

Zur postembryonalen Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii* unter besonderer Berücksichtigung des Darmtractus.

Von

Johannes Schneider.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 19 Textfiguren und Tafel 25 und 26.

Zucht-, Conservirungs- und Untersuchnungsmethoden.

Im Anschluss an die Arbeiten von v. WISTINGHAUSEN, WILSON und HEMPELMANN, die zusammen die Eifurchung und Naturgeschichte von *Nereis Dumerilii* behandeln, wurden die folgenden Untersuchungen im Zoologischen Institut der Universität zu Leipzig ausgeführt.

Herrn Professor CHUN, Herrn Professor WOTERECCK und Herrn Dr. STECHE danke ich vielmals für das Wohlwollen, das sie dieser Arbeit entgegenbrachten. Besonders bitte ich Herrn Dr. HEMPELMANN meinen aufrichtigen Dank entgegenzunehmen für seine äußerst werthvollen Anregungen und Rathschläge.

Dem Kgl. Sächsischen Ministerium des Kultus und des öffentlichen Unterrichtes danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Zoolog. Station zu Neapel.

Zunächst war die Darstellung der gesammten Organogenese beabsichtigt; allein, schon sehr bald stellte es sich heraus, dass die Entwicklung des Darmtractus eine so interessante und complicirte ist, dass hinter der Aufgabe ihrer Beschreibung die anderen Organsysteme vor der Hand noch zurückstehen mussten.

Das Material wurde in den Monaten März und April 1911 auf der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle den Herren der Station für das bewiesene Entgegenkommen und die überaus reichliche Materialversorgung zu danken.

So wurde ich in den Stand gesetzt, eine lückenlose Serie sämmtlicher Entwicklungstufen vom beginnenden Trochophora-Stadium an bis zum fertigen, ausgebildeten Wurm von 13 und mehr Segmenten zu sammeln.

Die meisten Thiere erhielt ich aus den Wurmrohren, die mir frisch aus dem Meere gebracht wurden. Einen geringen Theil verschaffte ich mir durch künstliche Befruchtung reifer Eier mit Wurm-Sperma. Die jüngsten Stadien wurden ausschließlich mit FLEMMING'scher Lösung conservirt, desgleichen ein geringer Procentsatz der älteren Entwicklungstufen; bei dem größten Theil der letzteren wurde warme, concentrierte Sublimat-Lösung (in Aqua dest.) in Anwendung gebracht. Die Weiterbehandlung war in beiden Fällen die gleiche. Nachdem die Thiere einige Minuten im Sublimat oder in der FLEMMING'schen Lösung (*tenuis*) bis zur leichten Bräunung gelegen hatten, kamen sie sofort in 30%igen Alkohol; dieser wurde häufig gewechselt, bis die letzten Spuren der Fixirungsflüssigkeit herausgewaschen waren; dann gelangten die Objecte in 50%igen, und nach mehrfachem Wechsel in 70%igen Alkohol, wo die mit Sublimat fixirten Thiere mit Jodjodkalium-Lösung behandelt wurden. Die Aufbewahrung erfolgte in Alkohol von 90%.

Mittels der Kollodium-Methode wurden die oft äußerst kleinen Objecte mit der wünschenswerthen Genauigkeit orientirt.

Die meist 4 oder 5 μ dicken Schnitte wurden mit Haematoxylin nach EHRLICH oder HEIDENHAIN gefärbt; jedoch konnte die letztere Methode wegen der von ihr hervorgerufenen Dotterschwärzung nur in bescheidenem Umfange angewendet werden. Orange-G leistete als Plasma-Farbe ausgezeichnete Dienste.

Resultate der Untersuchungen von v. Wistinghausen und Wilson.

Die Resultate der beiden Untersucher der Zellforschung von *Nereis* sind, soweit sie für die vorliegende Arbeit in Betracht kommen, kurz folgende:

Durch zwei meridionale Furchen zerfällt das Ei in 4 Blastomeren. Ihre Kerne lassen am animalen Pole eine bestimmte Anzahl von Micromerenquartetten aus sich hervorgehen. Während diese und ihre Abkömmlinge die Blastomeren umwachsen, begeben sich die Kerne der nunmehr als Entomeren bezeichneten 4 großen, dotterhaltigen Blastomeren an den vegetativen Pol. Dort gehen sie nach den Angaben von v. WISTINGHAUSEN höchstwahrscheinlich amitotische Theilungen ein, um sodann unter Ausstreckung pseudopodienartiger, bis in den Dotter hineinreichender Fortsätze auf den Grenzfurchen der Entomeren entlang zu

wandern und schließlich die epitheliale Auskleidung des Mesodäums zu bilden, welches als Spaltraum zwischen den Entomeren auftritt.

Nach den Angaben von WILSON bilden die oben erwähnten Abkömmlinge der Entomerenkerne zusammen mit den Enteroblasten, die von den Urmesodermzellen abstammen, den sogenannten »plug of small cells«. Die Abkömmlinge dieses »Zellpflockes« werden pigmentirt, zerstreuen sich durch den Dotter und bilden schließlich das Mitteldarmepithel. Auf Grund der Pigmentirung der hinteren Theile der Mitteldarmwandung führt WILSON deren Bildung auf die Abkömmlinge des »Zellpflockes« zurück, während der pigmentfreie vordere Theil des Mitteldarms von den Entomeren gebildet wird, was sich leicht an den in den Wandungen liegenden Fettröpfchen erkennen lasse.

Das Stomodäum und seine Derivate leiten sich von den Stomatoblasten $a_{22}-c_{22}$ ab.

Irgend welche genaueren Angaben über die Epithelbildung, Dotterresorption etc. finden sich nicht, da v. WISTINGHAUSEN und WILSON ihre Untersuchungen exact nur etwa bis zum Trochophora-Stadium durchgeführt haben.

