulatur zu produciren, welche auch heute noch im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung die entsprechenden, primären Muskeln verdrängen, um an ihre Stelle zu treten. Dieser Process hat nun bei höheren Thieren, nämlich den Arthropoden und Vertebraten, noch eine weit umfangreichere Bedeutung erlangt.

Die Thatsache, dass in gewissen Fällen primäre Muskeln durch die secundäre Muskulatur substituirt werden, giebt uns einen Anhaltspunkt für die Erklärung, wie die Innervirung der letzteren überhaupt zu Stande gekommen sein mag. Indem die Secundärmuskeln vom Cölothel ihren Ursprung nehmen, erscheinen dieselben als Gebilde, welche dem Ectoderm, aus dem die primären Muskeln nebst ihren Nerven gemeinsam hervorgehen, genetisch jedenfalls fremd gegenüberstehen. Da sich aber die cöломatische Muskulatur gewissen Primärmuskeln dicht anschmiegte, so kam sie dadurch zugleich in enge Berührung mit den betreffenden, motorischen Nervenendigungen, und als nun diese Primärmuskeln rückgebildet wurden, mögen deren Nerven eben zur ausschließlichen Versorgung der entsprechenden, secundären Muskeln übrig geblieben sein. Eine solche Erklärung scheint mir wenigstens in Hinblick auf die herrschende Lehre von den Neuronen und deren Beziehungen zum Muskelgewebe vollkommen zulässig<sup>1</sup>.

Weiter gehören zum primären Mesoderm gewisse Stütz- und Bindegewebe, die bei den Ringelwürmern im Allgemeinen überhaupt nur eine geringe Ausbildung erlangen. Sie kommen hier in zwei Arten vor und erscheinen entweder in der Form einer spärlichen, homogenen Grundsubstanz, die von verzweigten oder spindelförmigen Elementen durchsetzt ist, oder als blasiges Zellgewebe; eine Über-

<sup>1</sup> In der Histologie der Vertebraten sind uns auch, obgleich nur vereinzelte Fälle bekannt, die darauf hinweisen, dass auch bei diesen Thieren gelegentlich, wie z. B. in den Schweißdrüsen der Säuger, Muskelzellen in situ, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach aus ectodermalen Elementen entstehen können. Meiner Meinung nach müssen solche Muskelzellen ebenfalls zur Kategorie der primären Muskeln gerechnet werden.

gangsform stellt gewissermaßen der sogenannte Kopfkümmenknorpel der Serpuliden vor. Der Ursprung dieser Gebilde ist nicht sicher festgestellt, doch besitzen wir einige Andeutungen davon, dass dieselben vom Ectoderm abstammen dürften. Beide Gewebsformen sind bei niederen Würmern reichlich entfaltet, und zwar ist bei den Plathelminthen das blasige Füllgewebe vorherrschend, während das Stützgewebe mit eingelagerten Zellen für die Nemertinen charakteristisch ist. Daraus schließe ich, dass das Bindegewebe bei den »parenchymatösen« Vorfahren der Anneliden wahrscheinlich sehr viel stärker entwickelt war und bei deren Nachkommen, den heutigen Ringelwürmern, nur als unbedeutender Rest erhalten geblieben ist.

Aber dennoch hat sich offenbar bei einigen Anneliden, wie z. B. bei den Hirudineen, eine stärkere Ausbildung des Bindegewebes als notwendig erwiesen, und da war es wiederum die hochgradige Umbildungsfähigkeit des Cölothels, die hier aushelfen musste. Und so trat denn ein secundäres Mesenchym, wie es ähnlich bei den Wirbelthieren vorherrschend ist, an die Stelle des primären Bindegewebes<sup>1</sup>.

Zu den Stützgeweben der Anneliden müssen eigentlich noch die Elemente des centralen Nervensystems gerechnet werden, in deren dicht verflochtenen Verzweigungen die Nervenfasern und Nervenzellen eingelagert sind. Im einfachsten Falle, wo die betreffenden Theile des Nervensystems sich nicht vom Integument getrennt haben, bleiben die besagten Elemente mit ihrem Zellkörper im ectodermalen Epithel der Körperbedeckung und erscheinen so zu sagen als Prototyp des Ependyms. Wenn jedoch die centralen Nervenapparate sich von ihrem Mutterboden lösen, so nehmen sie wahrscheinlich auch jene stützenden, epithelialen Elemente mit sich, und diese bleiben entweder an der Oberfläche der ersteren oder rücken in die Masse des Nervengewebes hinein. Eine derartige Entstehungsweise des Neurilemms und der Neuroglia der Anneliden vom Ectoderm her halte ich für die wahrscheinlichste<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Bei Vertebraten haben sich offenbar hin und wieder auch noch Derivate eines primären, ectodermalen Mesenchyms erhalten; darauf weist die gelegentliche Bildung der Kümmenknorpel direct aus dem Ectoderm hin, wie das von PLATT (1894, 1897) in durchaus überzeugender Weise bei *Necturus* nachgewiesen worden ist.

<sup>2</sup> Das Gliagewebe, welches aus dem Ependym des Rückenmarkscanals und somit jedenfalls aus dem Ectoderm hervorgeht, wäre ein weiteres Beispiel für das Vorkommen ectodermaler Binde- oder Stützgewebe bei den Wirbelthieren.

Oben habe ich schon erwähnt, dass ich primäre Amöboeyten bei den Annelidenlarven nirgends angetroffen habe. Dennoch werden solche Wanderzellen bei den Vorfahren der Ringelwürmer höchst wahrscheinlich vorhanden gewesen sein, da sie bei den heutigen Turbellarien und Nemertinen vorkommen. Ihre Herkunft von dem einen oder dem anderen der primären Keimblätter ist jedoch noch nicht sicher festgestellt, obwohl verschiedentlich behauptet wurde, dass sie aus dem Entoderm hervorgehen.

So sehen wir denn, dass jenes embryonale Gewebe, welches ich als primäres Mesenchym oder primäres Mesoderm bezeichnet habe, aus genetisch recht verschiedenen Gebilden sich zusammensetzt. Daher kann ich der Ansicht der Gebrüder HERTWIG (1884) und derjenigen METSCHNIKOFF's (1882, 1886), dass nämlich Wanderzellen oder Phagoeyten den Ausgangspunkt für alle diese heterogenen Elemente gebildet hätten, nicht beistimmen. Eine derartige Auffassung wäre vielleicht noch zulässig in Bezug auf gewisse Stütz- und Füllgewebe, da wir Fälle kennen, wo amöboide Zellen mit deutlich ausgesprochenen, phagoeytären Eigenschaften in einer von benachbarten Epithelien ausgeschiedenen Grundsubstanz zu unbeweglichen, verzweigten Bindegewebelementen werden. Die Meinung aber, dass alle primären Muskelzellen phylogenetisch von Amöboeyten herrühren sollen, selbst wenn wir uns solche vom Ectoderm abstammend denken, erscheint mir ganz verfehlt, da wir dabei zu äußerst complicirten Hilfhypothesen unsere Zuflucht nehmen müssten, um den Ursprung der Beziehungen zwischen Muskel und Nerv zu erklären<sup>1</sup>. Diese Beziehungen ergeben sich dagegen ganz von selbst, wenn wir mit KLEINENBERG als Vorstufe für die Primärmuskeln die Epithelmuskelzelle acceptiren. Die verzweigte Form der sogenannten Mesenchymmuskeln erscheint dann als eine spätere Modification, die sich gebildet haben muss, nachdem die Muskelzelle das Mutterepithel verlassen und ihre epitheliale Bipolarität eingebüßt hatte.

Meiner Meinung nach entstanden alle im Vorhergehenden auf-

<sup>1</sup> Allerdings lässt sich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass Phagoeyten — denn anders kann ich mir die ursprüngliche, phylogenetische Bedeutung von Wanderzellen nicht vorstellen — indem sie mit percipirenden oder nervösen Zellen in enge Berührung kamen, in Folge eines von derartigen Elementen übertragenen oder auch wohl auf irgend welche andere Weise applicirten Reizes eine gesteigerte Contractilität erlangt und sich in Muskelzellen verwandelt haben könnten. Doch sind uns einstweilen keine Beispiele für einen solchen Vorgang bekannt.

gezählten Gebilde vollkommen selbständig, entweder aus einem der beiden primären Keimblätter oder auch aus dem Cölothel. Daher kann das Mesenchym keine einheitliche, morphologische Bedeutung haben, sondern bloß als ein embryonales Sammelgewebe aufgefasst werden, in welchem zeitweilig die undifferenzierten Anlagen sehr verschiedener Organe und Gewebe scheinbar zu einem Ganzen vereinigt sind.

### Die Phylogenie des Cölothels.

Einen ganz anderen phylogenetischen Ursprung hat meiner Ansicht nach das secundäre oder cölomatische Mesoderm der Anneliden gehabt. In meiner schon mehrfach citirten Abhandlung (1890 A) hatte ich dasselbe als ursprüngliches Geschlechts- oder Gonadengewebe definiert, dessen Urelemente, nämlich die Propagationszellen, bei den Vorfahren der Metazoen noch vor der Sonderung der somatischen Zellen in ein Ecto- und Entoderm differenziert gewesen sein müssen, wie wir das etwa bei *Volvox* unter den colonialen Protozoen wirklich vorfinden. Hiermit erhält das Cölothel die Bedeutung eines dritten, und zwar noch ursprünglicheren Primitivorgans als die beiden primären Keimblätter.

In dieser Auffassung sind nun zwei Ideen vereinigt, die von zwei verschiedenen Autoren ausgegangen sind, nämlich von HATSCHEK und von KLEINENBERG.

In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Pedicellina* sprach HATSCHEK (1877) zum ersten Male den Gedanken aus, dass die Polzellen des Mesoderms in der Phylogenie Geschlechtszellen gewesen sein müssen. Nach HATSCHEK's Darstellung hätten nur einige Theilungsproducte der Urmesoblasten bei der Weiterentwicklung des Thierkörpers ihre ursprüngliche Bedeutung beibehalten, während alle übrigen Derivate derselben in Folge eines complicirten Anpassungsvorganges sich in verschiedene andere Mesodermgebilde verwandelt hätten. Schon damals versuchte HATSCHEK seine Idee noch an einem zweiten Beispiele, nämlich aus der Ontogenese von *Lumbricus*, zu erläutern. Und seiner Auffassung schloss sich darauf auch RABL (1879) an.

Ferner lesen wir in der bekannten Abhandlung HATSCHEK's (1878) über die Entwicklung der Anneliden: Die secundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niederen Formen.« Diese Behauptung war darauf begründet, dass die

Geschlechtsproducte bei den Anneliden aus den Wandungen der secundären Leibeshöhle entstehen und nach Loslösung von denselben bis zur vollen Reife in diesem Hohlraum bleiben wie die gleichen Elemente in der Höhle der Gonaden bei niederen Würmern.

Auf Grund ganz ähnlicher Betrachtungen gelangte auch BERG (1895 C) zu einer solchen Auffassung, die er als Arbeitshypothese bezeichnete. Der Hauptsache nach ist dieselbe in den folgenden Sätzen enthalten: »Nach der hier vertretenen Anschauung ist die segmentirte Leibeshöhle der Anneliden den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog; jede Hälfte einer Segmenthöhle mit dem sie begrenzenden Epithel einem Geschlechtsfollikel«, und weiter: »Die Primitivfunktion des Peritoneums der Anneliden dürfte wohl jedenfalls nicht die einer Hülle, sondern diejenige des Keimepithels sein.«

Sehr energisch trat KLEINENBERG (1886) gegen derartige Erklärungsversuche der phylogenetischen Bedeutung des Mesoderms auf. So machte er HATSCHEK den Vorwurf, dass er uns nicht darüber aufgeklärt habe, wie er sich eigentlich den Übergang von Geschlechtszellen zu verschiedenen Geweben mit bestimmten anderen, funktionellen Eigenschaften vorstelle. Dennoch äußerte er sich über die Ansicht HATSCHEK's, dass die Urmesoblasten ursprünglich die Bedeutung von Geschlechtszellen gehabt hätten, in folgender Weise: »Das ist ein geistreicher Gedanke, der mir besonders sympathisch sein muss. Denn ich glaube, dass die Geschlechtszellen nicht von den Keimblättern herrühren; sie bestanden nämlich schon gesondert in den locker gefügten und von gleichartigen Zellen zusammengesetzten Vorfahren der Cölenteraten, bevor die Anordnung der Zellen in Ectoderm und Entoderm vollzogen war.« Da haben wir nun auch die zweite Idee, die bei Aufstellung des obigen Satzes über die Phylogenie des Cölothels von mir in Anwendung gebracht worden ist. »Damit würde das Auftreten der Mesoblasten noch während der Furchung gut übereinstimmen«, sagte KLEINENBERG weiter in Bezug auf die Auffassung HATSCHEK's, und das dürfte vielleicht auch wirklich so sein. Nicht einverstanden bin ich jedoch mit KLEINENBERG, wenn er behauptet, dass wir bei der Durchführung jener Idee auf erhebliche theoretische und empirische Schwierigkeiten stoßen würden.

Seiner Zeit hatte ich KLEINENBERG meine Ansichten über die uns beschäftigende Frage mitgeteilt, worauf er mir in seinem schon oben erwähnten Briefe (1889) Folgendes antwortete. »Unsere Anschauungen über die phylogenetischen Anfänge des sogenannten

Mesoderms gehen freilich so weit aus einander, dass eine briefliche Discussion kaum möglich ist. Ihre Auffassung hat sicher den Vorzug, sich in Einklang mit den im Augenblick gebräuchlichen Terminus technicus zu setzen — ob sie aber auch mehr wirkliche Klarheit in die Sache bringt? Den Grund, die großen Zellen des Mesoderms für Geschlechtszellen zu nehmen, finde ich, aufrichtig gesagt, bloß darin, dass sie rindliche dicke Dinger sind — selbst die Entwicklung von *Sagitta* spricht gegen diese Auffassung. Und sind sie wirklich so ursprüngliche Elemente? Man könnte ihre Existenz auch auf die allereinfachsten physiologischen Bedürfnisse begründen, und sie würden dann zu einer der frühesten embryonalen Anpassungen. Wo sie liegen, vollziehen sich eine Zeit lang die lebhaftesten Bildungsvorgänge, und diese sind ohne eine entsprechend energische Ernährungsthätigkeit nicht denkbar: da nun eine größere Protoplasmamasse, unter gleichen Umständen, im Verhältnis mehr assimiliert als eine kleinere, ist es keine besonders betrübende Dummheit anzunehmen, dass Zellen, denen die Aufgabe zufällt viele neue Zellen zu erzeugen, dieser Aufgabe dadurch nachzukommen suchen, dass sie ihre Assimilationskraft durch Vergrößerung ihres Protoplasmavolums steigern.«

In der ihm eigenen, lebhaften und humoristischen Darstellungsweise giebt uns KLEINENBERG hier eine geistvolle, physiologische Erklärung vom wahrscheinlichen Ursprunge der Urmesoblasten in der Phylogenie der Embryonen, die eben so gut auch für alle übrigen Teloblasten gelten kann. Doch ist das nicht seine Antwort auf die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung des Mesoderms überhaupt.

Bei der kritischen Durchsicht der einschlägigen Litteratur sagte KLEINENBERG (1886), (dass in BALFOUR'S Vergleichender Entwicklungsgeschichte (1880—81) »die umfassendsten und weitreichendsten Ansichten über den Ursprung des Mesoderms enthalten« seien. Nach der Auffassung dieses Forschers war das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten keine selbständige Zellmasse zwischen den beiden primären Keimblättern, sondern hätte sich phylogenetisch als Resultat wiederholter Differenzierungsvorgänge im Ecto- und Entoderm gebildet. Das Mesoderm als besondere Schicht undifferenzirter Zellen sei eine secundäre Erscheinung, hervorgerufen durch das allgemeine Bestreben in der ontogenetischen Entwicklung der Thiere, die Bildungsprocesse möglichst zu vereinfachen. Nachdem auf solche Weise ein mittleres Keimblatt zu Stande gekommen sei, hätten Ecto- und Entoderm ihre Fähigkeit verloren, diejenigen Gewebe zu erzeugen, deren

Production von da ab dem Mesoderm anheimgefallen wäre. Und daraus zog BALFOUR den Schluss, dass das Mesoderm der dreischichtigen Thiere, die jedenfalls alle gemeinsam von einem dreiblättrigen Vorfahren abstammten, überall homolog sein müsse.

Hier möchte ich noch hinzufügen, dass auch METSCHNIKOFF (1882, 1886) zu ganz ähnlichen Ansichten über den Ursprung des Mesoderms gelangte, obgleich in seinen Speculationen Phagoocyten die Hauptrolle spielten.

Wenn nun KLEINENBERG auch von ähnlichen Betrachtungen über dies erste Entstehen mesodermaler Elemente ausgegangen war wie BALFOUR, so kam er schließlich doch zu einem durchaus verschiedenen Endresultate, nämlich zu dem, dass ein Mesoderm im Sinne eines besonderen Keimblattes überhaupt nicht existire, und dass alle Gewebe und Organe, die Geschlechtszellen ausgenommen, von den Primitivorganen, d. h. vom Ectoderm oder vom Entoderm abzuleiten seien.

Was nun im Speciellen die Mesodermstreifen der Anneliden, also deren secundäres Mesoderm anbelangt, so schrieb ihnen KLEINENBERG die ursprüngliche Bedeutung muskulöser Gebilde zu, die im Zusammenhange mit nervösen Elementen entstanden seien. Eine Recapitulation dieses phylogenetischen Vorganges in der Ontogenese der Ringelwürmer sei das Auftreten der Bauchplatten, welche KLEINENBERG als gemeinsame Anlagen beider Gebilde, also als Neuromuskelanlagen, betrachtete.

Im Hinblick auf die in der Litteratur vorhandenen Angaben, dass das Bauchmark und die Mesodermstreifen der Anneliden zusammen aus denselben ectodermalen Längswülsten durch Delamination im Bereiche der ganzen Rumpfanlage auf einmal entstehen, erschien diese Auffassung berechtigt, jedoch nur unter der Bedingung, dass die Geschlechtszellen nicht auch aus den Mesodermstreifen hervorgehen. Da KLEINENBERG bei *Lopadorhynchus* die Bildung der Gonaden direct aus dem Ectoderm constatirt zu haben glaubte und in Folge dessen überhaupt die Richtigkeit der herrschenden Ansicht, dass die Geschlechtsproducte der Anneliden vom Peritonealepithel erzeugt würden, bezweifelte, so konnte ihm seine Theorie von dieser Seite wenigstens ungefährdet erscheinen.

Nun haben wir aber im Vorhergehenden gesehen, dass die drei wichtigsten Argumente der KLEINENBERG'schen Auffassung sich als Beobachtungsfehler erwiesen haben. Die Nachuntersuchung hatte ergeben, 1) dass die Mesodermstreifen der Anneliden nicht durch

Abspaltung vom Ectoderm in situ entstehen, 2) dass sie nicht mit dem Bauchmark aus gemeinsamen Anlagen hervorgehen und auch nicht vom Ecto- oder Entoderm, sondern unmittelbar von den Blastomeren ihren Ursprung nehmen, und 3) dass die Geschlechtsdrüsen doch vom Peritoneum und somit auch von den Mesodermstreifen, nicht aber vom äußeren Keimblatte herrühren. Die beiden ersten Punkte widerlegen die Auffassung der Bauchplatten als Neuromuskelanlagen, während mit dem dritten Punkte die Deutung der Mesodermstreifen als Muskelplatten unvereinbar ist. Ich will es zugeben, dass Muskelzellen durch allmähliche, phylogenetische Metamorphose zu Elementen umgebildet werden könnten, die fester an einander rückten und eine Hüllmembran ähnlich dem Peritonealepithel hergestellt hätten. Dass sich Muskelelemente aber in Geschlechtszellen verwandelt haben sollten, kann ich mir absolut nicht vorstellen.

Noch in demselben Jahre, als KLEINENBERG'S Arbeit über *Lopadorhynchus* erschien, erklärte sich BERGH (1886 B) mit dessen Ansichten über das Mesoderm vollkommen einverstanden und bezeichnete seine Auseinandersetzungen als das Beste, was über die Frage nach der Bedeutung des sogenannten mittleren Keimblattes überhaupt geschrieben worden wäre. Im Hinblick auf eine solche Erklärung konnte man wohl erwarten, dass BERGH damit seine frühere Meinung aufgegeben hätte, obgleich er das auch nicht direct aussprach. Mir wenigstens schien es, dass man das Peritoneum der Ringelwürmer nicht von Muskelelementen ableiten und demselben Gebilde zugleich die phylogenetische Bedeutung eines Keimepithels zuschreiben könnte.

Allein in einer späteren Abhandlung BERGH'S (1890 C), wo er den Keimstreif der Oligochäten auch eine Neuromuskelanlage nennt, lesen wir Folgendes: »Aus den inneren Muskelplatten entstehen hier aber außer Muskeln auch noch die Geschlechtsdrüsen, ferner die Nephridien, das Peritonealepithel und die Blutgefäße.« Den phylogenetischen Ursprung der Blutgefäße von contractilen Elementen hält BERGH nicht nur für möglich, sondern sogar für sehr wahrscheinlich, obgleich er uns dabei nicht erklärt, wie er sich das eigentlich vorstellt. Dann aber fährt er fort: »Anders mit den Geschlechtsdrüsen. Die dieselben zusammensetzenden Elemente, die Keimzellen, sind wohl zweifellos phylogenetisch älter als die beiden (primären) Keimblätter, und wenn sie also bei den Oligochäten und Hirudineen nicht aus besonderen Anlagen, sondern aus dem Material der inneren Muskelplatten (in letzter Instanz also aus den hinteren

Mesoblasten) entstehen, so liegt hier eine Concentration der Entwicklung vor, indem in die sonst einheitliche und wesentlich neuromuskuläre Anlage des Keimstreifens das sich zu Geschlechtszellen differenzierende Material mit aufgenommen ist.«

Hier sucht BERGH seine entgegengesetzten Meinungen, die er zu verschiedenen Zeiten vertreten hat, mit einander zu versöhnen, obgleich dieselben offenbar unvereinbar sind. Die Gezwungenheit seines Erklärungsversuches liegt jedoch auf der Hand, was BERGH denn wohl auch schon selbst empfunden haben mag. So lässt er jetzt bereits zwei verschiedene Erklärungen für den phylogenetischen Ursprung des Peritoneums und der Nephridien zu, nämlich die eine, die zum Theil von KLEINENBERG (1886) herrührt, wonach die bezeichneten Organe aus muskulösen Elementen entstanden seien, sowie seine eigene, frühere Erklärung, welcher die Idee HATSCHEK'S (1878) zu Grunde lag, dass die Cölomsäcke der Annelidenembryonen den Gonaden der niederen Würmer homolog wären. Zur Entschuldigung dieser Unbestimmtheit in seinen Ansichten weist BERGH auf den Umstand hin, dass wir uns hier auf sehr unsicherem Boden befinden, und erklärt sich mit KLEINENBERG durchaus einverstanden, dass die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Polychäten eine gründliche, neue Durcharbeitung erfordere. Eine derartige Unschlüssigkeit bei BERGH ist etwas Neues, und wir sehen auch hier wiederum, dass Zeit und Umstände seine bekannte Intoleranz, mit welcher er früher gegen die Meinungen Anderer vorging, sehr bedeutend herabzustimmen vermocht haben.

KLEINENBERG hatte übrigens Recht, wenn er behauptete, dass HATSCHEK uns die Erklärung für den phylogenetischen Übergang von den hypothetischen Geschlechtselementen zu den übrigen Mesodermgebilden schuldig geblieben wäre. Diesen Vorwurf konnte man aber BERGH nicht machen, als er seiner Zeit (1885 C) die Idee HATSCHEK'S auszuführen versuchte. Vollkommen richtig wies er damals auf verschiedene Momente hin, welche die weitere Differenzierung der Gonaden bei den parenchymatösen Vorfahren der Ringelwürmer veranlasst haben konnten. So erklärte BERGH die Aneinanderlagerung der Wandungen benachbarter Geschlechtsfollikel, welchen die Mesodermsonite der in Entwicklung begriffenen Anneliden entsprechen, und damit auch das Entstehen der Dissepimente und Mesenterien durch ein allmähliches Verschwinden des Parenchyms. Hierher gehört auch seine Behauptung, dass das ursprüngliche Keimepithel und die Follikelhöhlen bei den Ringelwürmern

eine allgemeinere Bedeutung erlangt hätten und eben desswegen in der Ontogenese früher zur Entwicklung kämen. Weiter hob BERGU den Umstand hervor, dass sich bei den höheren Formen die Bildung der Geschlechtsproducte an bestimmten Stellen des Follikelepithels localisirt hätte, wobei aus den übrigen Abschnitten des letzteren das Peritoneum entstanden sei, und dass aus diesem, sich nach außen vorstülpend, die Nephridien hervorgegangen seien, welche anfangs, ähnlich wie die zeitweiligen Ausstülpungen der Sackgonaden bei gewissen Nemertinen, zur Ausfuhr der Geschlechtsproducte gedient hätten. Ferner machte er darauf aufmerksam, dass bei vielen Anneliden die Fähigkeit, Geschlechtsproducte zu erzeugen, nur in gewissen Segmenten erhalten geblieben sei, während die übrigen Segmente des Körpers steril geworden wären. Wichtig ist endlich noch die Bemerkung BERGU's, dass die Geschlechtsfollikel bei den Nemertinen ausschließlich im postoralen Körpertheile vorkämen, wodurch er offenbar das Fehlen der Metanephridien im präoralen Abschnitte bei den Anneliden erklären wollte. Für mich enthält dieser Befund zugleich auch noch die Erklärung der Thatsache, dass der Kopflappen der Embryonen und Larven der Ringelwürmer keine eigenen Cölomsomite besitzt.

Betrachtungen, die mit den eben angeführten fast identisch sind, hatten auch mir dazu Veranlassung gegeben, die phylogenetischen Anfänge des Cölomepithels der Anneliden in den Geschlechtsdrüsen der Parenchymwürmer zu suchen und die weiteren Umbildungen derselben in ähnlicher Weise zu erklären, wie es BERGU versucht hat. Beiläufig sei hier bemerkt, dass meine Ansichten über diesen Gegenstand, obgleich sie erst viel später veröffentlicht wurden (1890 A), ganz unabhängig von der betreffenden Abhandlung BERGU's (1855 A) und noch vor deren Erscheinen entstanden waren. In Gesprächen mit den Herren DOHRN, EISIG und LANG hatte ich dieselben zu wiederholten Malen aus einander gesetzt. Ich erwähne das hier nicht etwa, um irgend welche, gewiss stets zwecklosen Ansprüche auf Priorität zu erheben, sondern bloß in der Absicht, damit anzudeuten, dass die Schlussfolgerungen, zu welchen BERGU und ich unabhängig von einander gelangten, sich damals also gewissermaßen einem von selbst aufdrängten, indem sie eigentlich schon von der ganzen vorhergehenden, geschichtlichen Entwicklung unserer zoologischen Kenntnisse vorbereitet waren.

Der Hauptsache nach mit den früheren Ansichten BERGU's im Einklange stehend, unterscheidet sich meine Auffassung des uns beschäftigenden Problems hiervon in folgenden Einzelheiten.

Als Ausgangspunkt für die phylogenetische Erklärung der Annelidenorganisation dienen mir nicht die Nemertinen, sondern die Turbellarien. Obgleich uns die Nemertinen für diesen Zweck gewiss recht werthvolle Hinweise liefern, so haben sie sich doch von der zu den Ringelwürmern aufsteigenden, genealogischen Linie offenbar sehr bedeutend abseits entfernt. Die Turbellarien dagegen, welche natürlich auch eine Reihe von ganz eigenartigen Charakteren aufweisen, die den typischen Anneliden fremd sind, erscheinen mir dennoch als viel directere Abkömmlinge jener ältesten Würmer, von denen sowohl die Anneliden als auch die Nemertinen abstammen.

Wie wir sahen, erklärte BERGH die gegenseitige Annäherung der sich erweiternden Geschlechtsfollikel, aus denen die Cölomsäcke hervorgingen, und somit auch das Zustandekommen der Mesenterien und Dissepimente, durch das Verschwinden des für die niederen Würmer charakteristischen Parenchyms bei den Anneliden. Damit bin ich nur zum Theil einverstanden, indem ich dafür halte, dass ein großer Theil jenes Parenchyms, nämlich die meisten Primär-muskeln sowie gewisse Überreste des Bindegewebes<sup>1</sup>, in die Organisation der Anneliden mit hinübergenommen worden sein müssen.

Ferner gehen unsere Meinungen über den phylogenetischen Ursprung des Exeretionssystems der Ringelwürmer in einigen wesentlichen Punkten aus einander. Doch möchte ich von der Erörterung dieser Frage hier völlig absehen.

In Bezug auf das wahrscheinliche Entstehen des Peritoneums aber und der localisirten Geschlechtsdrüsen aus dem ursprünglichen Gonadenepithel, der geschlechtlichen und sterilen Somite, sowie bezüglich des Fehlens der Keimdrüsen in dem präoralen oder Kopfabschnitte der Annelidenvorfahren waren die Ansichten BERGH's und die meinigen dieselben.

Meinerseits hatte ich nun noch auf andere Vorgänge hingewiesen, welche in der Phylogenese der Ringelwürmer gewisse Eigenthümlich-

<sup>1</sup> Früher glaubte ich, dass das ganze Mesenchym nicht nur der Anneliden, sondern überhaupt aller höheren Thiere, so oder anders von den entsprechenden Gebilden der parenchymatösen Würmer abgeleitet werden könnte. Diese Ansicht habe ich jedoch aufgegeben und nehme somit meine frühere diesbezügliche Erklärung (1890 A) zurück. Ich halte es jetzt für richtiger, zwischen einem primären und einem secundären Mesenchym zu unterscheiden, wovon das letztere, von ganz anderer Ursprungsquelle ausgehend, in gewissen Fällen an die Stelle des ersteren getreten ist.

keiten dieser Thiere verursacht haben müssen. Von diesen Erklärungen will ich hier nur diejenigen erwähnen, die sich unmittelbar oder indirect auf das Cölöthel oder dessen Derivate beziehen, um sie mit einigen notwendigen Zusätzen zu versehen oder nach Umständen abzuändern.

Die Erweiterung der Gonadenhöhlen und ihre Verwandlung in die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle erkläre ich durch eine gesteigerte Aufnahme von Lymphe aus dem Parenchym behufs Ernährung der hier entstehenden Geschlechtsproducte. Die vom Darne gelieferte Nährflüssigkeit wird sich anfangs wahrscheinlich um den letzteren herum in einen umfangreicheren Sinus angesammelt haben, um sich von dort aus in lacunären Hohlräumen durch den Körper zu verbreiten. Diese Lacunen reducirten sich später und erhielten eine bestimmtere Anordnung in Folge der gegenseitigen Annäherung der peritonealen Wandung der sich erweiternden paaren und metameren Geschlechtsfollikel. Hieraus lassen sich weiter als eine mechanisch-topographische Folge die hauptsächlichsten Theile des typischen Gefäßsystems der Anneliden ableiten, nämlich die medianen Längsstämme und die intersegmentalen Ringgefäße, sowie auch der bei verschiedenen Formen noch vorkommende Darmsinus. Aus der vorgeschlagenen Erklärung ergibt sich ferner der Umstand, dass das Gefäßsystem, dessen Hohlräume sich als Überreste der primären Leibeshöhle erweisen, ursprünglich keine eigenen Wandungen gehabt, sondern solche zuerst vom Mesenchym und nachher vom Cölöthel erhalten haben muss. Von den primären Phagoeyten der retroperitonealen Lymphe, in welcher sich später die Blutpigmente entwickelten, verwandelte sich vielleicht ein Theil zu Blutkörperchen, während die übrigen verschwanden. Andererseits ist aber auch der Ursprung der Blutzellen von secundären Phagoeyten, die aus dem Cölomepithel austraten und die primären Wanderzellen ersetzten, denkbar<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die phylogenetische Herkunft der rothen Blutkörperchen von farblosen, primären oder secundären Phagoeyten halte ich für sehr wahrscheinlich und stelle mir diesen Vorgang etwa in folgender Weise vor. Das Blutpigment dürfte ursprünglich als ein Nebenproduct der Darmthätigkeit entstanden sein und wurde, gelöst in der Nährflüssigkeit ähnlich wie heute noch im Blute der meisten Anneliden, für die Zwecke des Gasaustausches, d. h. also der Athmung, adaptirt. Nun befanden sich aber in derselben Flüssigkeit auch noch die Phagoeyten, welche Dank der vielseitigen, chemischen Affinitäten ihres Protoplasmas diese Pigmente in sich aufgenommen und sich dadurch in respiratorische Elemente oder »Pneumocyten« verwandelt haben können. Auf diese Gedanken

Den Ursprung der Phagoocyten des Cöloms, glaube ich, kann man sich so erklären, dass bei Überproduction von Geschlechtszellen, die sich vom Cölithel, dem ursprünglichen »Gonothel«, wie es HAECKEL (1896) genannt hat, ablösten, die überschüssigen Elemente nicht das genügende Quantum Nährstoffe vorfanden, um zu voller Reife zu gelangen und, in den Follikelhöhlen amöbenartig herumwandernd, ihre ursprünglich auf die specifischen Nährstoffe gerichteten, chemotactischen Eigenschaften nach und nach erweiterten. Hier sei bemerkt, dass die amöboide Art des Ortwechsels der Geschlechtszellen bei einigen niederen Thieren, wie z. B. Cölenteraten, thatsächlich vorkommt. Es dürfte das eine der ältesten Eigenschaften der Propagationszellen sein, die wir unter Anderem auch bei gewissen colonialen Protozoen, z. B. *Protospongia*, antreffen, und eben so das ihnen innewohnende Bestreben, möglichst viel Nährstoffe zu absorbiren. Bei nicht genügendem Vorhandensein der letzteren in den Gonadenhöhlen könnte daher ein Theil der Geschlechtszellen allmählich dazu gelangt sein, Alles in sich aufzunehmen, was ihnen in den Weg kam: zunächst Geschwisterelemente, so mögen die specifischen Dotterzellen phylogenetisch entstanden sein, dann auch andere, zufällig losgelöste und absterbende Zellen und Gewebetheile, Stoffwechselproducte und endlich irgend wie von außen her eingedrungene Fremdkörper. Das mögen ungefähr die Momente gewesen sein, wie aus ursprünglichen Keimzellen die Cölomphagoocyten und schließlich deren diverse, mit specielleren Functionen ausgestatteten Abkömmlinge hervorgegangen sein könnten. Von letzteren seien hier die fetthaltigen und ähnlichen Elemente der Anneliden erwähnt, welche den jungen Eiern die zur Production des Nahrungsdotters nothwendigen Stoffe zuführen und auch bei der Spermatogenese eine nutritive Rolle spielen, sodann die peritonealen Phagoocytenorgane, die vielleicht so entstanden, dass an den betreffenden Stellen die bezüglichlichen Elemente sich vom Cölomepithel abzulösen aufhörten.

Was nun die secundäre Muskulatur angeht, so wären vielleicht deren phylogenetische Anfänge in folgender Weise denkbar.

brachte mich besonders die Thatsache, dass bei gefäßlosen Anneliden, wie z. B. den Capitelliden, Glyceriden und Polycirriden, ein Theil der freien Cölonzellen dasselbe Pigment enthalten, welches bei Anneliden mit geschlossenem Gefäßsystem in der Blutflüssigkeit gelöst ist und dem Hämoglobin der höheren Thiere jedenfalls sehr nahe steht (vgl. EISEN 1887, sowie meine kurze Mittheilung 1891).

Wie mir scheint, konnten die Elemente derjenigen Abschnitte des Follikelepithels, welche steril wurden und eine schützende Hülle für die reifenden Keimproducte bildeten, als Antwort auf den durch Überfüllung der Follikel mit Eiern oder Spermatozoen auf sie ausgeübten Reiz eine gesteigerte Contractilität ihres Protoplasmas ausgebildet haben, was morphologisch in ihrer Umgestaltung zu Epithelmuskelzellen seinen Ausdruck gefunden haben dürfte. Die letzteren mögen dann anfangs durch die Contractionen ihrer an der Follikeloberfläche ausgebreiteten Muskelfortsätze bei der Entleerung der Geschlechtsproducte behilflich gewesen sein. Später aber, als die Wandungen der benachbarten, erweiterten Follikelhöhlen sich fest an einander gelegt oder sich an den Darm und die äußere Körperwand angepresst hatten, wurde die Ausübung der eben angedeuteten Function unmöglich, so dass die meisten jener Epithelmuskelzellen ihre Muskelfortsätze wieder einbüßten. Die letzteren blieben nur dort erhalten, wo sich die betreffenden Zellen an die subdermale, primäre Längsmuskulatur anlehnten, welche sie zunächst in ihrer Thätigkeit unterstützten, um sie dann endlich ganz zu verdrängen.

Wie das Fehlen specieller Kopfsomite in der Ontogenese der Ringelwürmer zu deuten wäre, habe ich bereits erwähnt.

Den besten Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung von der phylogenetischen Bedeutung des Cölothels würde der Fall abgeben, wo die Mesodermstreifen ontogenetisch in der Bildung der Keimdrüsen des ausgebildeten Thieres ganz und gar aufgingen. Diese Forderung scheint mir nun in der Organisation von *Dinophilus*, wie es die Untersuchungen von HARMER (1889) und SCHIMKEWITSCH (1895) gezeigt haben, fast in ihrem vollen Umfange verwirklicht zu sein. Bei dieser eigenthümlichen Würmgattung bleibt vor der Hand bloß noch unentschieden, ob die beiden ventralen Längsmuskeln vom primären Mesenchym oder vom Epithel der Geschlechtssäcke herrühren. Das Cölom aber ist hier ausschließlich durch die umfangreiche Gonadenhöhle repräsentirt.

Bei beiden Arten von *Dinophilus*, welche die genannten Autoren untersucht haben, entstehen die Gonaden aus zwei soliden Zellstreifen. Im ausgebildeten Zustande stellen dieselben ein Paar lange Säcke vor, die unter dem Darne theilweise mit einander verbunden sind. Außerdem finden wir bei den weiblichen Thieren eine Untertheilung der seitlichen Partien der Gonadenhöhlen in zwei Paarsymmetrische Kammern. Dieser Befund könnte nun als gutes Argument zu Gunsten der von mir (1890 A) ausgesprochenen Vermuthung

erscheinen, dass die Vorfahren der Anneliden ebenfalls bloß ein Paar langgestreckter Sackgonaden besessen hätten, die sich ursprünglich am hinteren Körperende nach außen öffneten und erst secundär in metamere Theilstücke zerfielen.

Allein ich muss gestehen, dass ich damals folgenden wichtigen Umstand ganz außer Acht gelassen habe. Obgleich die Mesodermstreifen der Anneliden in der That am Hinterende des Embryos angelegt werden und, nach vorn auswachsend, zunächst die Gestalt eines Paares langgestreckter Gebilde erhalten, so ist das dennoch eigentlich kein genügender Grund für die Annahme, dass ein solcher Process auch phylogenetisch stattgefunden haben müsse. Es liegt hier viel eher ein für den gesammten Rumpfabschnitt der Ringelwürmer allgemein gültiger, ontogenetischer Entwicklungsmodus vor, dass sich nämlich die Bildungsherde der verschiedensten Organgruppen, die sich nachher durch den ganzen Körper ausdehnen, am zukünftigen Hinterende concentrirt haben. Wie wir sahen, entwickelt sich das Cöllothel der Anneliden in den meisten Fällen aus einem Paar Urmesoblasten, die den übrigen, sogenannten äußeren Teloblasten vollkommen analog sind. Aus den von diesen producirtten Zellstreifen gehen nun die Primärmuskeln, das Bauchmark und gelegentlich sogar das definitive Hautepithel hervor, mit einem Worte lauter Gebilde, die ursprünglich jedenfalls nicht bloß am hinteren Körperende, sondern in der ganzen Längenausdehnung des Rumpfes *in situ* entstanden waren. Daher ist es viel wahrscheinlicher, dass auch den Processen, welche in der Ontogenese der Anneliden die Bildung des Cölothels einleiten, nur die Bedeutung einer teloblastischen Entwicklungsweise zukommt.

Somit würde dem KLEINENBERG Recht gehabt haben, als er im erwähnten Briefe seine Zweifel ausdrückte, ob die Urmesoblasten »wirklich so ursprüngliche Elemente« seien, wie das HATSCHUEK, RABL und ich geglaubt hatten.

Im Einklange mit den vorhergehenden Erörterungen bin ich jetzt der Meinung, dass das primäre Keimgewebe, von welchem das cölomatische Mesoderm der Anneliden abstammt, ursprünglich an verschiedenen Stellen des Körpers auftrat. Dabei wird es bei den Vorfahren der Ringelwürmer wahrscheinlich aus Zellen bestanden haben, die während einer gewissen Periode den Elementen des Ectoderms beigesellt waren und von hier aus nachher in das Mesenchym immigrierten, um in demselben nicht bloß ein Paar, sondern eine viel

bedeutendere Anzahl von Gonaden zu erzeugen. Dem entsprechend würde die Vielzahl und die unregelmäßige Anordnung der Keimdrüsen bei Plattwürmern und Nemertinen eine primäre Erscheinung sein, und dieser Umstand würde seinerseits die folgende Abänderung in meiner früheren Ansicht über den Ursprung der Metamerie bedingen. Sie entstand wahrscheinlich nicht in Folge der Gliederung eines einzigen Paares langgestreckter Geschlechtsdrüsen in segmentale Folgestücke, sondern durch regelmäßige, bilateralsymmetrische Vertheilung vieler kleinerer, einst diffus und vollkommen selbständig aufgetretener Gonaden.

Im ersten Theile seines Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie führte auch LANG (1855) die Idee durch, dass in der Entwicklung der Ringelwürmer fast alle mesodermalen Organe in einem am hinteren Körperende gelegenen Blastomerenpaare, d. h. den Urmesoblasten, concentrirt seien. Dieselben mit den »Neuroblasten« vergleichend, fand er es ebenfalls zweifelhaft, dass das ganze Mesoderm aus irgend welchen einfachen Organen (Cölomtaschen) oder Zellgruppen (ähnlich den Urmesoblasten) der ursprünglichen, gastrulaartigen Metazoen phylogenetisch hervorgegangen sei. Im Hinblick auf die Entwicklungsweise der Mesodermgebilde bei Cölenteraten war LANG im Gegentheil geneigt, wie BALFOUR und KLEINENBERG anzunehmen, dass die verschiedenen Componenten des sogenannten mittleren Keimblattes unabhängig von einander, die einen aus dem Ectoderm, die anderen aus dem Entoderm entstanden seien. Über die Bedeutung der secundären Leibeshöhle kam LANG hier noch zu keinem endgültigen Schlusse, obschon er einen Vergleich der Gonadenhöhlen der niederen Würmer mit den segmentalen Cölomkammern der höheren Formen immerhin als möglich zugab. Nach dem Erscheinen meiner Abhandlung (1890 A) aber theilte mir LANG mit, dass ihm der in derselben versuchte Nachweis der Homologie der Cölomsäcke der Anneliden mit den Gonaden turbellarienähnlicher Thiere sehr sympathisch sei, jetzt noch mehr als damals, wo ich in Neapel ihm gegenüber diese Ansicht zum ersten Mal aussprach. Dem entsprechend hat denn auch nachher LANG im dritten Theile seines Lehrbuchs (1894) diese Grundidee bei der phylogenetischen Deutung des Perikards der Mollusken wirklich in Anwendung gebracht.