Zu beachten ist noch, dass den genannten Forschern verschiedene Species der Gattung *Nereis* vorgelegen haben; v. WISTINGHAUSEN hält sich an *Nereis Dumerilii*, WILSON dagegen an *Nereis limbata*.

Ein weiteres Moment von außerordentlicher Bedeutung ist in dem Umstände gegeben, dass v. WISTINGHAUSEN das nereidogene, also dotterreiche Ei, WILSON dagegen die planctogene, verhältnismäßig dotterarme Form studirte.

Da eine Nachuntersuchung der Zellforschung nicht beabsichtigt war, so blieb nur darauf Rücksicht zu nehmen, den Anschluss an die Darstellung v. WISTINGHAUSEN's und WILSON's zu gewinnen.

Eigene Untersuchung.

1. Empirischer Theil.

a. Normalentwicklung.

Verschiedenheiten zwischen der planctogenen und nereidogenen Larve. Deren Ursachen.

Die von mir conservirten jüngsten nereidogenen Entwicklungstadien stehen kurz vor der Umwandlung zur Trochophora. Trotzdem die von WILSON und mir untersuchten Larven einer und derselben Gattung *Nereis*

angehören, finden sich doch in ihrem Entwickelungszustande recht beträchtliche Unterschiede. Diese Verschiedenheiten sind indessen wohl weniger darauf zurückzuführen, dass wir es hier mit zwei besonderen Species zu tun haben; sie beruhen vielmehr auf dem Umstande, dass WILSON die planctogene Form von *Nereis* studirte, während es sich in dieser Arbeit um die nereidogene Larve handelt.

Es ist erstaunlich, wie bei ein und derselben Species (*Dumerilii*) durch das Fehlen bezw. Vorhandensein des Nahrungsdotters die larvale Entwickelung beeinflusst wird:

Die planctogene, aus dem verhältnismäßig dotterarmen Ei hervorgegangene Form flottirt bereits wenige Tage nach der Befruchtung frei im Wasser, während die nereidogene während der ganzen Dauer des Larvenlebens in der Eimembran verbleibt.

Erst als plumper, mit 3 Parapodialstummeln versehener Wurm verlässt das Thier die sichere Hülle, um auch dann noch längere Zeit als schutzbedürftiges Individuum etwa so lange in der mütterlichen Wohnröhre zu verharren, bis der embryonale Dottervorrat aufgezehrt ist.

Während bei den planctonischen Larven von *Nereis Dumerilii* der Darmtractus bereits nach wenigen Tagen pelagischen Lebens im wesentlichen vollendet ist, verschwinden bei den nereidogenen Larven die letzten Spuren des Dotters erst nach einer ganz außerordentlich langen Zeit.

Schon auf Grund dieser wenigen, aus den Arbeiten von WILSON und von HEMPELMANN sich ergebenden Unterschiede und an der Hand der allgemeinen, an dotterreichen Eiern gemachten Erfahrung wird man bei *Nereis Dumerilii* von vornherein eine erhebliche Complication der Entwickelungsvorgänge, insbesondere der Organogenese erwarten dürfen. Es wird sich in der That als Resultat der vorliegenden Untersuchungen herausstellen, dass die gesammten, bei der postembryonalen Entwickelung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii* auftretenden Erscheinungen nur auf Grund eines in außerordentlich großer Menge aufgespeicherten Nahrungsdotters zu begreifen sind.

Entoderm: Primäres Entoderm. Die amöboiden Zellen nach v. Wistinghausen. Bevorzugung der Ventralseite durch die amöboiden Zellen. Bildung eines hinteren und vorderen Mitteldarmabschnittes und eines hinteren Mitteldarmkeimes durch das Mesenteroderm. Vordere Darmplatte. Weitere Ausbildung der provisorischen Mucosa.

Mit den Theilungen der Entomerenkerne haben die Entomeren selbst aufgehört, als Zellindividuen zu fungiren. Von einer äußerst zarten,

plasmatischen, nur durch die Hämatoxylinfärbung erkennbaren Membran umsäumt, etwa von der Beschaffenheit des Keimhautblastems der Lepidopteren-Eier, stellen sie von jetzt ab nichts anderes mehr dar, als plumpe, mit Nährstoffen prallgefüllte Säcke (p. 536).

All die complicirten Vorgänge, die wir noch zu beobachten haben, dienen in der Hauptsache der Nutzbarmachung dieses gewaltigen Energievorrates. Die ersten Schritte dazu werden durch die Bildung des embryonalen Entoderms gethan. Im Folgenden wird es zumeist als »provisorisches Entoderm« bezeichnet werden; denn es hat sich herausgestellt, dass das gesammte, im Bereich der Entomeren befindliche Entoderm unter gleichzeitigem Ersatz durch das definitive zu Grunde geht.

In der Entodermbildung sind zunächst zwei Momente scharf auseinanderzuhalten:

- 1) Die Bildung des primären Entoderms durch Theilung der Entomerenkerne. (Amöboide Zellen, Vitellophagen.)
- 2) Die Bildung des secundären Entoderms oder Mesenteroderms von Seiten der Urmesodermzellen durch Abgabe von Enteroblasten.

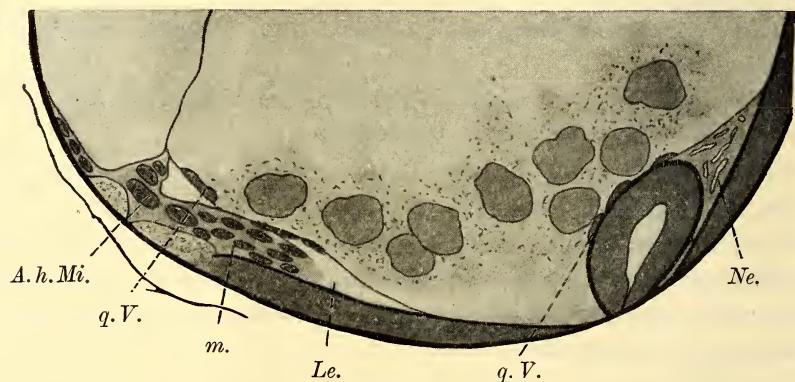
Zu 1. Den von v. WISTINGHAUSEN geschilderten, höchstwahrscheinlich amitotischen Zerfall der Entomerenkerne habe ich selbst nicht beobachtet; denn eine Nachuntersuchung der Zellforschung lag außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit.