Dabei muss ich jedoch hier hinzufügen, dass inzwischen die Arbeit THULE'S (1891) erschienen war, in welcher der Verfasser bei einem Vergleiche der Organisation der Mollusken, Anneliden und

Turbellarien in sehr bestimmter Weise dafür eintrat, dass das Cölom der beiden erstgenannten Thiergruppen den Geschlechtsdrüsen der letzten homolog sei und von denselben abstamme. THEELE nahm nun auch als Ausgangspunkt für die Verhältnisse bei den Ringelwürmern ein einziges Paar langer Sackgonaden an, die sich vermuthlich in Folge eines ähnlichen Differenzirungsprocesses, wie er bei den niederen Mollusken, den Amphineuren, eingetreten sei, in viele metamere Abtheilungen gegliedert hätten. Bei den Mollusken aber habe sich die ursprüngliche paare, secundäre Leibeshöhle in einen vorderen, geschlechtlichen Abschnitt (die Höhlen der Geschlechtsdrüsen) und einen hinteren, excretorischen Abschnitt (die Pericardialhöhle nebst den Metanephridien) gesondert. Ich für mein Theil glaube nun nicht, dass die Mollusken in dieser Beziehung einen ursprünglichen Zustand repräsentiren.

Oben hatte ich erwähnt, dass HATSCHEK auch jetzt noch (1888—1891, 1894) an seiner ursprünglichen Ansicht festhält, die mit ihm auch HAECKEL (1896) theilt, dass nämlich die secundäre Leibeshöhle der höheren Thiere von den Gonadenhöhlen der niederen Thiere abstamme. Zugleich aber können sich beide Autoren immer noch nicht vom Einflusse der HERTWIG'schen Cölotheorie (1881) frei machen und behaupten, dass die Geschlechtsfollikel anfangs als Ausstülpungen des Archenterons entstanden seien. Sie leiten das Cölom also wiederum in letzter Instanz vom Entoderm ab. Speciell auf die Anneliden lässt sich aber diese Auffassung absolut nicht anwenden, wie das schon verschiedentlich nachgewiesen worden ist.

Nach wie vor nimmt HATSCHEK auch in seinem Lehrbuch der Zoologie als Vorfahren der Anneliden das hypothetische Trochozoon an und sucht dasselbe unmittelbar von den Ctenophoren abzuleiten. Seiner Ausführung nach soll sich da die secundäre Leibeshöhle mit ihren epithelialen Wänden durch Abschnürung derjenigen Theile des cölenterischen Apparates gebildet haben, in denen sich die Keimdrüsen befunden hätten; er führt zu Gunsten dieser Auffassung die von HERTWIG (1880) und SAMASSA (1892, 1893) bestrittene Angabe CHUX's (1880) an, dass bei den Ctenophoren die Geschlechtszellen aus dem entodermalen Epithel der Gastraleanäle ihren Ursprung nehmen sollen.

Auch KORSCHULT & HEIDER vertreten in demjenigen Theile ihrer vergleichenden Embryologie, welcher die Phylogenie der Mollusken behandelt (1893), die Meinung, dass die Pericardialhöhle dieser Thiere und die Segmenthöhlen der Anneliden den Gonaden-

höhlen der Turbellarien homolog seien, wobei sie ebenfalls die alte Ansicht beibehielten, dass das Keimgewebe und das demselben entsprechende cölomatische Mesoderm, sowie auch das Mesenchym vom Entoderm ausgegangen seien.

Was für eine Stellung zu der uns beschäftigenden Frage WILSON gegenwärtig einnimmt, ist mir nicht bekannt. In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Lumbricus* (1889) aber, sowie auch schon früher, theilte er die Ansicht SEDGWICK's (1854), welcher die metameren Cölomabschnitte der segmentirten Bilaterien als abgeschnürte Seitenkammern des cölenterischen Apparates actinienartiger Thiere aufgefasst hatte. Und auch LANG hatte seiner Zeit eine ähnliche Hypothese ausgesprochen, die er aber schon längst wieder aufgegeben hat. Im Grunde genommen waren alle diese Versuche nichts Anderes als Modificationen der HERTWIG'schen Cölomtheorie. Im Hinblick auf diese Theorien einerseits, sowie andererseits die verschiedenen Angaben von einer ectodermalen Herkunft der Urmesoblasten bei Anneliden berücksichtigend, fand nun WILSON, dass nach genauerer Prüfung der Beziehungen der besagten zwei Urzellen des Mesoderms zu den Rändern des Blastopors sich die Sache vielleicht doch noch anders gestalten dürfte. In seiner Abhandlung über die Entwicklung von *Nereis* (1892) kam er denn auch wirklich zu demselben Schlusse, wie ich (1890), dass die Teloblasten des Cölothels eigentlich weder vom äußeren, noch vom inneren Keimblatte abstammen.

Diese Schlussfolgerung gestattet uns weiter, die Homologie der Mesodermstreifen der Anneliden und des Cölothels derjenigen Thiere, bei welchen in der Ontogenese das bezeichnete Embryonalgewebe unter der Form von Ausstülpungen des Urdarmes entsteht, aufrecht zu erhalten. Daraus folgt nun aber noch nicht, dass der zweite Bildungsmodus des secundären Mesoderms die Bedeutung eines phylogenetisch ursprünglichen Vorganges hätte, wie es diejenigen Autoren behaupteten, welche in den Mesodermstreifen und den metameren Somiten bloß eine Abkürzung der Entwicklung des Cölothels aus hohlen Aussackungen des Archenterons erblickten. Meiner Meinung nach ist der letztere ontogenetische Vorgang im Gegentheil eine Vereinfachung des ersteren.

Als Aussackungen bestimmter Theile der Urdarmwände entsteht das Cölomepithel bekanntlich bei Echinodermen, Brachiopoden, Chätognathen, Enteropneusten und gewissen Chordaten. Alles das sind nun gewiss keine primitiven Thiere. Dann aber ist die Frage gerechtfertigt, warum wir denn gerade den bei diesen Thieren

beobachteten Entwicklungsmodus des Cölothels für den ursprünglichen halten sollen. Vielleicht bloß deshalb etwa, weil er als mechanisches Geschehen uns einfacher erscheint und an die Gastrula-bildung durch Invagination erinnert? Allein auch im letzteren Falle können wir nicht einmal mit Bestimmtheit behaupten, dass eben dieser Process und nicht irgend ein anderer die Bildung der beiden Primitivorgane, des Ecto- und Entoderms, der Urmetazoen verursacht haben müsse.

Andererseits ist es nicht zu bestreiten, dass die Ringelwürmer denjenigen ursprünglicheren Thieren, bei welchen das Cölothel als solches zuerst in Erscheinung trat, jedenfalls bedeutend näher stehen, als die oben aufgezählten Thiere. Und daher werden wir denn auch in der Embryologie der Anneliden viel eher sicherere Hinweise auf die ersten phylogenetischen Anfänge des secundären Mesoderms erwarten dürfen.

Einen recht gelungenen Versuch, die beiden verschiedenen Entwicklungsprocesse, welche wir bei der Bildung des Cölothels beobachten, auf einander zurückzuführen, verdanken wir RABL (1889). Seiner Auffassung nach hätten sich bei den obengenannten Thieren die Urmesoblasten während der Invagination des Entoderms den Elementen des letzteren beigesellt. Zwischen denselben verharrend, geben sie dann durch fortgesetzte Theilung zwei symmetrisch gelegenen, epithelialen Platten den Ursprung, die überall continuirlich in das Epithel des Archenterons übergehen und somit eine Zeit lang als seitliche Theile der Urdarmwände erscheinen. Diese mesodermalen Abschnitte des Urdarmes sind es nun, die sich nachher ausstülpfen, abscindern und die Cölomsäcke bilden.

Ohne RABL in seinen übrigen Anschauungen über das Mesoderm beizustimmen, hatte ich doch den eben referirten Erklärungsversuch bereitwilligst acceptirt. Da RABL bekanntlich das gesammte Mesoderm vom unteren Keimblatte ableitete, so brauchte er nicht nach Gründen zu suchen, wie eigentlich die Urmesoblasten in das Entoderm gelangt seien. Bei meiner Auffassung aber wird eine Erklärung dafür unerlässlich.

Meiner Ansicht nach befanden sich die Urgeschlechtszellen, von welchen das secundäre Mesoderm phylogenetisch abstammte, ursprünglich zwischen den Elementen des äußeren Keimblattes. Von da aus rückten sie später in die Tiefe, einerseits um während der Reifung mehr geschützt zu sein, andererseits aber, und das wird wohl die wichtigere Ursache gewesen sein, behufs einer vollkommeneren

Ernährung, wesshalb sie in die Nähe des Darmes verlegt werden mussten. So sehen wir, dass sich die die Gonaden liefernden Urgeschlechtszellen bei den niederen Würmern im primären Mesenchym befinden, in dessen laemäre Räume vom Verdauungsanal her die Nahrungsäfte übertreten. Bei anderen Thieren hatten die Propagationselemente ihre Wanderung noch weiter in die Tiefe fortgesetzt, bis sie endlich ganz in das Entoderm eingedrungen waren und die hier vorbereiteten Nährstoffe so zu sagen aus erster Hand erhalten konnten. Auch heute noch findet ein ganz ähnlicher Vorgang bei den Cölenteraten statt, wie das zuerst KLEINENBERG (1881 A) für *Eudendrium* festgestellt hatte, wo unter seinen Augen die jungen Keimzellen aus dem Ectoderm auswanderten und, die Stützlamelle durchdringend, in das Entoderm übersiedelten. Nachdem sie sich hier mit genügendem Nahrungsvorrath versehen hatten, kehrten die Zellen wieder in das äußere Blatt zurück, um dort die Gonaden herzustellen. Diese Beobachtung KLEINENBERG's hat nachher WEISMANN (1883) noch für eine ganze Reihe anderer Hydrozoen bestätigt. Auf die von KLEINENBERG mitgetheilte Thatsache hin hatte schon BALFOUR (1881) die Ansicht ausgesprochen, dass die Geschlechtselemente bei den Cölenteraten ursprünglich überhaupt im Ectoderm entstanden seien, und dass das Vorkommen der Geschlechtsdrüsen im inneren Keimblatte, wie wir das bei einem Theile dieser Thiere vorfinden, als eine spätere Anpassung aufzufassen wäre.

Im Hinblick auf das Vorhergehende wird die zweifache Bildungsweise des Cölothels aus Elementen, die in der Ontogenese bald im äußeren bald im inneren Keimblatte auftreten, weniger sonderbar erscheinen, vorausgesetzt, dass wir für das secundäre Mesoderm die phylogenetische Bedeutung eines Urgeschlechtsgewebes gelten lassen wollen. Dann kann man sich das Auswachsen des letzteren zu einem Paar seitlich in das Urdarmepithel eingefügter Platten als einen ursprünglich teloblastischen Entwicklungsprocess vorstellen, ähnlich demjenigen Vorgange, wie bei einigen Anneliden aus den äußeren Teloblasten zusammenhängende Zellstreifen entstehen, die eine Zeit lang in einschichtigem Ectodermepithel, einen Theil desselben bildend, verharren.

Den von mir vertretenen Anschauungen über die ursprüngliche Bedeutung des cölomatischen Mesoderms schloss sich zum Theil auch CHOŁODKOWSKY (1892) an. Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer echten, secundären Leibeshöhle und der Entwicklungsweise des Mesoderms unterschied er Enterocölier und Genitocölier sowie als phylogenetische Vorstufe der letzteren Acölier. In der ersten

Gruppe vereinigte er alle diejenigen Thiere, bei welchen das Cölöthel durch Abschnürung hohler Aussackungen des Archenterons entsteht, die als Homologa seitlicher Theile des cölenterischen Apparates der Cölenteraten aufgefasst werden müssten. Zur zweiten Gruppe zählte CHOLODKOWSKY die Anneliden, Arthropoden etc. und erklärte den Ursprung des Mesoderms dieser Thiere durch Differenzirung des primären Geschlechtsparenchyms der niederen Würmer, welche die dritte Gruppe bilden. Dass ich mit den Grundprincipien einer solchen Classification nicht einverstanden sein kann, ist nach allem Vorhergehenden von selbst verständlich. Darum will ich hier nur bemerken, dass CHOLODKOWSKY, obgleich er das Mesoderm im Allgemeinen bloß als ein collectives Gebilde auffasste, welches den beiden primären Keimblättern nicht gleichwerthig und keineswegs überall homolog sei, dennoch dessen Bedeutung als eine »structure fondamentale indépendante« zu sehr unterstrichen hat. Wie wir gesehen haben, hat das Mesoderm bei den Ringelwürmern keine derartig selbständige, einheitliche Bedeutung; dasselbe auch für alle übrigen Thiere nachzuweisen, dürfte am Ende nicht schwer fallen.

GOODRICH (1895) endlich hat meine theoretischen Betrachtungen über das Mesoderm der Anneliden vollkommen acceptirt und sie in Bezug auf die verschiedenen Thiergruppen im Einzelnen durchgeführt. Wesentlich verschieden von der meinigen ist bei ihm bloß die Erklärung gewisser Specialfragen aus der Phylogenese der Excretionsorgane, worauf ich hier nicht näher eingehen will.

Vor einiger Zeit nun erschien eine Arbeit FAUSSEK's über die Entwicklung der Cephalopoden (1897), wo er zum Schlusse, in einem besonderen Capitel: »Was ist das Cölom«, gegen die Idee, dass das cölomatische Mesoderm vom Urgeschlechtsgewebe der ursprünglichsten Metazoen abstamme, sehr energisch zu Felde zog.

Vor Allem wäre Folgendes zu bemerken. Wenn FAUSSEK sagt, dass der bekannte, zuerst von HATSCHKE ausgesprochene Gedanke durch mich »zu einer ganzen Theorie ausgebaut«<sup>1</sup> worden sei, und dabei außer HATSCHKE und mir weiter Niemand erwähnt, so erweist er sich als sehr ungerecht gegen alle diejenigen Forscher, die sich ebenfalls am Ausbau dieser Theorie betheiligt haben. Wie wir sahen, hat die Frage, ob das Cölöthel der höheren Thiere mit den Gonaden

<sup>1</sup> Die hier in Anführungszeichen citirten Stellen sind nach der russischen Arbeit FAUSSEK's übersetzt.

der niederen Würmer vergleichbar sei und von den Urkeimzellen der ältesten, vielzelligen Thiere abgeleitet werden könne, ihre recht umfangreiche Geschichte. In der einschlägigen Litteratur haben wir unter Anderem die große Abhandlung THIELE'S (1891), in welcher der Verfasser diese Frage im positiven Sinne speciell für die Mollusken entscheidet, also gerade für jene Thiergruppe, deren höchste Vertreter FAUSSEK entwicklungsgeschichtlich behandelt. Außerdem treffen wir dieselben Ansichten über das Cölöthel, i. e. das Perikard der Mollusken, wie sie THIELE vertritt, z. B. noch in den Lehrbüchern von KORSCHOLT & HEIDER (1890—93) und LANG (1888—94), sowie auch bei GOODRICH (1895) an. Daher finde ich es zum mindesten sonderbar, dass FAUSSEK ausschließlich meinem Aufsätze (1890 A) und einer von meinen kurzen, vorläufigen Mittheilungen (1890 B) die Ehre zugedacht hat, an denselben seine Kritik-talente zu versuchen. Nun gut, ich nehme die Forderung an.

FAUSSEK behauptet, dass die besagte Theorie »den embryologischen Thatsachen widerspricht« und »in der Embryologie der Arthropoden und Mollusken nicht die geringste Bestätigung findet«. Als Beweis dafür bringt er jedoch bloß die sowohl mir als auch Allen längst bekannte Thatsache vor, dass bei gewissen Cölomaten »die Anlagen der Geschlechtsdrüsen nicht aus dem Mesoderm und auch nicht aus dem Peritonealepithel entstehen«, sondern in der Ontogenese gleichzeitig mit diesen Gebilden oder sogar früher als dieselben unmittelbar aus dem Blastoderm oder den Furchungszellen hervorgehen. Es ist das dieselbe Erwiderung, wie sie mir KLEINENBERG in seinem Briefe gemacht hat, indem er auf *Sagitta* hinwies. Außer diesem Beispiele führt nun FAUSSEK noch »*Lernaea*, *Phalangium*, den Scorpion, verschiedene Insecten, *Loligo* und *Sepia*« an, sowie noch einige Hinweise auf einen selbständigen Ursprung der Keimzellen bei Vertebraten.

Von allen diesen Beispielen verdienen die Arthropoden jedenfalls am meisten Beachtung. Thatsächlich bildet sich bei verschiedenen Vertretern aus dieser Gruppe die Gonadenanlage bereits sehr früh aus dem Blastoderm und somit unabhängig nicht nur vom Mesoderm, sondern auch von den Keimblättern überhaupt. Allein auf diese Erwiderung brauche ich nicht einmal selbst zu antworten, da die angeführte Thatsache schon durch SCHIMKEWITSCH (1896) ihre richtige Beleuchtung erfahren hat. Die betreffenden Facta aus der Entwicklung der Copepoden zusammenstellend, wies er in durchaus überzeugender Weise den allmählichen Übergang von der Bildung

der Urkeimzellen und des Mesoderms aus gemeinsamer Anlage, sogar aus ein und derselben Zelle, zur selbständigen Entstehung der ersteren nach und zog daraus den folgenden, vollkommen richtigen Schluss: »Jedenfalls kann die Entwicklungsweise der Genitalzellen, welche wir bei den Copepoda parasitica beobachten, nicht für die primäre gehalten werden: sie stellt eine vollkommen ähnliche teloblastische Modification einer anderen Entwicklungsweise vor, wie die Entwicklung des Entoderms bei *Notolophorus* oder des Mesoderms bei den freilebenden Copepoden.« Waram jedoch FAUSSEK in seiner Arbeit die eben eitirte Erklärung SCHIMKEWITSCH'S mit keinem Worte erwähnt hat, kann ich nicht wissen.

Eine derartige Lage der Sache bei den bezeichneten Crustaceen erklärt uns nun nicht nur jenes eigenthümliche Verhalten bei den übrigen erwähnten Arthropoden, sondern giebt uns zugleich einen guten Anhaltspunkt zur Beurtheilung aller ähnlichen Befunde überhaupt. Sie entkräftigt die ganze Argumentation, die, wie FAUSSEK offenbar glaubte, unsere Theorie mit einem Schlage vernichten musste. Allein wir wollen die Streitmittel, deren sich unser Gegner zu bedienen gedachte, doch etwas näher in Augenschein nehmen. Als solche sollten ja auch die Mollusken herhalten.

FAUSSEK fand nämlich bei den Embryonen der Cephalopoden mitten zwischen den »gewöhnlichen Mesodermzellen« eine besondere Gruppe von Elementen, welche »am Präparate als ein hellerer Fleck in die Augen fällt«. Er behauptet nun, dass »wir in dieser Gruppe von großen, hellen Zellen, die sich schon in sehr frühem Stadium im Mesoderm differenzirt, die Anlage der Geschlechtsorgane erblicken müssten«, obgleich es ihm auch nicht gelungen sei, deren Verwandlung in die Keimdrüse späterer Stadien ganz »lückenlos« zu verfolgen. Nach des Verfassers Aussage soll »die beschriebene Zellgruppe bei *Loligo* im Allgemeinen einen außerordentlich ähnlichen Eindruck hervorrufen wie die Gonadenanlage bei *Phalangium*«, und »das stelle deren Bedeutung als Gonadenanlage fast außer Zweifel«. Und da nun »bei *Phalangium*, wie beim Scorpion und bei Insekten, sich die Geschlechtszellen schon im Blastoderm differenziren und von dort aus in das Mesoderm einwandern«, so giebt diese Thatsache FAUSSEK zu der Annahme Veranlassung, dass dasselbe auch bei den Cephalopoden geschehe. Dennoch aber fügt er hinzu, dass sich die bezeichneten Zellen bei *Loligo* in dem Stadium, »wo er sie zuerst bemerkte, im Mesoderm, oder zwischen dem Mesoderm und dem Dotter, jedoch in der Nähe der Körperoberfläche befanden«. An

einer anderen Stelle heißt es dann weiter, dass die großen Zellen, »indem sie der Hüllmembran des Dotterorgans unmittelbar anliegen und dieselbe sogar ein wenig vor sich vorwölben, . . . gleichsam in einer kleinen Vertiefung des Dotters gelegen sind«. Es fragt sich nun, wo sind denn da eigentlich die so intimen Beziehungen zur Körperoberfläche, die uns auch nur den geringsten Grund zur Annahme geben könnten, dass sich die Gonadenanlage vom Blastoderm abgelöst haben sollte? Dazu befindet sich hier zwischen beiden noch eine Schicht von Mesodermzellen, wie das auf Fig. 45 und 46 ganz deutlich zu sehen ist. Allerdings sagt FAUSSEK: »vielleicht würde eine darauf hinzielende Untersuchung von Flächenpräparaten uns dazu verhelfen, ein noch früheres Auftreten dieser Zellen zu entdecken«. Doch folgt eben aus diesen Worten, dass der Verfasser keine solchen Präparate gehabt hat. Allein das hält ihn nicht davon ab, gleich darauf mit der folgenden, weitgreifenden Verallgemeinerung vorzutreten: »Eine derartige überraschende Ähnlichkeit der Gonadenanlage bei Thieren, die im System so weit von einander entfernt stehen [d. h. offenbar, wie die Cephalopoden und Arthropoden], ruft den Gedanken hervor, dass diese Entwicklungsweise eine allgemeine Bedeutung habe und auch bei den übrigen Thieren vorhanden sein muss.« Auf die bloße Analogie mit gewissen Arthropoden hin spricht also FAUSSEK eine Vermuthung bezüglich der Cephalopoden aus und tischelt uns dann sofort dieselbe Vermuthung als eine feststehende Thatsache auf. Eine solche Beweisführung nennt man, wenn ich nicht irre, einen *Circulus vitiosus*<sup>1</sup>.

Wie mir scheint, hat FAUSSEK also die Unhaltbarkeit meiner Ansichten noch keineswegs bewiesen. Was aber die Mollusken anbelangt, so bildet die Ontogenese derselben nach wie vor eine Stütze für meine Auffassung; dagegen steht die Verallgemeinerung, zu welcher sich FAUSSEK auf Grund seiner unvollständigen Beobachtungen an Cephalopoden hinreißen ließ, im Widerspruch zu den meisten bisherigen Untersuchungen, denen zufolge bei den übrigen Mollusken die Geschlechtsdrüsen sich aus den Wandungen des

<sup>1</sup> Zusatz. Höchst fatal ist der folgende Umstand. Nach neueren Untersuchungen von SCHIMKEWITSCH (1898) hat sich nämlich herausgestellt, dass der vielgenannten Zellanhäufung bei *Phalangium*, welche FAUSSEK für die Gonadenanlage ausgiebt, diese Bedeutung gar nicht zukommt. Dem *Cumulus primitivus* der Spinnenembryonen entsprechend, liefert dieselbe zunächst Vitellophagen, bleibendes Entoderm und Mesoderm, und was dann noch übrig bleibt, bildet erst die Genitalanlage.

Pericards entwickeln, also aus dem Cölothel. Aus den Beobachtungen FAUSSEK's ist eben nur ersichtlich, dass sich bei *Loligo* und *Sepia* mitten im Mesoderm eine besondere Zellgruppe, wahrscheinlich die Gonadenanlage, ziemlich früh unterscheiden lässt, und weiter gar nichts.

Mit FAUSSEK's Theorie, wonach die ursprüngliche Bedeutung der Cölomhöhlen diejenige von Exeretionsorganen gewesen sei, will ich mich gar nicht lange aufhalten. Niemand zweifelt daran, dass zu phagocytären Organen umgestaltetes Peritoneum und manchmal auch ganze Abschnitte der secundären Leibeshöhle in gewissem Sinne die Rolle von exeretorischen Apparaten übernehmen können. Dass jedoch sämtliche cölotheliale Gebilde von den Exeretionsorganen »der Plattwürmer, z. B. der Nemertinen« abstammen sollten, und das ganze Cölomhöhlensystem von den Binnenräumen der Protonephridien seinen Ursprung genommen hätte, daran mag glauben, wer will, nur nicht ich. Einen ganz ähnlichen Gedanken hatte bekanntlich schon vor langer Zeit LANKESTER (1873) ausgesprochen und an *Phyllirrhoe* als Beispiel zu erläutern versucht. Doch gab er denselben sehr bald auf (1875), als in Folge der Ausführungen METSCHNIKOFF's (1874) die alte Idee LEUCKART's, die Leibeshöhle der höheren Thiere mit peripheren Abschnitten des Gastralsystems der Cölenteraten zu vergleichen, wieder zur Geltung gelangte. Später hatte dann auch noch ZIEGLER (1885) in seiner Arbeit über *Cyclus* darauf hingewiesen, dass die Pericardialhöhle der Mollusken und die Segmenthöhlen der Anneliden sich zu den resp. Metanephridien ganz eben so verhielten, »wie bei der Schalen- und Antennendrüse der Crustaceen das Endbläschen zum ausführenden Canal sich verhält, dass also das Perikardialbläschen nichts weiter als ein Theil der Niere sei«. Eine Erwähnung dieser Erklärungsversuche LANKESTER's und ZIEGLER's wäre gewiss wohl recht und billig gewesen, wenn nun doch einmal dieselbe Grundidee »zu einer ganzen Theorie ausgebaut« werden sollte. FAUSSEK aber scheint das für überflüssig gehalten zu haben.

Indem ich also mit SCHIMKEWITSCH (1896) das frühzeitige Auftreten der Urkeimzellen unabhängig von der Cölothelanlage als eine teloblastische Entwicklungsweise auffasse, will ich zur Erläuterung, wie etwa eine derartige Sonderung zu Stande gekommen sein dürfte, die folgenden Betrachtungen hier hinzufügen.

Im Lehrbuch der Zoologie der Wirbelthiere von POLEJAEFF & SCHIMKEWITSCH (1891) finden wir die Bemerkung, dass die Leibes-

höhle von *Balanoglossus*, obgleich ein parenchymatöses Gewebe dieselbe ausfüllt, dennoch ein Cölom sei; das Vorhandensein von hohlen, nach demselben Typus wie bei den Nemertinen gebauten Gonaden aber neben dem Cölom widerspreche der allgemein acceptirten Hypothese von der Bedeutung des Cöloms als erweiterter Geschlechtshöhlen. Im Hinblick darauf jedoch, dass auch hier »die Geschlechtsorgane sich auf Kosten der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle entwickeln«, ist dieser Widerspruch nicht so groß, wie es auf den ersten Blick scheint. Natürlich hat in ähnlichen Fällen, und deren giebt es nicht wenige, wo die Geschlechtsproducte in Gonaden entstehen, die sich vom Peritonealepithel gesondert haben und außerhalb des Cöloms liegen, dieses seine ursprüngliche Bedeutung einer Geschlechtshöhle eingebüßt. Allein dieser Umstand sowie auch der, dass in gewissen Segmenthöhlen bei Anneliden keine Geschlechtsproducte mehr gebildet werden, ändert principiell an der Sache noch nichts. Es sind uns auch bei den Ringelwürmern Beispiele bekannt (Oligochäten, Hirudineen), wo sich die definitiven Gonadenkammern zum Theil oder vollständig von der allgemeinen Leibeshöhle abgliedern. Eine derartige Sonderung der Gonaden vom Cölothel mag sich phylogenetisch auf immer früheren Entwicklungsstufen vollzogen haben, bis sie schließlich die Form einer selbständigen, teloblastischen Entwicklungsweise aus Elementen des Blastoderms oder sogar aus einer einzigen, bestimmten Blastomere am Ende des Furchungsprocesses angenommen hatte.

Zum Schlusse möchte ich nun erklären, dass ich bisher keinen triftigen Grund kennen gelernt habe, der mich dazu bestimmen könnte, meine Ansichten über das cölomatische Mesoderm nicht nur der Anneliden, sondern auch aller der Thiere überhaupt, die eine echte secundäre Leibeshöhle besitzen, zu ändern. Meiner Auffassung nach hat das Mesoepithel oder Cölothel im Gegensatze zum primären Mesenchym überall die phylogenetische Bedeutung eines Primitivorgans ähnlich dem äußeren und inneren Keimblatte und nahm seinen Ursprung von den Propagationszellen der ältesten vielzelligen Thiere.

## Nachträge.

Kurz vor Beendigung des Druckes der russischen Ausgabe meiner Arbeit sandte mir Prof. H. Eisig freundlichst einen Separat-Abdruck seiner »Entwicklungsgeschichte der Capitelliden« (1898) zu, die eine äußerst werthvolle Ergänzung zu seiner schönen Monographie dieser Wurmgruppe bildet. Die Abhandlung enthält eine Fülle von überaus interessanten Thatsachen und theoretischen Betrachtungen über die Morphologie und Phylogenie der Anneliden, die zum Theil auch ganz allgemein von größter Bedeutung sind. Auf Alles das hier einzugehen, würde mich natürlich zu weit führen, und so will ich mich denn darauf beschränken, auf die wesentlichsten Punkte aus der Mesodermfrage hinzuweisen, in denen unsere Anschauungen übereinstimmen oder aus einander gehen.

Durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Capitelliden gelangte auch Eisig zum Schluss, dass das secundäre Mesoderm oder der »Cölomesoblast« durchaus unabhängig von Ecto- und Entoderm, direct aus Blastomeren entsteht. Auf diesen Befund hin, sowie in Folge allgemeinerer, auf ausgedehnte Vergleiche der Ringelwürmer mit anderen Thieren begründeter Betrachtungen schließt sich der Verfasser vollkommen der Ansicht an, dass der Cölomesoblast in der Phylogenie die Bedeutung eines Geschlechtsgewebes gehabt haben müsse und aus den Urkeimzellen der ersten Metazoen hervorgegangen sei.

Außerdem unterscheidet Eisig noch ein anderes Mesoderm, welches er Pädomesoblast nennt. Seiner Darstellung nach liefert dieses Embryonalgewebe ausschließlich Larvenmuskeln, von denen nur ein sehr unbedeutender Theil im präcerebralen Kopfabschnitte in die Organisation des ausgebildeten Thieres mit hinübergenommen werde. Alle übrigen bleibenden Muskeln sollen dagegen vom Cölothel herrühren. Die Beobachtung, dass auch der Pädomesoblast aus einem Paare von Polzellen entsteht, die ebenfalls schon während der Furehungsperiode auftreten, veranlasst Eisig zu der Schlussfolgerung, dass die beiden Mesoblaste eigentlich bloß eine phylogenetisch frühe Sonderung ein und derselben morphologischen Einheit in zwei Theile seien, von welchen der eine die Bildung larvaler, der andere diejenige definitiver Gewebe übernommen hätte. Demnach müsse der Pädomesoblast, indem er gleichfalls von den primären Keimblättern

unabhängig sei, ursprünglich dieselbe Bedeutung wie der Cölomesoblast gehabt und auch von Urgeschlechtszellen seinen Ursprung genommen haben.

Diese Schlussfolgerung halte ich aus verschiedenen Gründen für unrichtig. Hier aber möchte ich nur darauf hinweisen, dass eine frühe, teloblastische Entwicklung aus einer oder zwei als Blastomeren erscheinenden Zellen auch bei der Anlage anderer Gebilde beobachtet wird, die phylogenetisch mit Geschlechtszellen nichts gemein haben konnten. Als Beispiel mögen die Neuroblasten der Regenwürmer und Blutegel dienen.

Die besondere Auffassung EISIG'S vom Pädomesoblast würde übrigens geeignet sein, das folgende Resultat seiner Beobachtungen wenigstens theilweise zu erklären. EISIG fand nämlich bei *Capitella*, dass die Pädomesoblastzellen nach ihrer Ablösung vom Bildungs-herde zunächst in die Dottermasse des Entoderms eindringen, dieselbe unter gewissen Veränderungen des Kernes bis zu ihrem Bestimmungsorte durchwandern und dort, aus dem Dotter wieder heraustretend, endlich zu Larvenmuskeln werden. Es ist nicht zu leugnen, dass dieses Durchwandern des Entoderms eine gewisse Ähnlichkeit mit der gleichen Erscheinung hat, welche für die Geschlechtszellen der niederen Cölenteraten constatirt worden ist, und ein solcher Umstand würde ja einerseits für EISIG'S Deutung des Pädomesoblastes sprechen. Allein, obgleich mir EISIG brieflich versichert hat, dass hier kein Irrthum vorliege, so kann ich mich dennoch nicht entschließen, an die Richtigkeit seiner Beobachtung zu glauben, und denke immer noch, dass die großen Schwierigkeiten, welche das Object der Untersuchung entgegenstellte (die Kleinheit der Elemente, das dichte Aneinanderliegen von Ecto- und Entoderm und das Überfülltsein des letzteren mit glänzenden Dotterkörnchen), hier zu Beobachtungsfehlern Veranlassung gegeben haben konnten. Die ganze Sache erscheint mir eben schon zu absonderlich.

Andererseits finde ich aber in den Abbildungen EISIG'S einige Andeutungen, aus denen sich schließen ließe, dass bei *Capitella* aus der hinteren, paaren Anlage des Pädomesoblasts, die den adanalen Mesenchymanlagen der *Polygordius*-Larve vollkommen entspricht, nicht alle primären Muskelzellen hervorgehen, sondern solche auch an anderen Stellen, so z. B. in der Nähe der Anlagen des Gehirns und des Schlundes, aus dem Ectoderm entstehen dürften. Obgleich der Verfasser behauptet, dass die Elemente des Pädomesoblasts,

nachdem sie sich zwischen Ecto- und Entoderm festgesetzt haben, Ausläufer in das erstere hineinsenden, so scheinen mir doch einige Figuren gerade das Gegentheil zu zeigen, nämlich, dass die Zellen eben im Begriffe stehen, das Ectoderm zu verlassen, wie ich das für *Lopadorhynchus* beschrieben habe. Allerdings glaubt nun EISIG seinerseits wiederum nicht an die Existenz von ectodermalen Neuromuskulanlagen und theilt mir mit, dass auch er bei den Capitellidenembryonen Anfangs häufig in Versuchung gerathen sei, überall Neuromuskulanlagen zu sehen, bis er die Bildung der Larvenmuskeln aus den betreffenden Teloblasten erkannt hatte. Er ist der Meinung, dass es mir vielleicht ähnlich ergehen könnte, wenn ich die Entwicklung des *Lopadorhynchus* ab ovo untersuchen würde. Darauf kann ich vor der Hand natürlich nur das erwidern, dass die *Lopadorhynchus*-Larve jedenfalls ein für histogenetische Studien sehr viel günstigeres Object ist als die äußerst kleinzelligen Embryonen von *Capitella*. Außerdem kann ja die Entwicklungsweise der Primärmuskeln bei verschiedenen Arten eine verschiedene sein, und der teloblastische Bildungsmodus die locale Production von primären Myoblasten im Zusammenhange mit nervösen Elementen direct aus dem Ectoderm in vielen Fällen ganz ersetzt haben. Da der Bildungsprocess, wie ich ihn bei *Lopadorhynchus* gefunden habe, für mich theoretisch einen uralten Vorgang repräsentirt, so halte ich es für sehr leicht möglich, dass er heut zu Tage überhaupt nur noch relativ selten in der Ontogenese der Thiere erhalten sein möchte.

Ferner kann ich mich EISIG's Meinung nicht anschließen, dass die ganze definitive Muskulatur mit alleiniger Ausnahme der präcerebralen Muskeln des Kopflappens vom Cölomesoblast abstamme. Wie EISIG selbst sagt, konnte er wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente die Genese der bleibenden Muskeln nicht genau verfolgen. Und andererseits beschreibt er uns auch nicht das Verschwinden der primären Muskeln, die ja bei der Larve von *Capitella* geradezu einen ganzen Muskelschlauch unter der Haut bilden sollen. Nun halte ich es für recht unwahrscheinlich, dass alle diese Muskeln nur von provisorischer Bedeutung sein sollten, und zwar um so mehr, als in der Ontogenese von *Capitella* alle Larvenorgane einen sehr reducirten Zustand bekunden, wie das eben bei der Entwicklung der Embryonen unter der Fürsorge des Mutterthieres im Inneren von dessen Wohnröhre vollkommen erklärlich ist.

Ungefähr gleichzeitig mit meiner Arbeit erschien in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft der vorzügliche Vortrag H. E. ZIEGLER'S »Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage« (1898). Es sind in demselben eine Menge der interessantesten Betrachtungen und Ausführungen enthalten, die mit meinen Anschauungen vielfach in der schönsten Weise harmoniren und zu manchen von meinen Erklärungen sehr werthvolle Ergänzungen bilden. In einem sehr wichtigen Punkte aber kann ich dem Verfasser natürlich nicht beistimmen, nämlich in der Anerkennung der Möglichkeit, dass »die secundäre Leibeshöhle ursprünglich ein Excretionsorgan war«, und kann auch den Satz nicht gelten lassen, dass »die secundäre Leibeshöhle stets eine excretorische Function habe«.

Die Abhandlung ZIEGLER'S, sowie offenbar zum Theil auch meine Arbeit gaben FAUSSEK zu einem Aufsätze »Über die physiologische Bedeutung des Cöloms« (1899) Veranlassung, welcher in den Arbeiten der Petersburger Naturforschergesellschaft erschien. In derselben Zeitschrift veröffentlichte ich darauf als Antwort einen Artikel: »Lässt sich die Bildung der secundären Leibeshöhle aus der excretorischen Thätigkeit des Thierkörpers erklären?« (1900). Da nun FAUSSEK seinen Aufsatz als Nachtrag zur deutschen Ausgabe seiner Cephalopodenarbeit (1900), versehen mit einigen kleinen Abänderungen und neuen Zusätzen, in der Übersetzung reproducirt und somit einem größeren Leserkreise in extenso zugänglich gemacht hat, so sehe ich mich dazu veranlasst, auch meinerseits dasselbe zu thun.

Im genannten Aufsätze sagt FAUSSEK Folgendes: »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<sup>1</sup>.« Was meine Arbeit Neues enthält, darüber will ich natürlich Andere urtheilen lassen. Da aber FAUSSEK doch nun einmal unsere Polemik erwähnt, so möchte ich ihm unter Anderem meine Widerlegung und Charakteristik seiner Beweise, dass bei den Mollusken, speciell bei Cephalopoden, die Gonadenanlage unabhängig vom Mesoderm entstehe, ins Gedächtnis rufen; auf diese Widerlegung geht er ja auch nicht näher ein,

<sup>1</sup> Die Citate werde ich im Folgenden FAUSSEK'S eigener Übersetzung entnehmen.

obschon das für seine Anschauung über die Bedeutung des Cöloms am Ende nicht so ganz gleichgültig sein dürfte<sup>1</sup>.

Wie FAUSSEK behauptet, soll ich »gänzlich im Netze jener gewöhnlichen Scholastik verwickelt« sein, »zu der die phylogenetische Zoologie so schnell entartet« wäre, da ich geglaubt hätte, mich »aus den factischen Widersprüchen mit« meiner »Theorie und den Thatsachen der Ontogenese der Geschlechtszellen und der Cölomhöhlen durch Worte wie ‚cenogenetisch‘ und ‚teloblastisch‘ herauswinden zu können«. Wer meine Arbeiten nicht gelesen hat, auf den könnte eine solche gegen mich gerichtete Beschuldigung vielleicht noch einen gewissen Eindruck machen. Jeder vorurtheilsfreie Leser aber wird wohl zugeben, dass ich eine Reihe von embryologischen und vergleichend anatomischen Thatsachen angeführt habe, in Anbetracht deren die Bemerkungen KLEINENBERG's und FAUSSEK's, wie ich glaube, ihre Bedeutung einer Widerlegung verlieren, also den mir gemachten Einwürfen doch nicht einfach jene Worte entgegengestellt habe. Wenn nun Thatsachen gewissen Begriffen entsprechen, so ist es mir unerfindlich, wesshalb man sich der betreffenden gebräuchlichen Terminus nicht bedienen dürfte. Dass aber cenogenetische Vorgänge, sowie auch die teloblastische Entwicklungsweise in der Ontogenese der Thiere vielfach eine sehr wichtige Rolle spielen, weiß ein Jeder, der auch nur im mindesten mit dem heutigen Stande der wissenschaftlichen Zoologie vertraut ist. Die erwähnten Worte und die entsprechenden Begriffe ganz zu umgehen, möchte dagegen vielleicht nur gelingen bei einem einseitigen und unbedingt abortiven Bestreben, embryologische Prozesse »nicht durch irgend welche phylogenetischen Ursachen, sondern rein physiologisch« zu erklären, wie das eben FAUSSEK will.

---

<sup>1</sup> FAUSSEK hat es vorgezogen, sich mit höchst unpassenden Auslassungen gegen mich abzufinden, was gewiss einfacher ist. Recht hübsch ist z. B. seine Andeutung, dass ich mich meiner »nahen Bekanntschaft mit solchem Manne« wie KLEINENBERG hätte rühmen wollen, als ich aus einem Briefe von ihm einige seiner Betrachtungen in meiner Arbeit veröffentlichte. Wie wir sahen, waren das aber größtentheils Einwürfe gegen meine Anschauungen, die ich der allgemeinen Kenntnissnahme nicht vorenthalten zu dürfen glaubte. Freilich, wer die löbliche Gewohnheit hat, die Meinungen Anderer, die ihm aus irgend welchen Gründen unbequem sind, mit Stillschweigen zu übergehen, wird nur wenig Verständnis dafür haben, wie man so unvorsichtig sein kann, aus einer der Öffentlichkeit unzugänglichen Correspondenz für die eigenen Ansichten unvortheilhafte Citate zu publiciren, und sich für ein solches Verhalten kaum einen anderen Beweggrund als Eitelkeit denken können.