Die überraschende Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen bei *Capitella* lässt aber die Richtigkeit der Darstellung von v. WISTINGHAUSEN nicht bezweifeln. Desgleichen finden Punkt für Punkt die weiteren Beobachtungen des genannten Forschers ihre Bestätigung. Meine jüngsten Stadien, Vor-Trochophorastadien, zeigen am vegetativen Pole innerhalb der Entomeren eine auffallende Anhäufung der amöboiden Zellen, die nach v. WISTINGHAUSEN aus den Entomerenkernen hervorgehen sollen¹⁾. Durch ihre Gestalt und Farbe heben sie sich von den Nachbarzellen, den Abkömmlingen des Ectoderms und Mesoderms, in auffallender Weise ab. Im Gegensatz zu jenen Elementen, die alle einen blau tingirten, mehr oder weniger chromatinreichen Kern von dem normalen runden oder ovalen Querschnitt besitzen, zeigen die Abkömmlinge der Entomerenkerne eine auffallend schmutzig-violette Nüancierung, die sich gleichzeitig auf das zugehörige Cytoplasma überträgt. Die chromatische Substanz ist so dicht und fein verteilt, dass

¹⁾ Da auf dem etwas älteren Stadium unserer Textfigur 1 die Auswanderung der amöboiden Zellen bereits begonnen hat, ist ihre Anhäufungsstärke am vegetativen Entomerenpole erheblich zurückgegangen.

der Kern vollständig homogen und dunkelgefärbt erscheint. Seine Gestalt wechselt je nach dem Orte, auf welchem er sich befindet, zwischen einem unregelmäßigen Gebilde und einem flach zusammengedrückten scheibenartigen Körper (Textfig. 1).

Zu 2. Die Bildung des secundären Entoderms ist zweifellos von v. WISTINGHAUSEN übersehen worden. Durch WILSON wurde die Bildung des Mesenteroderms einwandfrei für die planctogene Form von *Nereis limbata* festgestellt; dort bildet es, gemischt mit den Abkömmlingen der Entomerenkerne (amöboide Zellen von v. WISTINGHAUSEN, primäres Entoderm), den »Zellpfllock« in Gestalt einer am unscharf



Textfig. 1.

Ein nach mehreren Sagittalschnitten durch ein älteres Trochophorastadium combinerter Schnitt, welcher gerade durch die Grenzfurche der beiden ventralen Entomeren $C_4 D_4$ geführt ist. Deshalb sind die vom vegetativen zum animalen Pole wandernden amöboiden Zellen (Vitellophagen) längsgetroffen und erscheinen als scheibenförmige, in einem mächtigen Plasmahofe liegende Körper. Am vegetativen Pole ist ein quergetroffener Vitellophage sichtbar, am Stomodäum drei (q. V.) Mesodermstreif (m) und Zellpfllock (A. h. Mi.) stehen noch in continuirlichem Zusammenhange. Jedoch liegt der Zellpfllock den Entomeren nicht mehr dicht an, da sich bereits die Bildung der hinteren Mitteldarmhöhle vorbereitet (p. 537). An der Ventralseite der Entomeren ziehen die Zellen der Splanchnopleura entlang. Dorsal vom Stomodäum ist wahrscheinlich die Kopfniere (Ne.) angeschnitten. Am vegetativen Pole liegen noch Reste der Eihaut.

begrenzten vegetativen Pole der Entomeren gelegenen Zellanhäufung. Nun findet sich auch bei *Nereis Dumerilii* außerhalb der Entomeren ein Zellcomplex, der wegen seiner Lage und weiteren Entwicklung (p. 538, 539) mit dem Zellpfllock WILSONS zu identificiren ist. Allerdings ist er deutlich getrennt von der Anhäufung der Entomerenkerne (amöboide Zellen von v. WISTINGHAUSEN).

Dass es sich hier tatsächlich um Mesenteroderm handelt, wird dadurch bewiesen, dass von den Mesodermstreifen ein continuirlicher Übergang von Zellen in den »Zellpflock« stattfindet (Textfig. 1).

Die auf den betreffenden jüngsten Stadien bereits vorhandenen Mesodermstreifen geben sich an einer dunkleren, etwas ins Violette stechenden Färbung unschwer zu erkennen. Während nun auf späteren Stadien das caudale Ende der Mesodermstreifen scharf gegen den »Zellpflock« bez. das aus ihm hervorgegangene Organ abgesetzt ist (p. 539), fehlt eine solche Grenze auf den in Frage stehenden jüngsten Entwicklungsstufen; mit anderen Worten: wie bei *Nereis limbata* findet von Seiten des Mesoderms eine Zellabgabe gegen den vegetativen Pol der Entomeren statt. Der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii* kommt also gleichfalls eine dem »Zellpflock« der planctogenen *Nereis limbata* ähnliche Anlage zu. Ein Unterschied aber besteht zwischen dem »Zellpflock« der letzteren Form und dem entsprechenden Gebilde von *Nereis Dumerilii*: Der Zellpflock von *Nereis limbata* zeigt eine vollständige Mischung des Mesenteroderms und der Abkömmlinge der Entomerenkerne, die beide zusammen, soweit sich aus der knappen Darstellung von WILSON ersehen lässt, auch die gleiche prospective Bedeutung besitzen; bei dem Zellpflock von *N. Dumerilii* hingegen ist eine örtliche Trennung beider Elemente durchgeführt, die, wie sich noch herausstellen wird, mit einer Änderung des Schicksals des primären und secundären Entoderms verbunden ist: das erstere liefert später Vitellophagen, das letztere das gesammte Mitteldarmepithel. Bei *Nereis Dumerilii* besteht also der »Zellpflock« nur noch aus reinem Mesenteroderm. Die Ursache dieser Erscheinung, die in einer verschiedenen Ausstattung der Embryonen mit Nahrungsdotter zu suchen ist, wird im theoretischen Theile (p. 608—640) eine eingehende Behandlung erfahren.

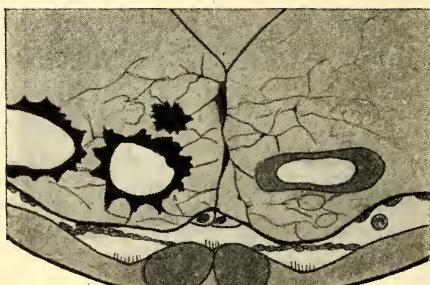
Die Umwandlung der Mesodermabkömmlinge zu Entomesoderm prägt sich auch äußerlich in einer Formveränderung aus. Während die Zellindividuen des Mesoderms kleine spindelförmige und an ihren Enden leicht zugespitzte Kerne mit einem dichten Reticulum besitzen, nehmen sie allmählich bei ihrem Übergang zum »Zellpflock« an Größe zu; sie runden sich etwas ab und erhalten auf dem Querschnitte eine elliptische bis kreisrunde Gestalt (Textfig. 1). Gleichzeitig schlägt, Schritt für Schritt und an einem und demselben Thiere auf demselben Schnitte zu beobachten, der violette Farbton in ein reines Blau um. Jeder Kern

besitzt einen Nucleolus und ein helleres Aussehen infolge Vertheilung der chromatischen Substanz auf einen größeren Raum. Hierdurch wird ein wesentlicher Unterschied zu den dunkler tingirten Kernen der angrenzenden ectodermalen Gebilde bedingt.

Zu den auffälligsten Erscheinungen, die sich am vegetativen Pole der Entomeren abspielen, gehört das active, amöboide Auswandern der Abkömmlinge der Entomerenkerne. Diesen Vorgang hat bereits v. WISTINGHAUSEN beobachtet und beschrieben. Die Zeichnungen

des genannten Autors stimmen in diesem Punkte vollständig mit den aus meinen Schnitten sich ergebenden Bildern überein. Da bei den jüngeren und noch bei einer ganzen Reihe älterer Stadien die Entomeren fest aneinander gepresst sind, so macht es den Eindruck, als ob die amöboiden Zellen sich in den in Folge von Raumknappheit geschlossenen Spaltraum hineindrängten und auf ihm entlang wanderten. In sehr vielen Fällen erhält man auch tatsächlich Bilder, die diese von v. WISTINGHAUSEN vertretene Auffassung wahrscheinlich machen; denn die als eine einheitliche Linie erkennbare Grenze zwischen zwei Entomeren zeigt eine mediane Aufreibung, die in einem plasmatischen Hofe den

Mesodäum.



Textfig. 2.

Nach zwei Photographien combinirt:

Auf der ventralen Grenzfurche zwei Vittellophagen quergeschnitten. An der Ventralseite zwischen den Entomeren zwei Mucosazellen. Im Dotter Vacuolen, verschieden stark durch Osmium geschwärzt. Das Mesodäum von Dotter erfüllt.

ziemlich dunkelgefärbten Kern enthält. Allein aus besonders günstigen Schnitten oder solchen, wo durch eine Schrumpfung der Entomeren der Spaltraum zwischen den beiden Grenzmembranen zu Tage tritt, besonders aber auf älteren Stadien, wo die Entomeren normaler Weise mehr auseinanderzuweichen beginnen, kann man ersehen, dass die amöboiden Zellen in der feinen plasmatischen Grenzwandung der Entomeren selbst sitzen (Textfig. 2). Dort erzeugen sie eine kleine, meist nach dem Innern der Entomeren zu gerichtete Aufreibung. Stets sind sie bei ihrer Wanderung auf die zarte, plasmatische Grenzwandung der Entomeren angewiesen; nur zuweilen verlassen sie diese

gleichsam vorgeschriebene Bahn, um in die oberflächlicheren Schichten des Dotters, in noch selteneren Fällen tief in dessen Inneres einzudringen.

Vom vegetativen Pole aus dringen nunmehr die amöboiden Zellen überall in den Grenzmembranen vorwärts. Das gemeinsame Ziel ist der durch die Stomodäum-Anlage gekennzeichnete animale Pol. Der ganze Vorgang kommt erst dann zur Ruhe, wenn sich die amöboiden Zellen ungefähr gleichmäßig über die inneren Grenzen der Entomeren verteilt haben¹⁾.

Die Außenwandungen der Entomeren bleiben von den amöboiden Zellen verschont, dagegen werden sie von dem visceralen Blatte des Mesoderms umwachsen (vergl. Textfig. 1 und 2, ferner p. 572).

Während die amöboiden Zellen sich über die dorsale und die lateralen Grenzfurchen nur äußerst spärlich vertheilen, werden die die ventrale Grenzfurche bildenden Entomerenwandungen von ihnen in ganz auffallender Weise bevorzugt (Textfig. 1, 2). Es macht sich hierbei eine genaue Stufenfolge bemerkbar: Während man auf der dorsalen Grenzfurche im caudalen Abschnitte der Larve nur wenige amöboide Zellen, im rostralen höchst selten eine solche antrifft, nehmen die lateralen Grenzfurchen etwa die Mittelstellung zwischen dem Verhalten der dorsalen und der ventralen Grenzfurche ein. Erst auf dem 1+2-Segmenten-Stadium²⁾ bemerkt man auf der dorsalen Grenzfurche zahlreichere amöboide Zellen.