Was endlich FAUSSEK's Bedauern betrifft, dass sich die Bekanntschaft mit KLEINENBERG wenig in meinen Werken »ausgeprägt« habe, so muss ich ihm bemerken, dass die Hochschätzung der gewiss hervorragenden Geistestgaben meines verstorbenen Freundes mir es dennoch gestattet, wo ich es nöthig befunden, meine eigene Meinung zu haben.

Nach einer ausführlichen, kritischen Zusammenstellung des vorhandenen Thatsachenmaterials zur Frage nach dem Vorkommen der primären und secundären Leibeshöhle und der verschiedenen Entwicklungsweise der letzteren kommt ZIEGLER in seinem Referate zu dem Schlusse, dass die Embryologie allein schwerlich die entscheidenden Beweise für die eine oder die andere der derzeitigen Theorien über den Ursprung des Cöloms abzugeben im Stande sein werde. »Die Entscheidung ist« seiner Meinung nach »eher aus der vergleichend anatomischen Betrachtung zu ziehen und hängt davon ab, welche Vorstellung man sich überhaupt über die phylogenetische Verwandtschaft der Thiere und speciell über die Abstammung der Deuterocölter gemacht hat.«

»Es ist in jeder Hinsicht wahrscheinlich,« sagt ZIEGLER, »dass alle höheren Würmer und höheren Thiere überhaupt von Plathelminthen und verwandten Formen abstammen.« Von diesem Standpunkte ausgehend und sich auf seine ganze vorhergehende Beweisführung stützend, dass die Bildung des Cöloms durch Abschnürung seitlicher Aussackungen des Archenterons nicht als ursprüngliche Entwicklungsweise aufgefasst werden kann, findet er, dass »man die Gonocöltheorie oder die Nephrocöltheorie für annehmbarer halten muss als die Enterocöltheorie«.

ZIEGLER enthält sich also einer endgültigen Entscheidung zwischen den beiden zuerst genannten Anschauungen; nun lässt sich allerdings denken, dass er wahrscheinlich seiner eigenen, nämlich der Nephrocöltheorie, den Vorzug geben dürfte. Da ZIEGLER begreiflicher Weise in seinem Referate nicht die ganze einschlägige Litteratur berücksichtigen konnte, so erwähnte er auch nicht seine früher veröffentlichten Betrachtungen über die Möglichkeit der Ableitung des Cöloms von primitiven Excretionsorganen.

Als nun FAUSSEK, der sich in seinen Anschauungen wohl recht unterstützungsbedürftig gefühlt haben muss, für dieselben »eine solche Stütze« fand, war er offenbar so überrascht, dass er es — wahrscheinlich vor Freude — ganz vergaß, demjenigen Forscher, welcher schon lange bevor und bestimmt genug die Grundidee der

FAUSSEK'schen Betrachtungen ausgesprochen hatte, Gerechtigkeit zu kommen zu lassen und dessen Erörterungen zu gedenken. Im russischen Texte seines Aufsatzes sagt FAUSSEK zweimal, in der deutschen Übersetzung allerdings aber schon bloß an einer Stelle, dass seine Cephalopodenarbeit »ein Jahr früher« erschienen sei als die Abhandlung ZIEGLER's, wo Letzterer, »ohne die Auseinandersetzungen« FAUSSEK's »zu kennen, zu sehr ähnlichen, wenn nicht identischen Anschauungen über die Bedeutung des Cöloms gekommen« wäre. Es fragt sich nun, wozu FAUSSEK diesen Umstand so hervorhob, wenn nicht in der Absicht, um damit anzudeuten, dass im vorliegenden Falle eigentlich ihm die Priorität zukomme. Gewiss versichert uns FAUSSEK, er habe »natürlich nicht die geringste Prätension, dem verdienstvollen Forscher einen Vorwurf aus der Unkenntnis« seiner »Arbeit zu machen, die in einer ihm fremden Sprache publicirt worden ist, eben so wenig etwaige Prioritätsrechte zu reclamiren«. Dennoch aber fügt er sofort hinzu: »nur bedauere ich, dass die Arbeit ZIEGLER's früher erschienen ist, als ich meine Ansichten . . . in einer der westeuropäischen Sprachen publiciren konnte«.

Und das Alles, nachdem ich in meiner Arbeit (1898) auf Quellen hingewiesen hatte, wo schon lange vor FAUSSEK ganz ähnliche Betrachtungen über den Ursprung und die Bedeutung des Cöloms wie die seinigen ausgesprochen waren! Ich hatte dort Citate aus ZIEGLER's »Entwicklung von *Cyclus cornea*« (1885) angeführt und will hier die betreffende Stelle in extenso reproduciren; wir lesen dort Folgendes: »Ich kann nicht umhin hier auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass das Pericardialbläschen und also auch das Pericardium sich zu dem Nierenschlauch eben so verhalte, wie bei der Schalen- und Antennendrüse der Crustaceen das Endbläschen zum ausführenden Canal sich verhält, dass also das Pericardialbläschen nichts weiter als ein Theil der Niere sei.« Und dann heißt es weiter in Bezug auf die Segmenthöhlen der Anneliden: »es ist naheliegend diese Hohlräume den Pericardialbläschen, die Segmentalorgane den bleibenden Nieren der Mollusken homolog zu setzen«. Außerdem sei noch ZIEGLER's Arbeit über den »Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selachiern« (1889) erwähnt, wo er sagt: »Wie ich schon in einer früheren Arbeit angedeutet habe, könnte man die secundäre Leibeshöhle als ein im Mesoderm entwickeltes Endbläschen des Excretionsorgans auffassen«, und ferner: »man darf annehmen, dass die Entstehung der secundären Leibeshöhle (mag dieselbe in den verschiedenen Typen analog

oder homolog sein) phylogenetisch zusammenfiel mit der Entstehung des ausführenden Canals und dass beide Organe zusammen einen Excretionsapparat darstellten«. Alle diese Betrachtungen ZIEGLER's sind jedenfalls den Anschauungen FAUSSEK's auch sehr ähnlich; da wird er nun aber schon »bedauern« müssen, dass seine Cephalopodenarbeit erst im Jahre 1897 erschienen ist und nicht am Anfange der 50er Jahre, wenn auch nur in russischer Sprache.

Übrigens musste die erste von den beiden angeführten Abhandlungen ZIEGLER's FAUSSEK so wie so bekannt sein, da er selbst in seiner Cephalopodenarbeit sagte, dass »bei vielen Mollusken, wie bei Lamellibranchiaten, so auch bei Gastropoden, . . . die Entwicklung des Herzens gut untersucht sei« und als Beispiele *Cyelas* und *Paludina* nannte.

Wie dem auch sein mag, als FAUSSEK seinen letzten Aufsatz schrieb, war noch kein Jahr vergangen, da ich ihn nicht nur auf die genannten Arbeiten ZIEGLER's, sondern auch noch auf den Versuch LANKESTER's (1873), die Leibeshöhle der höheren Thiere von Hohlräumen der Excretionsorgane der Parenchymwürmer abzuleiten, aufmerksam gemacht hatte. Daher muss die Vergesslichkeit, welche FAUSSEK in Bezug auf die Verdienste seiner Vorgänger an den Tag legt, zum mindesten sonderbar erscheinen.

Doch sehen wir zu, worin denn eigentlich die »rein physiologische« Erklärung des Cöloms besteht, die uns FAUSSEK jetzt an Stelle der jedenfalls phylogenetischen Nephrocöltheorie ZIEGLER's vorschlägt.

Im Gegensatz zu ZIEGLER glaubt FAUSSEK, 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 Richtung des Cöloms findet, als eines Reservoirs für die zeitweilige Anhäufung und Fortschaffung dieser Producte«. Dabei hält FAUSSEK nun auch in phylogenetischem Sinne diejenige Entwicklungsart der secundären Leibeshöhle für die wahrscheinlichste, welche sich, wie er behauptet, »factisch meist im Embryo der Anneliden, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten (mit Ausnahme von *Amphioxus*) beobachten lässt; nämlich die Ursache zur Bildung des Cöloms ist die Ansammlung von Excretionsflüssigkeit im compacten embryonalen Mesoderm«. Hierdurch erklärt er auch die Bildung des Peritonealepithels, welches »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«.

Wie wir sehen, beruft sich FAUSSEK auf die Entwicklungsgeschichte der Thiere, die seine Anschauung bestätigen soll.

Was die Anneliden betrifft, so ist mir wenigstens keine einzige sichere Angabe bekannt, dass die Flüssigkeit, welche sich bei der zur Cölobildung führenden Delamination der soliden Mesodermsonite in den letzteren ansammelt, einen excretorischen Charakter hätte, d. h. »Wasser und die aus dem Blute ausgeschiedenen Excrete« enthalten sollte. Übrigens ist das auch an und für sich schon unwahrscheinlich, da die Ringelwürmer auf dieser embryonalen oder larvalen Entwicklungsstufe primäre Nierenorgane besitzen, die sich in voller Thätigkeit befinden und die Excretionsproducte aus der primären Leibeshöhle, in der ja auch die Somite liegen, entfernen.

Dasselbe muss nun im Allgemeinen auch von den Mollusken gesagt werden. Da sind ebenfalls gut entwickelte Protonephridien vorhanden, welche zu der Zeit functioniren, wenn sich das Cölom, d. h. die Pericardialhöhle, bildet.

FAUSSEK weist jedoch auf seine »unmittelbaren« Beobachtungen über die Cölobildung bei den Cephalopoden hin, wie er dieselben im russischen Texte seines Aufsatzes bezeichnet. Allein, wenn wir das Betreffende in seiner Arbeit aufsuchen wollen, so werden wir wiederum nichts als Vermuthungen vorfinden. Die Beschreibung der Entwicklung des Cölomsystems beginnt dort mit dem Momente, wo die beiden, obgleich noch wenig geräumigen Hälften der Pericardialhöhle schon vorhanden sind; auch soll eine jede bereits durch ein enges Röhrchen mit dem Lumen der zugehörigen Nierenanlage communiciren. Da nun die Pericardialhöhle sich dann schnell erweitert, so zieht FAUSSEK daraus den Schluss, dass bei dem Nichtvorhandensein irgend welcher Larvennieren die excretorische Thätigkeit in den Anlagen der bleibenden Nieren schon sehr früh beginnen müsse, und dass der Überschuss der in ihnen angesammelten Flüssigkeit, durch die inneren Öffnungen der Nierensäcke austretend, wahrscheinlich nicht nur die Erweiterung, sondern überhaupt die Bildung der Pericardialhöhle inmitten der Mesodermelemente verursache, indem er dieselben mechanisch aus einander dränge. Und damit das Alles mehr Wahrscheinlichkeit erhalte, sagt FAUSSEK an einer anderen Stelle: »Ich vermuthe sogar, dass die Niere mit ihrem Epithel zuerst erscheint.« Der Beweis aber für den excretorischen Charakter

und die Identität der Flüssigkeiten in den Nieren- und Pericardialsäcken sei folgender: »in den Präparaten ist der Inhalt dieser Gebilde ganz leer, ungefärbt und durchsichtig«, dagegen findet man in den Blutgefäßen »einen dichten feinkörnigen Niederschlag, der sich mit Carmin und besonders mit Theerfarbstoffen (z. B. Orange G) gut färbt«. »Das kommt wohl daher«, meint FAUSSEK, dass im ersten Falle in der Flüssigkeit »keine Eiweißstoffe in genügender Menge« vorhanden seien, »und dies ist ganz natürlich, da Nieren und Pericard nur die Excrete des Embryos enthalten«. (!)

Das Nichtvorhandensein von Eiweißstoffen in der Pericardialhöhle, selbst wenn es thatsächlich bewiesen wäre, würde uns dennoch kein Recht zu der Schlussfolgerung geben, dass in dieser Höhle dieselbe excretorische Flüssigkeit enthalten sei wie in den Nieren. Andererseits möchte ich auf die Thatsache hinweisen, dass das Lumen der Blutgefäße bei den Wirbelthieren »in den Präparaten« gewöhnlich auch keine Niederschläge enthält und vollständig farblos erscheint. Sollte hier im Blutplasma etwa auch kein Eiweiß »in genügender Menge« vorhanden sein? FAUSSEK hat sich die Frage offenbar gar nicht vorgelegt, was sich eigentlich in den Gefäßen bei Wirbellosen färbt. Meiner Meinung nach ist das nicht einfach Eiweiß, sondern es sind die respiratorischen Eiweißstoffe, welche Eisen oder Kupfer enthalten, also Verbindungen wie das Hämoglobin oder Hämocyanin, die in der Blutflüssigkeit von Anneliden und Mollusken gelöst sind. So färbt sich z. B. bei Anwendung des BRONDI'schen Dreifarben-gemisches auf Froeschblut mit Orange G besonders stark das Protoplasma der rothen Blutkörperchen, welches eben das Hämoglobin enthält.

Das Fehlen von Eiweiß in der Pericardialflüssigkeit, sowie deren excretorischer Charakter ist somit noch keineswegs festgestellt, das Zurückfließen der Excretionsflüssigkeit aus der Niere in den Körper des Embryos aber wohl nichts weiter als ein sonderbarer Einfall FAUSSEK's. Es wäre doch wirklich viel einfacher gewesen, sich das Erweitern der Pericardialhöhle durch Eindringen von Flüssigkeit, natürlich nicht in unverändertem Zustande, von den Blutgefäßen aus zu erklären, die sich ja hier in nächster Nachbarschaft befinden. Der Umstand endlich, dass FAUSSEK die »Anlagen« des Pericards und der Nieren von vorn herein als hohle Gebilde beschreibt, während es bei anderen Mollusken wie bei Anneliden anfangs solide Gebilde sind, lässt es am wahrscheinlichsten erscheinen, dass er die frühesten Entwicklungsstadien dieser Organe überhaupt nicht gesehen hat.

Über den Inhalt der Cölomsäcke resp. der hohlen Mesodermsomite der Arthropodenembryonen, bei denen nachher ein Zusammenfließen der primären und secundären Leibeshöhlen stattfindet, ist ebenfalls nichts bekannt. Wir wissen bloß so viel, dass bei einigen Arthropoden die Nephridialröhren aus dem Mesoderm entstehen, und dass das innere Endbläschen, nach der Entwicklung der Phalangiden zu urtheilen, den zurückbleibenden Rest eines Cölomsegmentes vorstellt.

Nach FAUSSEK'S Meinung soll nun die Entwicklung des Cöloms bei den Wirbelthieren ganz besonders zu Gunsten von dessen excretorischer Bedeutung beim Embryo sprechen. Hier führt er an, dass die secundäre Leibeshöhle anfangs sehr geräumig sei, später aber in Folge der Thätigkeit metanephridialer Excretionsorgane (Vorniere, Urnieren), welche der Cölomflüssigkeit einen freien Austritt nach außen gewähren sollen, »in so fern rudimentär« (!) werde, als sie »von den hineinwachsenden Organen bis zum Verluste des Lumens eingeengt wird«. Sodann weist er auf die Ähnlichkeit der morphologischen Verhältnisse mit dem Cölomsystem der Ringelwürmer und Mollusken hin und erblickt endlich den besten Beweis für die excretorische Bedeutung des Cöloms beim Vertebratenembryo in dessen Beziehungen zum Blutgefäßsystem, wie dieselben bei der Bildung des Pronephros (Vorniere) an den Tag treten. Da in diesem Falle »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 Pronephrosen Canälchen gegenüber entsteht«, so schließt daraus FAUSSEK, dass hier »die Excretion aus dem Blute in das Cölom vor sich gehen muss«. Es fragt sich aber: was wird hier ausgeschieden?

Aus der Physiologie ist es hinlänglich bekannt, dass in den MALPIGHI'schen Körperchen der Niere aus dem Glomerulus in die BOWMAN'sche Kapsel nur Wasser und Salz austreten, während die Excretion der specifischen Harnbestandtheile in den gewundenen Harneanälchen stattfindet. Somit bleibt denn die Auscheidung von Stoffwechselproducten aus dem Blut in die Cölomhöhle des Embryos wiederum unbewiesen. Wenn bloß Wasser und wahrscheinlich auch Salz in dieselbe ausgeschieden werden, so bedeutet das noch keineswegs, dass wir es hier mit einer wirklichen Excretionsflüssigkeit zu thun haben; sind ja doch Wasser und Salz z. B. auch im Speichel, im Blute und in der Lymphe vorhanden.

FAUSSEK nennt in seinem Aufsätze eine Reihe von Autoren.

welche gleichfalls der secundären Leibeshöhle des Wirbelthierembryos eine excretorische Bedeutung zugeschrieben haben. Nun war aber diese Auffassung darauf begründet, dass die Nierenorgane im Zusammenhange mit dem Cölomepithel entstehen und durch die Nephrostomen eine Zeit lang oder, wie bei gewissen Fischen und Amphibien, bleibend mit der Peritonealhöhle in offener Verbindung stehen. Allein beim Fehlen der Nachweise, dass sich Stoffwechselproducte in der Cölomflüssigkeit thatsächlich ansammeln, kann jener Umstand an und für sich noch keinen Beweis für deren excretorische Beschaffenheit abgeben.

Auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse der Processe, welche sich in der Niere der höheren Thiere abspielen, berechtigt uns das Vorhandensein des Glomerulus im Cölom des Embryos bloß zu der Schlussfolgerung, dass in derselben Wasser und Salz enthalten sind. Das Wasser, welches durch die Nierentrichter in die Excretionscanälchen eintritt, wird nun offenbar die Aufgabe haben, deren Lumen zu durchspülen und auf diese Weise die hier ausgeschiedenen Producte hinaus zu befördern. Bei der weiteren Vervollkommnung des Excretionsapparates finden wir dann, dass das Wasser und Salz bereits in besondere Kapseln eintritt, die gewissermaßen abgegliederte Theile der Cölomhöhle vorstellen, mit denen nunmehr die Nierencanälchen communiciren. Diese Vorkehrung hat allem Anscheine nach den Zweck, zu verhindern, dass Nährstoffe, die mit der Lymphe in die allgemeine Leibeshöhle austreten, in die Excretionscanälchen gelangen. In den BOWMAN'schen Kapseln aber ist bekanntlich derjenige Theil des Wandungsepithels, welcher den Gefäßknäuel direct bekleidet, drüsig differenzirt und hat die Eigenschaft, kein Eiweiß durchzulassen.

So ungefähr wird man sich wohl den Excretionsprocess auch bei denjenigen Arthropoden vorzustellen haben, welche metanephridiale, mit inneren Endbläschen ausgestattete Nierenorgane besitzen. Im ausgebildeten Zustande können jedoch diese Thiere, da bei ihnen das endgültige Schicksal der Cölomanlagen ein ganz eigenthümliches ist, überhaupt keine für die Beurtheilung der physiologischen Leistungen des typisch entwickelten Cöloms unmittelbar verwendbare Hinweise liefern. Zum Theil bestand eben darin der große Fehlgriff ZIEGLER's und FAUSSEK's, dass sie auf die äußere Ähnlichkeit der fertigen Excretionsorgane gewisser Arthropoden mit hohlen Mesodermsomiten nebst den entsprechenden Metanephridien anderer, in Entwicklung begriffener Thiere allzuviel Gewicht gelegt haben.

Bei den ersteren entspricht aber das Endbläschen des Nierenorgans doch keinem ganzen Somite, sondern jedenfalls nur einem erhalten gebliebenen Theile eines Cölomsegments.

Die Embryologie giebt uns also keine genügenden Gründe, um die Frage nach der ursprünglichen Bedeutung der secundären Leibeshöhle im Sinne der Nephrocölytheorie von ZIEGLER und FAUSSEK zu entscheiden. Als Hauptstützen dieser Theorie bleiben vor der Hand nur gewisse vergleichend-anatomische Thatsachen übrig, sowie die physiologischen Deutungen, welche sich einige Autoren für diese morphologischen Befunde zurechtgelegt haben.

Die Ansicht, dass die Cölomhöhle der ausgebildeten Thiere eine excretorische Function habe, ist in der Litteratur recht häufig vertreten. Bei Erörterung dieser Frage werden wir nun die Arthropoden ganz bei Seite zu lassen haben, da bei ihnen die secundäre Leibeshöhle als solche eben verschwunden ist. Bei den höheren Wirbelthieren ist sie von den Nierenorganen getrennt und enthält nachweislich eine lymphatische Flüssigkeit. Bei Fischen und Amphibien aber, wo diese Höhle durch Wimpertrichter mit den Nieren in offener Verbindung steht, schließt man eben fast ausschließlich aus dem Vorhandensein solcher Nephrostomen auf die angebliche excretorische Function des Cöloms. Wie dem auch sein mag, so nehmen doch die Vertebraten jedenfalls die höchste Entwicklungsstufe im ganzen Thierreiche ein, und daher werden wir, um Anhaltspunkte für die Beurtheilung der ursprünglichen Function des Cöloms zu finden, solche gewiss nicht bei ihnen, sondern bei niederen Thieren zu suchen haben. In dieser Hinsicht pflegt man mit Recht die Mollusken und Anneliden heranzuziehen, von denen wiederum die letzteren sich als die am meisten geeigneten Formen erweisen, da wir bei ihnen zuerst Cölomhöhlen in typischer Ausbildung antreffen.