Die Gestalt der amöboiden Zellen, die als Anpassung an die gegebenen Raumverhältnisse des Larvenkörpers aufzufassen ist, war bereits (p. 535) besprochen. Auch am animalen Pole haben sie ihren charakteristischen Habitus gewahrt, wo sie sich an der Berührungsstelle des Stomodäums mit den Entomeren, welch letztere durch die Vorderdarmanlage eingedellt werden (Textfig. 1, 5), verhältnismäßig dicht zusammengeschart haben. Mit ihrer Schmalseite stellen sie sich den begrenzenden Wandungen

1) Als solche bezeichne ich im Gegensatz zur äußeren Peripherie oder Außenwandung diejenigen Theile der Entomerenwandung, die an einander stoßen und dadurch auf dem Querschnitte unter gegenseitiger Abplattung die Figur eines doppelten »Y«, die bekannte Brechungslinie, erzeugen. Die Grenzlinie zwischen den beiden dorsalen Entomeren A_4 und B_4 benenne ich als die dorsale Grenzfurche, die zwischen den beiden ventralen C_4 und D_4 befindliche als die ventrale, und die zwischen A_4 und B_4 einerseits und B_4 und C_4 andererseits vorhandene als die lateralen, bzw. rechte und linke Grenzfurche.

2) Ich folge hierbei der Namengebung von HEMPELMANN, der die bis zu einem gewissen Jugendstadium noch mit Borsten versehene Anlage des 2. Fühlerzirrenpaars mit »Parapodium 1+« bezeichnet.

parallel, so dass sie quergeschnitten als schmale, spindelförmige Gebilde mit dichtem Kernreticulum erscheinen (Textfig. 2), während sie längs getroffen die bekannte scheibenförmige Gestalt aufweisen (Textfig. 1).

Mit der Volumen-Zunahme des »Zellpflockes« beginnt sich eine Orientierung seiner Elemente nach bestimmten Richtungen hin bemerkbar zu machen. Nachdem sie unter gleichzeitiger Aufgabe ihrer runden Gestalt eine im Querschnitt mehr oder minder ovale Form angenommen haben, stellen sie sich mit ihrer großen Achse ungefähr parallel zur Entomerenwandung und fassen einen winzigen Hohlraum (Fig. 1) zwischen sich. Die betreffende Höhlung ist das Lumen der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes und ist identisch mit der von WILSON in seiner Zeichnung 4B in seinem Nachtrage dargestellten, im caudalen Abschnitte der Larve gelegenen Höhlung. Über die Entstehung dieser Anlage erfahren wir bei WILSON nichts Näheres. Wie jedoch aus seiner Darstellung hervorgeht, hält er diese Anlage für den Enddarm. Seine Bildung hat er selbst nicht beobachtet und stützt sich dabei auf die Angaben von SALENSKY, der diesen Darmabschnitt von einer ectodermalen Einstülpung ableitet. Diese Auffassung SALENSKYS wird im theoretischen Teile (p. 613) einer eingehenden Besprechung unterzogen werden.

Gleichzeitig mit der Entstehung des hinteren Mitteldarmabschnittes hat sich eine zweite wichtige Anlage bemerkbar gemacht. An ihrem vegetativen Pole beginnen nämlich die Entomeren, die bis dahin mit ihren Membranen fest aneinandergepresst waren, auseinanderzuweichen (Fig. 1). Die bescheidene, auf dem Längsschnitte ungefähr dreieckige Höhlung zwischen ihnen ist das Lumen des vorderen Mitteldarmabschnittes. Beide Höhlungen, das Lumen des vorderen wie des hinteren Mitteldarmabschnittes, sind durch eine Scheidewand von einander getrennt¹⁾. Es ist dies die zuerst von HEMPELMANN beschriebene Mitteldarmlamelle. Sie verhindert eine Communication der beiden Darmtheile und verschwindet erst auf dem 11-Segmente-Stadium. Die außerordentliche Bedeutung, die sie für die volle Ausnützung des vorhandenen Nährmaterials besitzt, wird erst durch die Besprechung der modifizirten Entwicklung, insbesondere der Bildung des »Rothen Körpers«, richtig zur Geltung kommen.

Ihr Zustandekommen wird durch zwei verschiedene Bildungsweisen ermöglicht, die neben einander stattzufinden scheinen und principiell

¹⁾ Das ist noch nicht der Fall auf dem in Textfig. 1 wiedergegebenen Stadium.

auf dasselbe hinauslaufen. Im ersten Falle macht es den Eindruck, als ob die dicht gehäuften Zellen des »Zellpflockes« sich der Entomerengewandung anschmiegen, wobei sich die rostralwärts liegenden Kerne parallel der Entomerengrenze stellen. Während sich im Innern der Anhäufung und gleichzeitig am vegetativen Pole der Entomeren die Lumina des hinteren und des vorderen Mitteldarmabschnittes zu bilden beginnen, bleibt die vorher der Entomerengewandung angeschmiegte Zellschicht als Scheidewand beider Hohlräume in Gestalt der Mitteldarmlamelle stehen.

In anderen Fällen neigen erst nachträglich nach dem Auftreten der beiden Höhlungen, die somit communiciren, die obersten Zellen der hinteren Mitteldarmanlage bis zur Berührung gegen einander und verschmelzen (Fig. 6, 7).

Gleichgültig aber, ob die Bildung auf die eine oder die andere Weise erfolgt, so ist doch die mittelste Stelle der Mitteldarmlamelle am schwächsten ausgebildet. In Folge dessen hat die Mitteldarmlamelle auf jüngeren Stadien die Gestalt einer biconcaven Linse. Ihre Randtheile, meist 2 bis 3 Zellschichten dick, verjüngen sich nach der Mitte keilförmig.