Diejenigen Autoren, welche der secundären Leibeshöhle der Anneliden eine excretorische Bedeutung zuschreiben, weisen dabei wie auch FAUSSEK gewöhnlich auf EISIG's, meine und GROBBEN's Arbeiten hin, sowie endlich auf die werthvollen, experimentellen Beobachtungen KOWALEWSKY's und seiner Schüler. Alle diese Untersuchungen haben jedoch nur die Thatsache constatirt, dass in den Elementen bestimmter, specifisch differenzirter Abschnitte des Cölomepithels, nämlich der sog. lymphoiden oder Peritonealdrüsen, in den Chloragogenzellen etc. gewisse Stoffe, worunter auch Excretions-

producte, und zwar meist in Form von festen Concrementen abgelagert werden. Da sich diese Gebilde gewöhnlich an Blutgefäßen befinden, so schließt man daraus, dass sie die betreffenden Stoffe dem Blute entnehmen. Dass aber aus den besagten Organen die Excretionsproducte direct in die Leibeshöhle ausgeschieden würden, wie das FAUSSEK behauptet, dafür haben wir keine Beweise. Auch werden wir in der Litteratur keine durch unmittelbare Beobachtung genügend begründete Angabe finden, dass in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Ringelwürmer freie Excretionsproducte in irgendwie bedeutenderer Menge vorhanden seien. Dagegen haben wir die ganz bestimmte Angabe CUÉNOT's (1891), dass die Cölomflüssigkeit der Anneliden ungefähr 3% Eiweiß in Lösung enthält, d. h. also ungefähr eben so viel wie die Lymphe der Vertebraten<sup>1</sup>.

Die Beobachtungen CUÉNOT's bestätigen somit die althergebrachte Auffassung, dass in der Leibeshöhle der Anneliden eine lymphoide Flüssigkeit enthalten ist, welche beim Fehlen der Blutgefäße die Bedeutung von Blut erhält. Bekanntlich verwandelt sich im letzteren Falle ein Theil der lymphoiden Zellen in echte rothe Blutkörperchen, welche das sonst in der Blutflüssigkeit gelöste Hämoglobin in ihren Zellkörper aufgenommen haben. Außerdem mussten uns aber schon die Betrachtungen folgender Art darauf bringen, dass der Cölomflüssigkeit der Anneliden eine ernährnde Bedeutung zukommt.

Eine ausgiebige Entfaltung der Blutcapillaren finden wir bloß bei Ringelwürmern von complicirterem Körperbau, während bei einer großen Anzahl von Anneliden das Blut durch das Gefäßsystem nur in die Hauptbezirke des Körpers geleitet wird. Hier können die Nährstoffe zu den verschiedenen Geweben offenbar nur dann gelangen, wenn sie aus den Blutgefäßen in die Cölomflüssigkeit übertreten, welche in Folge der starken Ausbildung der Leibeshöhle an alle Theile des Körpers dicht herantritt und alle inneren Organe bespült.

Auf eine andere Thatsache, die zu Gunsten dessen spricht, dass die Leibeshöhlenflüssigkeit der Anneliden unbedingt auch eine ernährnde Bedeutung haben müsse, hatte schon GROBBEN (1889), einer der eifrigsten Anhänger der Ansicht, dass die Hauptfunction des Cöloms eine excretorische sei, hingewiesen; es war der Um-

<sup>1</sup> Beiläufig gesagt, hätten wir hier noch ein Beispiel, wo trotz des nachgewiesenen Eiweißgehaltes in der Cölomflüssigkeit die entsprechenden Hohlräume »in den Präparaten« vollkommen farblos erscheinen und keine Niederschläge enthalten.

stand, dass sich in der Leibeshöhle der Anneliden die Geschlechtsproducte entwickeln. Dazu kommt noch, dass hier während der Bildung und Reifung der Eier und Spermatozoen in großen Mengen modifizierte Phagocyten erscheinen, welche die in die Leibeshöhle im Überschuss eingetretenen Nährsubstanzen in ihrem Zellkörper aufspeichern. Das war von mir und CUÉNOT gezeigt worden.

Somit hatte ich doch ganz bestimmte Thatsachen im Auge, als ich unter Berücksichtigung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Anneliden und den parenchymatösen Würmern »die Erweiterung der Gonadenhöhlen und ihre Verwandlung in die segmentalen Abschnitte der secundären Leibeshöhle durch eine gesteigerte Aufnahme von Lymphe aus dem Parenchym behufs Ernährung der hier entstehenden Geschlechtsproducte« zu erklären versuchte. FAUSSEK aber hat da auf den im russischen Texte meiner Arbeit gebrauchten Ausdruck »Chylolymphe« seine ganze Aufmerksamkeit gerichtet und in Folge dessen an mich die sonderbare Frage gerichtet, woher ich denn wüsste, »dass im Cölom dieselbe Flüssigkeit steckt, wie in der primären Leibeshöhle und in den Blutgefäßen«. Das ist ein schnurriger Einfall; FAUSSEK glaubte wohl, dass ich das Follikel-epithel der Gonaden oder die peritonealen Cölomwandungen für eine Art Filtrirpapier gehalten hätte, durch welches man nach Belieben ohne jede Veränderung Alles durchlassen könnte!<sup>1</sup>

Die Anwesenheit von freien Zerfallsproducten im Cölom der Anneliden kann natürlich nicht absolut in Abrede gestellt werden, da in den Geweben und Zellen, welche die Leibeshöhle umgeben oder sich in derselben befinden, sowie auch in den reifenden Geschlechtsproducten, Stoffwechsel jedenfalls stattfindet. Allein eben gerade dazu, um eine Anhäufung von schädlichen Stoffen in der Cölomflüssigkeit zu verhüten, bestehen hier sehr effective Vorkehrungen: das sind die Segmentalorgane, deren drüsige Canalwandungen

<sup>1</sup> Die wichtigen Beobachtungen CUÉNOT's über den Eiweißgehalt der Cölomflüssigkeit bei Ringelwürmern hat FAUSSEK in seinem russischen Aufsätze ganz unberücksichtigt gelassen und glaubt sich nun in der deutschen Übersetzung mit der einfachen Bemerkung abfinden zu können, dass »die nutritive Bedeutung der Cölomflüssigkeit bei Anneliden (nämlich was die Entwicklung der Geschlechtszellen betrifft) vielleicht als eine secundäre Anpassung aufzufassen« wäre. Er weist darauf hin, dass sich z. B. bei den Daphniden »eiweißhaltige Flüssigkeit für die Ernährung des Embryos selbst außerhalb desselben im sog. Brutraum ansammeln kann«. Derartige Paradigmata, wie sie FAUSSEK überhaupt sehr liebt, haben meiner Meinung nach nicht mehr inneren Werth, als der Vergleich Italiens mit einem Wasserstiefel.

von der Cöloflüssigkeit bespült werden, und die unzählige Menge der amöboiden Phagoeyten. Dieselbe Aufgabe haben wahrscheinlich auch einige Peritonealdrüsen, deren Thätigkeit überhaupt eine recht verschiedenartige zu sein scheint, aber lange noch nicht genügend erforscht ist.

Mit Ausnahme derjenigen Fälle, wo die Segmentalorgane der Ringelwürmer nur die Bedeutung von Ausführungsgängen für die Geschlechtsproducte haben, bestehen die Wandungen der Nephridialröhren selbst bei den einfachsten Vertretern dieser Thiergruppe aus einem charakteristischen Excretionsepithel. In den Zellen desselben finden wir in bedeutender Menge feste Excretionseconeremente und mit Flüssigkeit angefüllte Vacuolen. Da nun die Nephridien lange nicht immer mit Blutgefäßen versehen sind, so stammen jene Producte offenbar nicht nur aus dem Blute, sondern auch aus der Leibeshöhlenflüssigkeit, welcher sie dank besonderer, chemotactischer Eigenschaften der Nierenschlauchzellen entzogen werden. Außerdem besitzen die Elemente des Excretionsepithels, wie unlängst SCHNEIDER (1899) gezeigt hat, gelegentlich sogar die Eigenschaften echter Phagoeyten.

Was nun die Peritonealdrüsen anbelangt, so sitzen einige, wie das z. B. bei Oligochäten vorkommt, den Excretionscanälen der Nephridien unmittelbar auf. Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass die Zellen derselben gewisse, dem Cölo entnommene Stoffe den Elementen der Nierenorgane direct übergeben können. In den anderen Fällen aber, wo sich die Peritonealdrüsen, entfernt von den Excretionsorganen, an Blutgefäßen befinden, darf man sie bloß als Isolationsvorkehrungen bezeichnen, in deren Zellen die Zerfallsproducte nur temporär zurückgehalten werden, um sie so dem allgemeinen Kreislaufe der Stoffe im Körper zu entziehen. Eine solche Erscheinung fällt aber noch nicht mit dem Begriffe der Excretion zusammen, da die im gegebenen Falle aufgespeicherten Producte behufs ihrer endgültigen Entfernung aus dem Körper, so oder anders, erst noch den wirklichen Excretionsorganen, nämlich den Nephridien, anheimgestellt werden müssen.

Bei den Ringelwürmern geschieht das oft in der Weise, dass sich die Zellen von den Peritonealdrüsen lösen; in der Leibeshöhle werden sie dann von den Phagoeyten gefressen oder gerathen einfach durch die Action der Wimpertrichter in die Segmentalorgane, wo sie der Zerstörung anheimfallen. In denjenigen Fällen aber, wo die besagten Elemente in situ verharren, werden aus ihnen

die aufgespeicherten unbrauchbaren und schädlichen Stoffe wahrscheinlich von den Wanderzellen der Leibeshöhle extrahirt. Ich habe mehrfach Gelegenheit gehabt zu beobachten, wie Cölomphagoeyten, indem sie sich an verschiedene Gewebe fest anschniegten, denselben die charakteristischen Exeretionsconcremente entzogen. Da das Protoplasma solcher Phagoeyten sehr oft stark vacuolisirt erscheint, so giebt uns das zur Vermuthung Veranlassung, dass sie auch flüssige Ausscheidungsproducte aufnehmen können. Die mit Zerfallsproducten beladenen amöboiden Zellen gelangen schließlich auch in das Lumen der Nierenorgane und werden hier zerstört.

Aus allem Vorhergehenden ist ersichtlich, dass sich in der Cölomflüssigkeit der Anneliden freie Exeretionsproducte nicht in bedeutenderer Menge ansammeln können. In geringeren Quantitäten treffen wir solche übrigens doch auch im Blute und in der Lymphe der Vertebraten an; es ist aber noch Niemand eingefallen, das Blut oder die Lymphe der Wirbelthiere desswegen eine excretorische Flüssigkeit zu nennen.

Wenn wir von der Bedeutung des Cöloms der Ringelwürmer als eines Reservoirs für die sich bildenden Geschlechtsproducte absehen, so müssen wir eben die vollkommene Analogie der übrigen Functionen desselben mit den Functionen des Lymphsystems, manchmal sogar des Blutgefäßsystems der Vertebraten anerkennen.

Bei den Mollusken erlangt im Allgemeinen das Cölom resp. das Pericard im Vergleich mit der primären Leibeshöhle oder deren Derivaten, den Blutgefäßen und den lacunären Hohlräumen des Körpers, nur eine relativ geringe Ausbildung. Daraus folgerte GROBBEN (1855), dass die Pericardialflüssigkeit wahrscheinlich keine nutritive Bedeutung habe, sondern nur eine zur Ausfuhr durch die Niere bestimmte Ausscheidung sei. Bezüglich der Pericardialdrüsen, die hier dieselben Beziehungen zum Blutgefäßsystem bekunden, wie bei den Anneliden die Peritonealdrüsen, war er der Ansicht, dass ihre ursprüngliche Function wohl darin bestand, den Nieren in ihrer Aufgabe, das überflüssige Wasser aus dem Blute zu entfernen, behilflich zu sein. GROBBEN fand es für sehr möglich, dass dabei auch leichtlösliche Substanzen mit ausgeschieden wurden. Aus einer derartigen primären Thätigkeit der Pericardialdrüsen habe sich nachher die Befähigung ihrer Zellen entwickelt, Exeretionsproducte, die auch hier hauptsächlich als feste Concremente erscheinen, dem Blute zu entziehen und im Protoplasma zurückzuhalten. Vom weiteren Schicksal der in den Pericardialdrüsenzellen isolirten Stoffe

hatte der Autor sich die Vorstellung gemacht, dass dieselben mit den sich loslösenden Zellen durch die Niere, die mit dem Pericard vermittels des offenen Wimpertrichters communicirt, nach außen geschafft würden. Wirkliche Beweise aber dafür, dass sich in der Pericardialhöhle der Mollusken freie Excretionsproducte ansammeln, besitzen wir nicht. Außerdem haben wir es gar nicht einmal nöthig, dem Pericard irgend welche bedeutendere, excretorische Thätigkeit zuzuschreiben, da das Excretionsepithel der Niere gerade bei den Mollusken gewöhnlich eine überaus reiche Entfaltung erlangt und bei seinen intimen Beziehungen zu den Bluträumen eine vorzügliche Einrichtung vorstellt, um die Excretionsproducte dem Blute direct zu entziehen.

Allein auch GROBBEN (1884) hatte schon ganz richtig bemerkt: »Das Pericard ist jedoch nicht das alleinige Homologon der secundären Leibeshöhle. Es muss noch die Höhle der Genitaldrüse als ursprünglicher Abschnitt derselben hinzugerechnet werden, wozu der Zeitlebens bestehende Zusammenhang der Genitaldrüsen mit dem Pericardialraum bei *Sepia* den Anhaltspunkt bietet.« Als Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung wies er noch auf die beständige Communication der Gonaden mit dem Homologon der Pericardialhöhle bei einigen »an der Wurzel des Schneckenstammes stehenden Molluskenformen, nämlich den Solenogastres« hin und fand, dass hierin »ein phylogenetisch alter Zustand . . . , welcher an die einfachsten Verhältnisse der Würmer anschließt«, sich ausspräche.

Eine solche morphologische Übereinstimmung in zwei so weit von einander abstehenden Gruppen, wie die Solenogastres und Cephalopoden, ist natürlich kein bloßer Zufall. Man kann dieselbe eben nur in dem Sinne deuten, dass in beiden Fällen ursprüngliche Organisationsverhältnisse erhalten seien, die bei den übrigen Mollusken mehr oder minder bedeutende Modificationen erfahren haben. Gleichzeitig damit muss aber auch zugegeben werden, dass derjenige Abschnitt des Cöloms, welcher bei der Mehrzahl der heutigen Mollusken zum Pericard geworden ist, anfangs einen Behälter nicht für Excretionsstoffe, sondern für die reifen Geschlechtsproducte vorstellte, wie wir das bei den Solenogastres auch heut zu Tage noch thatsächlich vorfinden. Da nun für die Bildung der Geschlechtsproducte eine beständige Zufuhr von Nährstoffen unentbehrlich ist, so ergibt sich hieraus der Übertritt solcher aus dem Blut in die Gonadenhöhlen ganz von selbst. Von da aus aber hatten diese Stoffe freien Zutritt

in den weiteren, nämlich den pericardialen Cöloinabschnitt dank der offenen Communication desselben mit der Genitaldrüsenhöhle. Mit einem Worte — auch bei den Mollusken hatte die Cöloin-flüssigkeit ursprünglich offenbar die Bedeutung nicht einer excretorischen, sondern einer nutritiven, lymphartigen Flüssigkeit.

Übrigens gelangt auch ZIEGLER in seinem Referate nach einer eingehenden Prüfung der einschlägigen vergleichend-anatomischen Thatsachen zu demselben »Endresultate«, dass bei den Mollusken wahrscheinlich die Gonaden ursprünglich auch der »secundären Leibeshöhle angehörten wie wir es bei den Cephalopoden sehen) und die Genitalhöhle sich successive von derselben abtrennte. Die Mollusken liefern uns somit sehr werthvolle, wenngleich indirecte Hinweise auf die ursprüngliche Bedeutung des Cöloins, jedoch sind dieselben, wie man sieht, für eine Erklärung des Ursprungs der secundären Leibeshöhle aus der excretorischen Thätigkeit des Thierkörpers keineswegs günstig.

Nach allen vorhergehenden Erörterungen ist ferner einleuchtend, dass FAUSSEK die Grundfunctionen der metanephridialen Nierenorgane durchaus unrichtig dargestellt hat. Diese Organe sind schon dort, wo wir sie zum ersten Mal antreffen, d. h. bei den einfachsten Anneliden, mit einem drüsig-excretorischen Abschnitte ausgestattet, der nur dann fehlt, wenn die Nephridien ausschließlich als Ausführungswege der Geschlechtsproducte dienen. Dank dem Vorhandensein eines besonderen Excretionsepithels sind diese Nephridialschläuche befähigt, unbrauchbare und schädliche Stoffwechselproducte aus dem Blute und der Cöloinflüssigkeit in eben derselben Weise zu extrahiren, wie es die Protonephridien in Bezug auf ihre Umgebung thun. Diese Ähnlichkeit in der Wirkungsweise tritt besonders deutlich bei den Mollusken zu Tage, wo der drüsig-theil der bleibenden Niere sich gewöhnlich ganz im Bereiche der primären Leibeshöhle befindet. Gewiss besteht ein fundamentaler Unterschied zwischen Proto- und Metanephridien in der Ausstattung der letzteren mit einem offenen Trichter, doch ist ein solcher für die Ausfuhr der Excretionsproducte aus dem Körper nicht unumgänglich nothwendig. Das beweist das Vorkommen einer ganzen Reihe von Nierenorganen, deren Lumen gegen die allgemeine Leibeshöhle hin vollkommen abgeschlossen ist. In dieser Gestalt erscheinen die Excretionsorgane der niederen Thiere, und die höchsten Vertreter verschiedener Gruppen erreichen ein ähnliches Verhalten, welches als

beste Vorkehrung gegen eine nutzlose Verschwendung der für den Organismus so wichtigen Eiweißstoffe erscheint, die zusammen mit der Cöloflüssigkeit durch die Wimpertrichter der Metanephridien eventuell aus dem Körper hinausgeschafft werden könnten. Außerdem sahen wir, dass das typisch ausgebildete Cöloin nirgends die Bedeutung eines einfachen Excretionsbehälters hat; folglich konnte auch die Bildung der inneren Öffnungen der Metanephridien nicht durch das Bedürfnis hervorgerufen worden sein, für die Excretionsproducte einen offenen Ausgang aus dem Cöloin zu schaffen.

Das Zustandekommen der Nephridialtrichter lässt sich viel besser vom Standpunkte derjenigen Theorie erklären, nach welcher die secundäre Leibeshöhle der Erweiterung von Gonadenhöhlen ihren Ursprung verdanken soll, da die Ausfuhr der Geschlechtsproducte unbedingt eine offene Communication mit der Außenwelt verlangt. Ist aber einmal eine solche Communication zu Stande gekommen, so wird es nicht schwer sich vorzustellen, dass die betreffende Vorkehrung nachträglich auch die Rolle übernommen haben möchte, aus dem Cöloin die mit Zerfallsproducten beladenen Phagocyten, sowie auch eventuell das überflüssige Wasser mit den in Lösung befindlichen Salzen hinaus zu schaffen. Das Eiweiß nun, das, wie z. B. bei Anneliden, mit der Cöloflüssigkeit in die Lichtung der Nephridialschläuche gelangen kann, dürfte hier möglicher Weise von den Zellen des Excretionsepithels, die ja überhaupt verschiedene chemotactische Eigenschaften besitzen, resorbirt und so im Organismus zurückbehalten werden.

Wir sehen also, dass die Theorie ZIEGLER's vom Ursprunge der secundären Leibeshöhle von Excretionsapparaten, sowie die Modification dieser Theorie, welche uns FAUSSEK vorschlägt, auf sehr schwacher Grundlage aufgebaut sind.

Zu allem Gesagten wäre noch hinzuzufügen, dass beide Autoren den folgenden, wichtigen Umstand gar nicht bedacht haben. Auch wenn wir die Frage bei Seite lassen, ob das ganze Cöloin ursprünglich die Bedeutung eines Geschlechtsgewebes gehabt habe, oder ob die Urgeschlechtszellen in dasselbe secundär eingewandert seien, so können wir doch die Thatsache nicht in Abrede stellen, dass das typische Cöloin auf den niedersten Stufen seines Vorkommens als ein Hohlraum erscheint, in welchem die Geschlechtsproducte sich bilden und reifen. Will man nun die Nephrocölotheorie und besonders die Auffassung FAUSSEK's gelten

lassen, der zufolge die secundäre Leibeshöhle bei ihren ersten phylogenetischen Anfängen bloß ein Behälter für Wasser und die Zerfallsproducte des Körpers gewesen sei, so ist man gezwungen auch zuzugeben, dass bei den Vorfahren sämtlicher Cölo-  
maten die Bildung der Geschlechtsproducte sich unter den denkbar ungünstigsten Bedingungen abgespielt haben muss — nämlich in einem von Excretionsproducten infectirten Medium.

Zu einem solchen Schlusse führt unvermeidlich diese »physiologische Cölomtheorie«.

Bei Abfassung meiner russischen Arbeit hatte ich eine Abhandlung POLEJAEFF's (1893), in welcher über Mesoderm, Leibeshöhle und dergleichen Dinge allgemeine Betrachtungen angestellt werden, ganz außer Acht gelassen und will nun hier das Versäumte nachholen.

Das erste Entstehen einer Leibeshöhle überhaupt führt der Verfasser auf das Bedürfnis zurück, im Inneren des Thierkörpers ausgiebigere Ernährungsbedingungen für die vom Darne weiter abgelegenen Körpertheile zu schaffen. Später, nachdem die Bildung der hauptsächlichsten Blutgefäßstämme zu Stande gekommen sei, habe die allgemeine Leibeshöhle ihre Beziehungen zu den Processen der Ernährung eingebüßt und eine excretorische Bedeutung erhalten. Diesem Umstande sei es wahrscheinlich zuzuschreiben, nicht nur dass die Protonephridien mit ihren terminalen Excretionszellen im Parenchym endigen, sondern auch, dass sich die Metanephridien durch ihre Wimpertrichter direct in die Leibeshöhle öffnen. Endlich wären dank der progressiven Ausbildung des Gefäßsystems die Excretionsorgane zu diesem in unmittelbare Beziehung getreten, wonach die bezüglichlichen Trichter überflüssig geworden und einer regressiven Entwicklung anheimgefallen seien, und damit wäre die ganze physiologische Bedeutung der Leibeshöhle auf die eines abgeschlossenen Behälters für gewisse Organsysteme herabgesetzt worden.

Wir haben es hier also auch mit einer Art von physiologischer Nephrocölmtheorie zu thun, die mit derjenigen FAUSSEK's in mancher Hinsicht unverkennbare Ähnlichkeit hat, was Letzterem aber wiederum gänzlich entgangen zu sein scheint. Sie unterscheidet sich jedoch von derselben wesentlich dadurch, dass der Verfasser überhaupt

keinen principiellen Gegensatz zwischen primärer und secundärer Leibeshöhle anerkennt.

Dem entsprechend giebt POLEJAEFF natürlich auch nicht zu, dass zwischen Mesenchym und Cölothel ein fundamentaler Unterschied bestehe. Gegen KLEINENBERG behauptet er nun, dass das Mesoderm eben so gut wie Ecto- und Entoderm ein Keimblatt sei, denn alle drei wären eigentlich nicht viel mehr als topographische Begriffe; man habe eben den beiden primären Keimblättern im Allgemeinen eine viel zu große Bedeutung beimessen wollen. Da sowohl das Mesoderm als auch die Urgeschlechtszellen bald vom Ectoderm, bald vom Entoderm herrührten, so erblickt POLEJAEFF darin den Beweis dafür, dass beide Keimblätter noch die Eigenschaften des Blastoderms beibehalten hätten, dass also ihre Elemente potentiell zu gleicher Zeit ecto- und entodermal seien. Der Verfasser geht noch weiter, indem er unter Hinweis auf die bekannten Experimente von DRIESCH behauptet, dass die Zellen aller drei Keimblätter offenbar äquivalent seien, und eine jede von ihnen, wenn sie isolirt in die nöthigen Bedingungen versetzt werden könnte, sich gewiss zu einem vollständigen, wenn auch vielleicht pygmäenhaften Organismus entwickeln würde. Im Einklange mit dieser Auffassung ist POLEJAEFF denn auch der Meinung, dass bei den Vorfahren der Metazoen keine Sonderung der Elemente in somatische und Propagationszellen wie etwa bei *Volvox* bestanden habe, und sucht dieselbe durch den Hinweis darauf zu stützen, dass wir eine vorzeitig frühe Differenzirung der Urgeschlechtszellen immer nur bei Vertretern sehr wenig ursprünglicher Thiergruppen anträfen, so bei Chätognathen, Arthropoden und, wie er glaubt, auch bei gewissen Mollusken, Anneliden und Bryozoen. Bezüglich der drei letzteren Thiergruppen hält nämlich POLEJAEFF es für sehr wahrscheinlich, dass die Urmesoblasten nichts Anderes seien als vorzeitig differenzirte Urgeschlechtszellen und mit der Mesodermbildung überhaupt nichts zu schaffen hätten.

Der theoretische Standpunkt, welchen POLEJAEFF einnimmt, ist von dem meinigen so grundverschieden, dass ich auf eine Discussion seiner allgemeinen Anschauungen begreiflicher Weise hier Verzicht leisten muss. Für die Sonderfragen über das Mesoderm und die Leibeshöhle aber ergeben sich meines Erachtens die betreffenden Erwiderungen aus der vorliegenden Arbeit von selbst.

## Litteraturverzeichnis.

- Apäthy, S. 1889. Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? Biol. Centralbl. 9. Bd.
- 1891. Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. Z. Anzeiger 14. Jahrg.
- Balfour, F. 1880—81. Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. u. 2. Bd. Jena.
- Beard, J. 1884. On the life-history and development of the genus *Myxostoma*. Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd.
- Bergh, R. S. 1885 A. Über die Metamorphose von *Nephelis*. Zeit. Wiss. Z. 41. Bd.
- 1885 B. Die Metamorphose von *Aulastoma gulo*. Arb. Z. Inst. Würzburg 7. Bd.
- 1885 C. Die Excretionsorgane der Würmer. Kosmos 17. Bd.
- 1886 A. Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsinen und der Kieferegeln. Z. Anzeiger 9. Jahrg.
- 1886 B. Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden mit besonderer Rücksicht auf das sog. mittlere Keimblatt und das Centralnervensystem. Kosmos 2. Bd.
- 1888. Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei *Criodrilus*. Arb. Z. Inst. Würzburg 8. Bd.
- 1890 A. Ein moderner Theoretiker und seine Methodik. Zur Abwehr gegen Herrn Rabl. Z. Anzeiger 13. Jahrg.
- 1890 C. Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Zeit. Wiss. Z. 50. Bd.
- 1891. Idem. 2. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. ibid. 52. Bd.
- 1895. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden.
- Bourne, A. G. 1884. Contributions to the anatomy of the Hirudinea. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.
- 1894. On certain points in the development and anatomy of some Earthworms. ibid. (2) Vol. 36.
- Bülow, C. 1883. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus*. Zeit. Wiss. Z. 39. Bd.
- Bürger, O. 1891. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nephelis*. Z. Jahrb. Morph. Abth. 4. Bd.
- 1894. Idem. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulastoma gulo*. Zeit. Wiss. Z. 58. Bd.
- Bütschli, O. 1877. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. 3. Zur Kenntnis des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung bei *Nephelis vulgaris*. ibid. 29. Bd.
- Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theils der Metazoen. Morph. Jahrb. 8. Bd.
- Butschinski, P. 1881. Zur Frage nach der Entwicklung des Regenwurmes *Lumbricus terrestris*. Russisch. Nachr. Neurussisch. Ges. Nat. Odessa 7. Bd.

- Cholodkowsky, N. 1892. Contributions à la théorie du mésoderme et de la métamérie (Communication préliminaire). Congrès Internation. Z. 2. Sess.
- Chun, C. 1890. Monographie der Ctenophoren. Fauna Flora Golf. Neapel 1. Mon.
- Claparède & Meczniokoff. 1869. Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Zeit. Wiss. Z. 19. Bd.
- Claus, C. 1874. Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastraeatheorie. Wien.
- Conn, H. W. 1886. Life history of *Thalassema*. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3.
- Cuénot, L. 1891. Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2 Part. Invertébrés. Arch. Z. Expér. (2) Tome 9.
- Drasche, R. v. 1884. Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. Entwicklung von *Pomatoceros triquetus*. Wien.
- 1885. Idem. Entwicklung von *Sabellaria spinulosa*, *Hermione hystrix* und einer Phyllodoce. Wien.
- Eisig, H. 1887. Monographie der Capitelliden. Fauna Flora Golf. Neapel 16. Mon.
- 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd.
- Emery, C. 1886. La régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annelides polychètes. Arch. Ital. Biol. Tome 7.
- Faussek, V. 1897. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. (Russisch.) Trav. Soc. Natural. Pétersbourg Vol. 28 Livr. 2.
- 1899. Über die physiologische Bedeutung des Cöloms. ibid. Vol. 33 Livr. 1.
- 1900. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. Z. Stat. Neapel 14. Bd.
- Fraipont, J. 1888. Le genre *Polygordius*. Fauna Flora Golf. Neapel 14. Mon.
- Giard, A. 1876. Note sur le développement de la *Salmacina Dysteri*. Compt. Rend. Tome 82.
- Goette, A. 1882. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Beschreibender Theil. Leipzig.
- 1884. Idem. 2. Vergleichender Theil. Hamburg u. Leipzig.
- 1886. Idem. 3. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluvialis*. Hamburg u. Leipzig.
- Goodrich, E. S. 1895. On the coelom, genital ducts and nephridia. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37.
- 1899. On the communication between the coelom and the vascular system in the leech, *Hirudo medicinalis*. ibid. Vol. 42.
- Grobben, C. 1884. Morphologische Studien über Harn- und Geschlechtsapparat sowie Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Z. Inst. Wien 5. Bd.
- 1888. Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. ibid. 7. Bd.
- 1889. Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden, nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben. Sitz. Ber. Akad. Wien 97. Bd.
- Haeckel, E. 1896. Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere. Berlin.
- Häcker, V. 1895. Die spätere Entwicklung der *Polygordii*-Larve. Z. Jahrb. Morph. Abth. 8. Bd.
- 1896. Pelagische Polychätenlarven. Zeit. Wiss. Z. 62. Bd.
- Harmer, S. F. 1889. Notes on the anatomy of *Dinophilus*. Journ. Mar. Biol. Ass. Vol. 1.

- Hatschek, B. 1877. Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicelella echinata*. Zeit. Wiss. Z. 29. Bd.
- 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Z. Inst. Wien 1. Bd.
- Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus*. ibid. 3. Bd.
- 1885 A. Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. ibid. 6. Bd.
- 1885 B. Entwicklung der Trochophora von *Enpomatius uncinatus*. ibid. 6. Bd.
- 1888—91. Lehrbuch der Zoologie. Jena.
- 1891. Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. D. Z. Ges. 3. Vers.
- Hepke, P. 1897. Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. Zeit. Wiss. Z. 63. Bd.
- Hertwig, O. & R. 1879. Studien zur Blättertheorie. 1. Die Actinien. Jena.
- 1881. Idem. 4. Die Cölomtheorie. ibid.
- Hertwig, R. 1880. Idem. 3. Über den Bau der Ctenophoren. ibid.
- Kleinenberg, N. 1872. *Ilybra*. Leipzig.
- 1878. Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*. Napoli.
- 1881. Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anellidi. Atti. Accad. Lincei.
- 1881 A. Über die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*. Zeit. Wiss. Z. 35. Bd.
- 1886. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. ibid. 44. Bd.
- Korschelt, E. & K. Heider. 1890. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena.
- Kowalevsky, A. 1871. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (7) Tome 16 No. 12.
- 1897. Études biologiques sur les Clepsines. ibid. (8) Tome 5 No. 3.
- Lang, A. 1884. Monographie der Polycladen. Fauna Flora Golf. Neapel 11. Mon.
- 1884—94. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Jena.
- Lankester, E. R. 1873. On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of vascular and lymph systems. Ann. Mag. N. H. (4) Vol. 11.
- 1875. On the invaginate planula, or diploblastic phase of *Paludina vivipara*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15.
- 1877. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom. ibid. Vol. 17.
- Leuekart, R. 1863. Die Parasiten des Menschen. 1. Bd.
- Mead, A. D. 1894. Preliminary account of the cell-lineage of *Amphitrite* and other Annelids. Journ. Morph. Boston Vol. 9.
- Metschnikoff, E. 1871. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. Mélang. Biol. Pétersbourg Tome 7.
- 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeit. Wiss. Z. 24. Bd.
- 1882. Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. ibid. 37. Bd.
- 1886. Embryologische Studien an Medusen. Wien.
- Meyer, E. 1887. Studien über den Körperbau der Anneliden. 1—3. Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd.

- Meyer, E. 1888. Idem. 4. *ibid.* 8. Bd.
- 1890 A. Die Abstammung der Anneliden. *Biol. Centralbl.* 10. Bd.
- 1890 B. Über die Segmental- und Geschlechtsorgane von *Lopodorhynchus* (Russisch.) *Sitz. Ber. Biol. Sect. Nat. Ges. Warschau* No. 9.
- 1891. Über die Elemente der Lymphe und ihre Functionen bei den Terebelloiden. (Russisch.) *ibid.* No. 6.
- Michel, A. 1896 A. Sur l'origine du bourgeon de régénération caudale chez les Annelides. *Compt. Rend.* Tome 123.
- 1896 B. Sur la différenciation du bourgeon de régénération caudale chez les Annelides. *ibid.*
- Nusbaum, J. 1886. Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées. *Arch. Slav. Biol.* Tome 1.
- Oka, A. 1894. Beiträge zur Anatomie von *Clepsine*. *Zeit. Wiss. Z.* 58. Bd.
- Pereyaslawzewa, S. 1896. Mémoire sur l'organisation de la *Nereilla antennata*. *Ann. Sc. N.* (8) Tome 1.
- Platt, J. 1894. Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in *Necturus*. *Arch. Mikr. Anat.* 43. Bd.
- 1897. The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. *Morph. Jahrb.* 25. Bd.
- Polejaeff, N. 1893. Sur la signification systématique du feuillet moyen et de la cavité du corps. *Congrès Internation. Z.* 2. Sess. 2. Part.
- Polejaeff, N. & Schimkewitsch, W. 1891. Lehrbuch der Zoologie der Wirbelthiere. (Russisch.) Petersburg.
- Rabl, C. 1879. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morph. Jahrb.* 5. Bd.
- 1889. Theorie des Mesoderms. *ibid.* 15. Bd.
- 1897. Idem. Separatausgabe. 1. Bd. Leipzig.
- Randolph, H. 1891. The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. *Z. Anzeiger* 14. Jahrg.
- Rathke, H. 1862. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig.
- Repiaehoff, W. 1881. Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavo-capitatus* und *Saccocirrus papilloceus*. *Z. Anzeiger* 4. Jahrg.
- Robin, C. 1875. Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. *Mém. Acad. Sc. Paris* Tome 40 No. 9.
- Roule, L. 1887. Sur la formation des feuillets blastodermiques chez une Annelide polychète (*Dasychone lucullana*). *Compt. Rend.* Tome 105.
- 1889. Études sur le développement des Annelides et en particulier d'un Oligochète limicole marin (*Euchytruvodes Marionii*). *Ann. Sc. N.* (7) Tome 7.
- 1891. Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. *ibid.* (7) Tome 11.
- 1897. L'embryologie comparée. Paris.
- Salensky, W. 1876. Über die Metamorphose des *Echiurus*. *Morph. Jahrb.* 2. Bd.
- 1882 (1882 C). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Biol. Centralbl.* 2. Bd.
- 1882 A. Études sur le développement des Annelides. I, 1. *Arch. Biol.* Tome 3.
- 1882 B. Idem. I, 2. *ibid.*
- 1883. Idem. I, 3—5. *ibid.* Tome 4.
- 1886. Die Urform der Heteroplastiden. *Biol. Centralbl.* 6. Bd.

- Salensky, W. 1887 A. Études sur le développement des Annélides. Développement de *Branchiobdella*. Arch. Biol. Tome 6.  
 — 1887 B. Idem. 2. Conclusions et réflexions. *ibid.*  
 — 1887 C. Études sur le développement du Vermet. *ibid.*
- Samassa, P. 1892. Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. Mikr. Anat. 40. Bd.  
 — 1893. Über die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2) 5. Bd.
- Schimkewitsch, W. 1895. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom weißen Meere. Zeit. Wiss. Z. 59. Bd.  
 — 1896. Studien über parasitische Copepoden. *ibid.* 61. Bd.  
 — 1898. Über die Entwicklung des Darmcanals bei einigen Arachniden. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 29 Livr. 2.
- Schneider, G. 1899. Über Phagoeytose und Excretion bei den Anneliden. Zeit. Wiss. Z. 66. Bd.
- Sedgwick, A. 1884. Origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.
- Semper, C. 1876. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. 3. Strobilation und Segmentation. Arb. Z. Inst. Würzburg 3. Bd.
- Spengel, J. W. 1879. Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von *Bonellia*. Mitth. Z. Stat. Neapel 1. Bd.
- Stosisch, M. 1878. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Sitz. Ber. Akad. Wien. 77. Bd. 1. Abth.
- Thiele, J. 1891. Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd.
- Vejdovsky, F. 1888—92. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1888. 1. Hft. 1890. 2. Hft. 1892. 3. u. 4. Hft.
- Weismann, A. 1883. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena.
- Whitman, C. O. 1878. The embryology of *Clepsine*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18.  
 — 1887. A contribution to the history of the germ-layers in *Clepsine*. Journ. Morph. Boston Vol. 1.
- Wilson, E. B. 1887. The germ-bands of *Lumbricus*. *ibid.*  
 — 1889. The embryology of the Earthworm. *ibid.* Vol. 3.  
 — 1890. The origin of the mesoblast-bands in Annelids. *ibid.* Vol. 4.  
 — 1892. The cell-lineage of *Nereis*. *ibid.* Vol. 6.
- Wistinghausen, C. v. 1891. Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumcillii*. Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd.
- Ziegler, E. 1885. Die Entwicklung von *Cyclus cornea*. Zeit. Wiss. Z. 41. Bd.  
 — 1889. Der Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selaehiern. Arch. Mikr. Anat. 32. Bd.  
 — 1898. Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. D. Z. Ges. 8. Vers.

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

- A* After.  
*Adi* adanale Neuromuskelanlagen (rudimentäre Analecirren).  
*Ad* Analdrüsen.  
*au* Anlagen der vorderen, bleibenden Antennen.  
*an* adanale Nervenstämme.  
*ap* Anlagen der hinteren, bleibenden Antennen.  
*Be* Connective des Bauchmarks.  
*Bd* Bauchdrüse.  
*Bp* Bauchplatten.  
*Bs* Bauchschild.  
*Bw* Bauchwimperstreif.  
*bo* Borstensäcke.  
*bs* einzeln zerstreute Bauchschildzellen.  
*cm<sup>1</sup>, cm<sup>2</sup>* erste und zweite, ventrale Commissur des larvalen Rumpfnervensystems.  
*cm<sup>1</sup>, cm<sup>2</sup>, cm<sup>3</sup>* erstes, zweites und drittes Paar Neuromuskelanlagen der ventralen Commissuren.  
*Dm* Darmmuskelnzellen.  
*da* dorsale Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre (sog. Rückenantennen).  
*dm* Dissepimentmuskelnzellen.  
*dn* Rückenerv der unteren Hemisphäre.  
*dr* Hautdrüsenzellen.  
*gaa* Ganglienanlagen der vorderen, bleibenden Antennen.  
*gap* Ganglienanlagen der hinteren, bleibenden Antennen.  
*gap'* periphere Ganglien derselben Organe, die sich an den Hirnconnectiven bilden.  
*gB* Ganglienanlagen des Bauchmarks (Ganglienleisten).  
*go* Anlagen der Nackenwimperorgane (Geruchsorgane).  
*ggo* Ganglienanlagen der Nackenwimperorgane.  
*ggo'* periphere Ganglien derselben Organe, die sich an den Hirnconnectiven bilden.
- gP* Pharyngealganglien.  
*gp* Parapodialganglien.  
*gsa* Ganglienanlagen des rudimentären Scheitelantennenpaares.  
*gSo* Ganglienanlage des rechten, normal entfalteten Scheitelwimperorgans.  
*He* Hirncommissur.  
*hei* Anlagen der Rückencirren.  
*hm* bleibende, hämale Längsmuskulatur.  
*hm\** deren vordere Abschnitte, welche in die Kopffregion vorwachsen.  
*Ks* Kopfschild.  
*ks* gesonderte Theile desselben oder einzeln zerstreute Kopfschildzellen.  
*lm* larvale Längsmuskeln.  
*ln* Seitennerven.  
*lmm* laterale Randneuromuskelanlagen der Bauchplatten.  
*lmo* obere Neuromuskelanlagen der Seitennerven.  
*M* Mesodermstreifen; solide oder hohle Mesodermsonite.  
*M'* erstes Mesodermsonitpaar des Rumpfes, welches später in die Kopffregion vorwächst.  
*MD* Mitteldarm.  
*MP* Urmesoblasten und entsprechende Endzellengruppen der Mesodermstreifen.  
*My* adanale Mesenchymanlagen von *Polygordius*, welche den rudimentären Analecirren der *Lopadorhynchus*-Larve entsprechen.  
*mm* Muskelzellen der Mesenterien.  
*my* Mesenchymzellen.  
*mx* primäre Muskelzellen.  
*N* bleibende Nephridien.  
*Nz* große, larvale Nervenzellen.  
*n* Nerven.  
*n<sup>1</sup>—n<sup>7</sup>* Längsnervenpaare der oberen Hemisphäre, wovon *n<sup>2</sup>*, *n<sup>3</sup>* und *n<sup>5</sup>* sich in die untere Halbkugel fortsetzen. — *n<sup>2</sup>* Hirnconnective; deren untere Fortsetzungen bilden die

- Schlundconnective *Sc*. — Den oberen  $n^7$  entspricht der unpaare, untere Rückenerv *dn*. —  $n^1$  Nerven der Scheitelwimperorgane.
- nci* Anlagen der Baucheirren.
- nm* bleibende, neurale Längsmuskulatur.
- nm\** deren vordere Abschnitte, welche in die Kopfregion vorwachsen.
- nz* Nervenzellen.
- nzd* dorsale Nervenzellengruppe des unteren Prototrochrandes.
- nze* ventrale Nervenzellengruppen des unteren Prototrochrandes.
- O Mund.
- Oh* Mundhöhle.
- Ouml* obere, laterale Neuromuskulanlagen des Prototrochs.
- o* Eier.
- oN;d* dorsales Paar der großen Nervenzellen des zweiten, oberen Ringsystems.
- oN;v* ventrales Paar der großen Nervenzellen desselben Systems.
- oPnm* obere, pharyngeale Neuromuskulanlagen.
- orm<sup>1</sup>, orm<sup>2</sup>* erster und zweiter, oberer Ringmuskel.
- ov* Ovarium.
- o;* obere Prototrochzellen.
- P* Schlundanlagen.
- Pd* Anhangsdrüsen des Schlundes.
- Pm* Anlagen der Schlundmuskulatur.
- Pma* deren äußere Schichten.
- Pmi* deren innere Schicht (radiäre Schlundmuskulatur).
- P;N* larvale Nephridien.
- Pn* bleibende Schlundnerven.
- Pno* obere, larvale Schlundnerven.
- Pnu* untere, larvale Schlundnerven.
- p* Peritoneum.
- pn* Parapodialnerven.
- qm* Quermuskeln oder deren Elemente.
- R* rosettenförmige Gruppen gelber Zellen bei der Larve von *Polygordius*.
- Rm* Ringmuskel des Prototrochs.
- Rmz* dessen Myoblasten.
- Rn* Ringnerv des Prototrochs.
- rmz* subdermale Ringmuskelzellen.
- rno<sup>1</sup>, rno<sup>2</sup>, rno<sup>3</sup>* erster, zweiter und dritter Ringnerv der oberen Hemisphäre.
- rmu* Ringnerv der unteren Hemisphäre.
- Sc* Schlundconnective (untere Fortsetzungen der Hirneconnective).
- So* rechtes, normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan.
- su* rudimentäres Scheitelantennenpaar.
- smu* mediane Scheitelneuromuskulanlage (unpaare, rudimentäre Scheitelantenne).
- sNz* große Nervenzellen des dritten, oberen Ringsystems.
- suz* Nervenzellen der medianen Scheitelneuromuskulanlage.
- so* linkes, rudimentäres Scheitelwimperorgan.
- st* epitheliale Stützzellen der Antennenanlagen.
- s;* neuroepitheliale Simeszellen.
- T* Nephridialtrichter.
- Uuml* untere, laterale Neuromuskulanlagen des Prototrochs.
- Uumlv* äquatoriale Neuromuskulanlagen der Hirneconnective.
- unmv* stomodäale Neuromuskulanlagen.
- uN;d* dorsales Paar der großen Nervenzellen des unteren Ringsystems.
- uN;l* laterale Nervenzellengruppen desselben Systems.
- uN;v* ventrales Paar der großen Nervenzellen desselben Systems.
- uPnm* untere, pharyngeale Neuromuskulanlagen.
- urm* unterer Ringmuskel.
- u;* untere Prototrochzellen.
- Vc* intersegmentale Ringgefäße.
- VD* Vorderdarm (Stomodäum).
- VDn* larvale Stomodäalnerven.
- vn* Bauchnerven.
- vnm* ventrale Randneuromuskulanlagen der Bauchplatten.
- W;* große Wimperzellen des Prototrochs (Hauptzellen) und des rechten Scheitelwimperorgans.
- wf* Wimperfeldzellen des letzteren.
- w;* Wimperzellen des linken, rudimentären Scheitelwimperorgans.
- I, II, III* erstes, zweites und drittes Mesodermisompaar (bei *Polygordius*).