Gleichsam als Hinweis auf die zweite mögliche Bildungsweise hat sich im Mittelpunkte der biconcaven Lamelle auf den in Frage stehenden Stadien vielfach eine feine, später sich vollständig schließende Öffnung erhalten.

Bemerkenswerth ist, dass auf dieser Entwicklungsstufe, etwa am Ende des Trochophora-Stadiums, bereits eine scharfe Trennung zwischen den Mesodermstreifen und der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes, dem aus dem »Zellpflocke« hervorgegangenen Organe, Platz gegriffen hat (Fig. 7). Der »Zellpflock« ist nunmehr zu einer selbstständigen Anlage geworden und hat mit dem Mesoderm nichts mehr zu thun (p. 534, 535).

Die Anlage nimmt rasch an Größe zu und umschließt bereits einen stattlichen Hohlräum, wenn das Thier auf dem 1 + 2-Segmente-Stadium durch strampelnde Bewegungen sich aus der Eihülle befreit hat (Fig. 7).

In diesem für das Leben des Thieres so bedeutsamen Stadium werden Anlagen deutlich, die in organogenetischer Beziehung von größter Wichtigkeit sind. Denn nunmehr wird neben dem weiteren Ausbau des hinteren Mitteldarmabschnittes die Bildung des Darmepitheles im vorderen Mitteldarmabschnitte durch die Anlage eines hinteren Mitteldarmkeimes und einer vorderen Darmplatte in Angriff genommen:

Den unmittelbar rostralwärts der Mitteldarmlamelle liegenden, an

die Entomerenwandung grenzenden Zellkomplex bezeichne ich als den hinteren Mitteldarmkeim (Fig. 7). Dieser Komplex kommt durch lebhafte, unmittelbar rostral der Mitteldarmlamelle stattfindende mitotische Zelltheilungen zu Stande. Er bildet die Wandung eines cylindrischen Hohlraumes, nämlich des vorderen Mitteldarmabschnittes, dessen Lumen in Gestalt eines feinen, rasch sich verjüngenden Spalt- raumes sich mitten zwischen den Entomeren rostralwärts fortsetzt.

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, stellen das Epithel des hinteren Mitteldarmabschnittes und die Zellen des hinteren Mitteldarmkeimes genetisch eine Einheit dar. Dies wird schon durch die Entstehungsgeschichte der Mitteldarmlamelle angedeutet, besonders durch den Umstand, dass in vielen Fällen die Lamelle erst durch nachträgliches Zusammenneigen der rostralen Ränder der Anlage entsteht. Durch die Ausbildung der Lamelle nun findet topographisch eine Sonderung in zwei verschiedene Abschnitte (vorderer und hinterer Mitteldarmabschnitt) statt, deren Epithel in Folge ihrer verschiedenen correlativen Beziehungen zu den Dotterentomeren eine funktionelle Differencirung erfährt.

Beide Abschnitte sind die Stätte einer äußerst lebhaften Zellvermehrung. Aber während der hintere Mitteldarmabschnitt in der Hauptsache das Längenwachsthum des Wurmdarmes zunächst ohne erkennbare Ausübung einer bestimmten physiologischen Function vermittelt, besorgen in Folge ihrer unmittelbaren Nachbarschaft zu den Entomeren die Abkömmlinge des hinteren Mitteldarmkeimes (künftiges Epithel des vorderen Mitteldarmabschnittes!) im Verein mit den Vitellophagen die Resorption des Dotters. Die vorbereitenden Schritte hierzu und zur Bildung des Epithels des vorderen Mitteldarmabschnittes werden durch die Ausbildung von »Mucosastreifen« und die Bildung einer vorderen Mitteldarmplatte gethan.

Besonders zahlreiche Mitosen bemerkt man auf dem 1+2-Segmenten-Stadium unmittelbar rostralwärts der Mitteldarmlamelle, und da (Fig. 7, *Mit.*) wieder auffallender Weise fast ausschließlich auf der Ventralseite. Schon im Abschnitt über die amöboiden Zellen war auf die Eigenthümlichkeit hingewiesen worden, dass die ventrale Grenzfurche in ganz besonderer Weise von den amöboiden Zellen bevorzugt wird. Das gleiche Verhalten ist also auch bei der Mucosa festzustellen.

Zelle auf Zelle wird nunmehr von der Ventralseite des hinteren Mitteldarmkeimes rostralwärts abgegeben, so dass sich sehr bald ein continuirlicher Strang seiner Derivate zwischen die Entomerenwandungen (im Gegensatz zu den Vitellophagen!) bis zum animalen Pole hinein- zwängt (Textfig. 1).

Auf späteren Stadien bilden sie gleichzeitig mit dem Auftreten und der Erweiterung des in der Mitte zwischen den Entomeren befindlichen Spaltes am animalen Pole ein diesen Hohlraum ventral begrenzendes Epithel, das ich die vordere Mitteldarmplatte nenne (Fig. 17, 20). Ob sich in der vorderen Darmplatte eine ebenso lebhafte Zellbildungstätigkeit abspielt wie im hinteren Mitteldarmkeime, möchte ich dahingestellt sein lassen; denn Mitosen habe ich hier ebenso selten zu Gesicht bekommen wie in den übrigen Theilen der provisorischen Mucosa mit Ausnahme des hinteren Mitteldarmkeimes. Vielmehr möchte ich in erster Linie damit eine topographische Bezeichnung für einen am animalen Pole des vorderen Mitteldarmabschnittes gelegenen Epithelbezirk verbinden, der nächst dem am vegetativen Entomeren-Pole befindlichen die stärkste Ausbildung zeigt. Sicher aber fällt der vorderen Mitteldarmplatte bei der gegen Schluss der Larvenperiode stattfindenden Erneuerung des Mitteldarmepithels eine gewisse Rolle zu (p. 570).

Besonderen Werth lege ich auf die Thatsache, dass die Wanderung dieser Epithelzellen — ich nenne sie Mucosazellen — nicht in dem plasmatischen Wandbelage der Entomeren erfolgt, wie dies bei den amöboiden Zellen der Fall ist, sondern in Gestalt eines Stranges in dem geschlossenen Spaltraum zwischen den Entomeren.

Das Entomerenblastem bildet aber bei ihrer Wanderung gleichsam die Unterlage und das Substrat für die Mucosazellen, worauf sie vorwärts dringen und sich zu einem Epithel anordnen. Unter besonderen Umständen kann die Mucosa auch die Außenwandungen der Entomeren überziehen.

Um etwas vorzugreifen, sei in diesem Zusammenhange ein Fall angeführt, wo die eine dorsale Entomere aus später noch ausführlich (p. 585, 617) zu erörternden Gründen ihren gesammten Inhalt in das Mesodäum entleert hat. Das einzige, was von ihr übrig geblieben ist, war die Entomerenwandung, die die ursprüngliche Lage und Form der anderen noch unverletzten Entomere annähernd beibehalten hat und wie diese dorsal des Schlundkopfes weit in die Kopfhöhle hineinreicht.

Auf dieser Entomerenwandung ist nun das provisorische Darmepithel entlang gewuchert und ragt dorsal des Schlundkopfes als Mitteldarmblindsack in die Kopfhöhle hinein, während neben diesem symmetrisch noch die unverletzte Nachbarentomere von etwa der gleichen Gestalt des eben erwähnten Darmblindsackes liegt.

Bei dem Einwuchern der Mucosa werden die Entomeren ein kleiner wenig auseinander gedrängt (Fig. 18); es lassen sich in dem dadurch sichtbar werdenden Zwischenraume die Mucosazellen mit ihrem auf-

fallend hellen Plasma und den runden, mit Nucleolus und deutlichem Reticulum versehenen Kernen erkennen. Sowohl auf Quer- wie Längsschnitten lässt sich der lückenlose Zusammenhang des »Mucosastrangs« verfolgen. Kurz hinter dem hinteren Mitteldarmkeim verjüngt er sich rasch, so dass er nur eine Dicke von etwa 2 Zellen aufweist. Weiter rostralwärts besteht er nach den Querschnittsbildern meist nur noch aus einer Kette hinter einander gelegener Zellen.

Als theoretisch vielleicht bedeutsam (p. 635) sei noch folgende Beobachtung an den hier zur Besprechung kommenden jüngsten Posttrochophorastadien und etwas älteren Larven von etwa 1+2-Segmenten erwähnt: ausnahmslos (Textfig. 2, p. 536) ist das primitive Mesodäum (Spaltraum zwischen den Entomeren) vollständig von Dotter erfüllt, trotzdem an den Entomerenwandungen nie eine Spur irgend einer Verletzung zu finden war (Fig. 6, 7). Man könnte aber immerhin geneigt sein, das Vorhandensein von Dotter im primitiven Darmlumen als ein Artefact zu erklären, wenn sich nicht auf den Schnitten durch dreirudrige Thiere, sowohl an den mit FLEMMING wie mit Sublimat conservirten Thieren, noch Spuren dieses Dotters gefunden hätten.

Mit zunehmendem Alter der Larve erfährt auch die ventrale Mucosa eine weitere Ausgestaltung, die in Folge der naturgemäß auf den Grenzfurchen herrschenden Raumknappheit characteristische Formen annimmt. Für unsere Analyse legen wir am besten die Verhältnisse von Thieren von 1+3 Segmenten zu Grunde. Verfolgt man die Schnitte vom hinteren Mitteldarmkeim nach vorn zu, so bemerkt man, wie die ventrale Mucosa mit breiter Basis ansetzt und keilförmig die beiden Entomeren C₄ und D₄ auseinanderdrängt. Gleichzeitig aber schmiegt sie sich den Wänden an, zieht sich an ihnen ein kurzes Stück dorsalwärts hinauf und erzeugt so auf dem Querschnitte das Bild einer »V«-förmigen, dorsal nach dem Mesodäum zu geöffneten Rinne (Fig. 8, 10, 18), die weiter rostralwärts sich rasch verjüngt und in einen Mucosastrang übergeht.

Dasselbe Bild wiederholt sich, wenn man umgekehrt von der vorderen Mitteldarmplatte ausgeht. Diese stellt auf dem 3-Segmenten-Stadium (Fig. 17, 20) eine an die Stomodäumanlage angrenzende Epithellage dar, die das beträchtlich erweiterte Mesodäum rostralwärts abschließt. Es ergiebt sich aus den Querschnitten, dass dieses Epithel caudalwärts einen Fortsatz entsendet, der sich in der Gestalt einer kleinen, dorsal geöffneten Rinne zwischen die ventralen Entomeren C₄ und D₄ drängt, sich rasch verjüngt und in den vom hinteren Mitteldarmkeime ausgehenden Strang übergeht.

Vordere Mitteldarmplatte und hinterer Mitteldarmkeim stehen also in continuirlichem Zusammenhange durch einen in der Mitte stark verjüngten, rostral- und caudalwärts aber sich rasch verbreiternden Zellstrang.

Das hier gegebene Schema gilt auch mit geringfügigen Abweichungen für die dorsale und laterale Mucosa. Nur sind diese beiden Bildungen bedeutend schwächer als die ventrale Mucosa entwickelt und zeigen hierin eine auffällige Übereinstimmung mit dem Verhalten der amöboiden Zellen.