- 1—7 larvale Längsmuskeln der Trochophora von *Lopadorhynchus*. 1 *a*, 1 *b* äußerer und innerer Wurzelstrang des unpaaren Bauchmuskels der unteren Hemisphäre.  
 1 unpaarer Bauchmuskel der oberen Hemisphäre. 2—7 paare Muskeln.

## Tafel 12.

Alle Figuren dieser Tafel beziehen sich auf die Entwicklung von *Polygordius* und sind bei einer Vergrößerung von ca. 350/1 dargestellt. Eine Ausnahme bilden bloß die Fig. 26, 28 und 29, die bei 330facher Vergrößerung abgebildet wurden. Die Entwicklungsstadien der Larven sind in der Weise bezeichnet, dass die entsprechenden Habitusbilder der Arbeit HATSCHKE's (1875) in Klammern angeführt wurden. Wenn dann die Zeichen > oder < davorgestellt sind, so bedeutet dass, dass die Larve etwas älter oder jünger als das in der angezeigten Figur von HATSCHKE dargestellte Stadium war; ein — zwischen den Zahlen dagegen bedeutet ein Mittelstadium.

- Fig. 1. Theil der unteren Hemisphäre einer ganz jungen Trochophora von außen betrachtet. Allgemeine Ansicht des Mesodermstreifens der einen Seite und der benachbarten Gebilde. (Fig. 22—23.)  
 Fig. 2. Mesodermstreif derselben Seite von innen betrachtet. (Fig. 22—23.)  
 Fig. 3—17. Serie vertikaler Schnitte von einer ganz jungen Trochophora. Die Schnittfläche kreuzt die Sagittalebene in einem Winkel von 45°, so dass der Mesodermstreif der einen Seite, Fig. 3—5, der Länge nach, derjenige der anderen Seite, Fig. 6—17, quer getroffen ist. (Fig. 22—23.)  
 Fig. 18—23. Serie frontaler Vertikalschnitte von einer Larve mit verlängertem Rumpfkegel. (Fig. 24.)  
 Fig. 24. Querschnitt durch den hinteren Theil des Rumpfkegels von einer etwas älteren Larve. (Fig. 25.)  
 Fig. 25. Querschnitt aus derselben Serie, nur etwas mehr nach vorn. (Fig. 25.)  
 Fig. 26. Querschnitt aus der mittleren Rumpfregeion von einer in der Metamorphose befindlichen Larve. (< Fig. 32.)  
 Fig. 27. Frontaler Vertikalschnitt. Vorderer Theil der einen Seite des Rumpfabschnittes einer Larve mittleren Alters. (> Fig. 26.)  
 Fig. 28. Vorderer Theil eines Sagittalschnittes von einer Larve mit langem, wurmförmigem Rumpfabschnitte. (Fig. 29.)  
 Fig. 29. Querschnitt durch die präorale Region einer in der Metamorphose befindlichen Larve. Der Schnitt hat die Längsachse des Körpers etwas schräg getroffen. (< Fig. 32.)  
 Fig. 30. Querschnitt durch den Vorderdarm einer Larve mittleren Alters. (> Fig. 26.)  
 Fig. 31. Horizontaler Längsschnitt durch den Vorderdarm von einer Larve desselben Stadiums. (> Fig. 26.)

## Tafel 13—17.

Die Abbildungen dieser Tafeln beziehen sich auf die Entwicklung von *Lopadorhynchus*. Die Entwicklungsstadien sind in ähnlicher Weise, wie für die Abbildungen der ersten Tafel gekennzeichnet, indem die entsprechenden Habitusbilder der Arbeit KLEINENBERG's (1886) angegeben sind.

## Tafel 13 u. 14.

Hallschematische Diagramme einer ziemlich jungen Trochophora. (< Fig. 5.)  
Vergr. ca. 200/1.

Hier bedeuten:

- gelb: nervöse Gebilde,
- grün: primäre Muskelzellen und Muskeln,
- rosa: mesoepitheliale Bildungen (secundäres Mesoderm oder Cölothel und dessen Derivate).

Fig. 32—39. Serie transversaler Diagramme.

Fig. 32. System des dritten, oberen Ringnerven.

Fig. 33. System des zweiten, oberen Ringnerven.

Fig. 31. System des ersten, oberen Ringnerven.

Fig. 35. Anlage des gleichfalls zu diesem Systeme gehörigen Nackeuwimperorgans der einen Seite.

Fig. 36. Oberer Abschnitt des äquatorialen Ringsystems (System des Prototrochringnerven).

Fig. 37. Unterer Abschnitt desselben Systems.

Fig. 38. System des unteren Ringnerven.

Fig. 39. Untere Fläche der Larve.

Fig. 40—44. Serie frontaler Diagramme.

Fig. 40. Vordere Fläche der Larve (bis zur Ebene der Hirneconnective).

Fig. 41. Ebene der Hirneconnective.

Fig. 42. Ebene des dritten Längsnervenpaares.

Fig. 43. Ebene des vierten Längsnervenpaares.

Fig. 44. Hintere Fläche der Larve (angefangen von der Ebene des fünften Längsnervenpaares).

## Tafel 15—17.

Histologische Abbildungen verschiedener Theile der Larve und des jungen Wurmes. Viele Figuren dieser Tafeln sind Combinationen mehrerer auf einander folgender Schnitte ein und derselben Serie, stellen also gewissermaßen dicke Schnitte vor. Die Richtung der Schnittfläche zur Hauptachse des Körpers ist durch Buchstaben angegeben; es bedeuten:

*Q* Querschnitte,

*F* Frontalschnitte,

*S* Sagittalschnitte,

*F-Q* Schnitte, deren Fläche von der Frontalebene etwa in einem Winkel von 45° gegen die Transversalebene hin abweicht,

*F-S* Schnitte, deren Fläche von der Frontalebene etwa eben so viel gegen die Sagittalebene hin abweicht,

*S-Q* Schnitte, deren Fläche von der Sagittalebene etwa eben so viel gegen die Transversalebene hin abweicht.

Außer Fig. 116, deren Vergrößerung ungefähr 200/1 beträgt, sind alle Abbildungen bei einer Vergrößerung von ca. 350/1 hergestellt.

## Tafel 15.

- Fig. 45—47. Obere und untere laterale Neuromuskelanlagen des Prototrochs. Alle drei Figuren aus je zwei Schnitten combinirt. *F*. (Fig. 3.)
- Fig. 48. Obere, laterale Neuromuskelanlage desselben Ringsystems. *F*. (Fig. 2.)
- Fig. 49—50. Austritt primärer Muskelzellen aus dem Ectoderm am oberen Prototrochrande. *F*. (> Fig. 5.)
- Fig. 51. Abgangsstelle eines Längsnerven des ersten Paares vom Ringnerven des Prototrochs. *S*. (Fig. 6.)
- Fig. 52. Hintere Hälfte eines Schnittes durch die Ebene des einen der beiden larvalen Längsmuskeln 7. *S*. (Fig. 3.)
- Fig. 53. Vorderdarm mit Schlundanlage der einen Seite; obere und untere pharyngeale Neuromuskelanlage. Aus drei Schnitten combinirt. *S*. (Fig. 6.)
- Fig. 54. Anlage eines Nackenwimperorgans. *Q*. (Fig. 4.)
- Fig. 55—57. Anlagen einer hinteren, bleibenden Antenne und eines Nackenwimperorgans. *F*. (Fig. 2.)
- Fig. 58. Anlage eines Nackenwimperorgans. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q*. (Fig. 6.)
- Fig. 59—60. Anlagen einer hinteren, bleibenden Antenne und eines Nackenwimperorgans. Fig. 59 ist aus zwei Schnitten combinirt. *F-S*. (> Fig. 5.)
- Fig. 61—63. Dieselben Anlagen. *F-S*. (> Fig. 6.)
- Fig. 64—66. Anlage einer hinteren, bleibenden Antenne. *Q*. (Fig. 4.)
- Fig. 67—68. Dieselbe Anlage. *Q*. (Fig. 6.)
- Fig. 69. Austritt primärer Muskelzellen aus dem Ectoderm am larvalen Längsmuskel 4 im Bereich des ersten oberen Ringsystems. *F*. (Fig. 3.)
- Fig. 70. Hinterer Abschnitt des ersten oberen Ringnerven mit den dorsalen Neuromuskelanlagen der oberen Hemisphäre (Rückenantennen). *Q*. (Fig. 4.)
- Fig. 71. Dieselben Gebilde der einen Seite. *Q*. (Fig. 6.)
- Fig. 72. Austritt primärer Muskelzellen am larvalen Längsmuskel 5 im Bereiche desselben Ringnerven. *F*. (Fig. 4.)
- Fig. 73. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite. Abgang des entsprechenden Längsnerven vom Ringnerven des Prototrochs. Aus drei Schnitten combinirt. *F-S*. (Fig. 3.)
- Fig. 74. Dasselbe Organ. Aus fünf Schnitten combinirt. *Q*. (Fig. 4.)
- Fig. 75. Rechtes, normal ausgebildetes und linkes, rudimentäres Scheitelwimperorgan, sowie die Anlage der linken vorderen, bleibenden Antenne. Die Beziehungen dieser Gebilde zur Hirncommissur. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q*. (Fig. 4.)

## Tafel 16.

- Fig. 76—78. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite, Anlagen einer vorderen, bleibenden Antenne und einer rudimentären Scheitelantenne. Kopfschild. Rechte Schlundanlage am Vorderdarne. Fig. 76 aus zwei, Fig. 77 u. 78 aus je drei Schnitten combinirt. *S-Q*. (Fig. 5.)

- Fig. 79. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite und Anlage einer rudimentären Scheitelantenne. Deren Beziehungen zum Gehirn. Kopfschild. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 6.)
- Fig. 80—81. Rudimentäres Scheitelwimperorgan der linken Seite, Anlage einer rudimentären Scheitelantenne und Kopfschild. *F-S.* (< Fig. 5.)
- Fig. 82. Normal ausgebildetes Scheitelwimperorgan der rechten Seite, Anlage einer vorderen, bleibenden Antenne und deren Beziehungen zum Gehirn. Theile des ersten und zweiten oberen Ringsystems. Aus drei Schnitten combinirt. *S-Q.* (Fig. 5.)
- Fig. 83—84. Seitenabschnitt des zweiten oberen Ringsystems. Fig. 83 aus zwei Schnitten combinirt. *S-Q.* (Fig. 5.)
- Fig. 85. Mediane Scheitelneuromuskelanlage (unpaare, rudimentäre Scheitelantenne) und Wimperfeld des rechten Scheitelwimperorgans. Aus drei Schnitten combinirt. *S.* (> Fig. 5.)
- Fig. 86. Mediane Scheitelneuromuskelanlage und Anlagen der paaren rudimentären Scheitelantennen. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (> Fig. 6.)
- Fig. 87. Die beiden großen Nervenzellen des dritten, oberen Ringsystems. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 2.)
- Fig. 88. Theil des unteren Abschnittes vom äquatorialen Ringsystem (unterer Prototrochrand). Dessen laterale Neuromuskelanlage, Neuromuskelanlage des Hirnconnectivs und ventrale Nervenzellengruppe, sowie Schlundanlage und Vorderdarmhälfte der einen Seite. Aus vier Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)
- Fig. 89—90. Dieselben Neuromuskelanlagen und Nervenzellengruppe, sowie eine der zum unteren Ringnerven gehörigen, stomodöalen Neuromuskelanlagen der anderen Seite. Fig. 89 aus drei, Fig. 90 aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 6.)
- Fig. 91. Untere, pharyngeale Neuromuskelanlagen. Aus drei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 6.)
- Fig. 92. Hinterer Abschnitt des unteren Ringnerven und die demselben von oben aufliegende, dorsale Nervenzellengruppe des äquatorialen Ringsystems. *Q.* (Fig. 4.)
- Fig. 93—94. Theile des unteren Ringsystems. Fig. 93 aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)
- Fig. 95. Hintere Abschnitte des äquatorialen und des unteren Ringsystems. Untere, dorsale und adanale Neuromuskelanlage (rudimentärer Analcirrus) der einen Seite. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 5.)
- Fig. 96—99. Stomodöale, commissurale, adanale und untere dorsale Neuromuskelanlagen der einen Seite. Vorderdarm, Bauchdrüse und Theile des Bauchschildes. *S.* (Fig. 3.)

## Tafel 17.

- Fig. 100. Erste larvale Bauchcommissur. Entsprechende Neuromuskelanlagen derselben und des ventralen Bauchplattenrandes. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (Fig. 5.)
- Fig. 101. Zweite larvale Bauchcommissur. Entsprechende Neuromuskelanlagen derselben, des ventralen und lateralen Randes der Bauchplatten. *F.* (Fig. 2—3.)

- Fig. 102. Obere Neuromuskelanlage des Seitennerven und Bauchplatte. *F.* (Fig. 2—3.)
- Fig. 103—106. Querschnitte der Bauchplatten. Einschichtige Mesodermstreifen. *F.* Fig. 2—3.
- Fig. 107. Längsschnitt einer Bauchplatte und des entsprechenden Mesodermstreifens, welcher nur ganz vorn zweischichtig geworden ist. *F-S.* (Fig. 3.)
- Fig. 108. Längsschnitt einer Bauchplatte und des entsprechenden Mesodermstreifens, der sich vorn in solide Mesodermsonite zu gliedern beginnt. Adanale Neuromuskelanlage. Bauchschild. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (Fig. 5.)
- Fig. 109—110. Dieselben Gebilde. Hinterer Abschnitt des Mesodermstreifens, der fast ganz segmentirt ist. *S.* (< Fig. 6.)
- Fig. 111. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Bauchplatte und ein solides Mesodermsonite. *F.* (Fig. 3.)
- Fig. 112. Solide Mesodermsonite und deren Beziehungen zu den metameren Gebilden der entsprechenden Bauchplatte. *S.* (Fig. 6.)
- Fig. 113—114. Anfangsstadien des Delaminationsprocesses in den Mesodermsoniten. Deren Beziehungen zu den Anlagen der Borstensäcke. *S.* (Fig. 6.)
- Fig. 115. Gegenseitige Beziehungen eines delaminirenden Mesodermsonites und der Bestandtheile des entsprechenden Bauchplattenabschnittes. *F.* (Fig. 6.)
- Fig. 116. Querschnitt durch die mittlere Region der Rumpfanlage. Aus drei Schnitten combinirt. *F.* (Fig. 7.)
- Fig. 117. Bauchschild und Bauchdrüse. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 4.)
- Fig. 118. Theil des Vorderdarmes und Schlundanlage der einen Seite. Aus zwei Schnitten combinirt. *S.* (< Fig. 6.)
- Fig. 119. Schlundanlage der einen Seite. *F.* (Fig. 5.)
- Fig. 120. Schlundanlagen beider Seiten. *F.* (Fig. 6.)
- Fig. 121. Dieselben Anlagen, zu einem taschenförmigen Anhang des Vorderdarmes vereinigt. *F.* (Fig. 7.)
- Fig. 122. Vorderende des Schlundes und seine Beziehungen zur Mundhöhle beim jungen Wurme. Aus zwei Schnitten combinirt. *Q.* (Fig. 15.)
- Fig. 123. Vorderende einer Anhangsdrüse des Schlundes und ihre Beziehungen zur Mundhöhle beim jungen Wurme. *S.* (Fig. 15.)
- Fig. 124. Querschnitte der Anhangsdrüsen des Schlundes vom jungen Wurme. *Q.* (Fig. 15.)
- Fig. 125—127. Gegenseitige Beziehungen der Genitaldrüsen und der bleibenden Nephridien beim jungen Wurme. *Q.* (Fig. 15.)





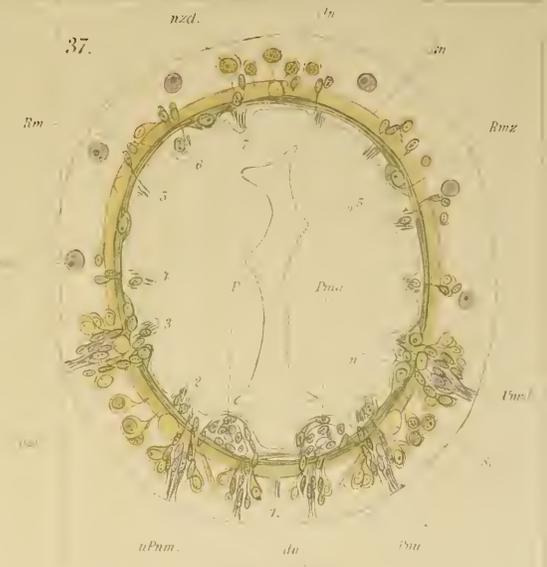
32.



34.



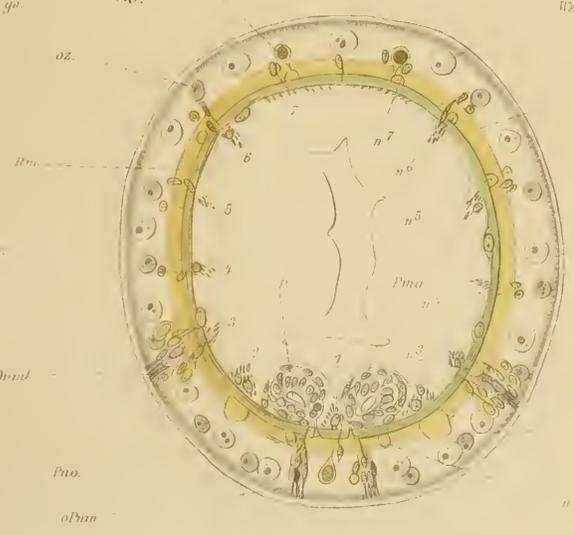
37.



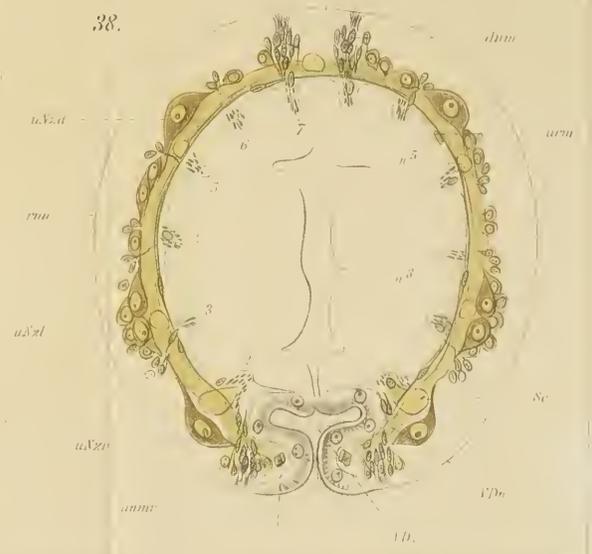
35.



36.



38.



33.