Es ist also auch hier die Thatsache zu constatiren, dass auf einem gewissen Entwicklungstadium die Ausbildung der Dorsalseite hinter der ventralen ein bedeutendes Stück zurückbleibt. Erst bei älteren, 7- und 8-segmentigen Thieren tritt ein gewisser Ausgleich ein. Die »Stränge« haben sich restlos in »Rinnen« umgewandelt, so dass man zwischen den Entomeren in deren vollen Länge 4 Epithelrinnen antrifft, die ihre Concavität dem Darmlumen zukehren. Ihre Ränder ziehen sich in der schon bekannten Weise an der Entomerenwandung ein mehr oder minder großes Stück hinauf, ohne dass sich aber jemals die Ränder der Nachbarrinnen berühren (Fig. 8, 9b, 10, 23).

Abgesehen davon, dass die amöboiden Zellen in den Entomerenwandungen, die Mucosazellen aber zwischen ihnen ihren Sitz haben, ist noch in der verschiedenen topographischen Anordnung beider Elemente ein Unterschied gegeben; während nämlich die ersten auf ihrer Wanderung sich schließlich über die gesamte innere Peripherie der Entomeren (vergl. p. 537 Anm.) annähernd gleichmäßig vertheilen, bleiben während der ganzen Dauer der Entwicklung diejenigen Theile der Entomeren, welche der Breehungsline angehörten, ohne Epithelüberzug (Fig. 18, 23).

Die Folge davon ist, dass die zugeschrärfte Ränder der Mucosarinnen unter keinen Umständen zu gegenseitiger Berührung kommen, solange noch Reste von Entomeren vorhanden sind (Fig. 11).

Am lebenden Thiere beobachtet man eine ständige Zunahme und Erweiterung der Mucosa unter gleichzeitiger Verkleinerung der Dotterentomeren. Was nun die Vermehrung der Elemente des provisorischen Darmepithels anlangt, so erfolgt sie außer durch den eine Zeit lang vom hinteren Mitteldarmkeime ausgehenden Nachschub auch noch durch mitotische Theilungen der einzelnen Mucosazellen selbst. Allerdings gelangen diese Mitosen verhältnismäßig recht selten zur Beobachtung. Der Zelltheilung als Mittel zur Vergrößerung der Mucosa des vorderen Mitteldarmabschnitts scheint also keine sehr bedeutende

Rolle zuzukommen. Überhaupt gelangt von einer gewissen Zeit ab, ganz ungefähr vom 8- und 9-Segmente-Stadium an, das Wachsthum der Mucosa des vorderen Mitteldarmabschnittes durch Zellvermehrung seiner Elemente wie durch (vergl. p. 546) Abgabe neuer Zellen vom hinteren Mitteldarmkeime aus so gut wie zum Stillstande. Vielmehr wächst die Mucosa von jetzt ab durch eine nicht geringe Vergrößerung und Volumenzunahme ihrer einzelnen Zellen, was gleichzeitig als Ausdruck für die lebhafte, auf die Aufarbeitung des Nahrungsdotters gerichtete assimilatorische Thätigkeit der Mucosa aufzufassen ist. Dieser Vorgang macht sich schon äußerlich am lebenden Thiere durch das Auftreten zahlreicher feiner und allerfeinster, stark lichtbrechender Tropfen in der provisorischen Mucosa bemerkbar.

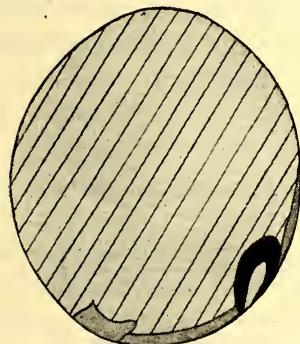
Herstellung der Wurmgestalt durch Wachstumsungleichheiten. Ähnliches Verhalten des Mitteldarmes. Verschiebung der Entomeren.

Wie schon früher auseinandergesetzt, thürmt sich über der verhältnismäßig kurzen Ventralplatte der ungeheure larvale Dotter auf. Nur durch ein beschleunigtes Wachsthum der Organe der Bauchseite, 1.) der ectodermalen Bauchplatte (Anlage des Nervensystems), 2.) der Ventraleite des in Bildung begriffenen Mitteldarmepithels, kann dem jungen Thiere in ziemlich kurzer Zeit eine wurmähnliche Gestalt verliehen werden. Diese auf Grund der anatomischen Beschaffenheit des Thieres sich aufdrängende Vermuthung wurde durch eine genaue, auf die eigenartigen Wachstumsverhältnisse gerichtete Untersuchung vollauf bestätigt. Es wurden zunächst die jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Entwicklungstadien mit einem Thiere von 1+3 borstentragenden Segmenten verglichen, wobei sich denn die Thatsache herausstellte, dass während dieser langen, viele Tage umfassenden Entwicklungsperiode das Wachsthum der Dorsalseite vollständig ruht; nur die Ventralplatte wächst um ein Beträchtliches (Textfig 3—5).

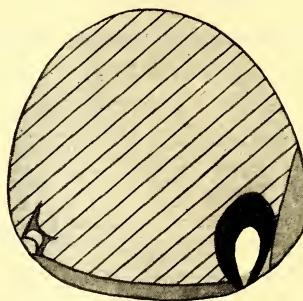
Um mit einander vergleichbare Messungen erzielen zu können, wurden als Endpunkte, gleichsam als Marken, die auf den jüngsten Stadien in ihrer Anlage bereits sichtbaren Analzirren und die Verbindungstelle der Stomodäumanlage mit der Körperwandung gewählt. Bei einem Trochophorastadium und einem dreirudrigen Thiere betrug die Entfernung dieser Marken, über den Rücken gemessen, 22 Maßeinheiten. Die Rückenseite ist demnach überhaupt nicht gewachsen.

Postembryonale Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii*. 545

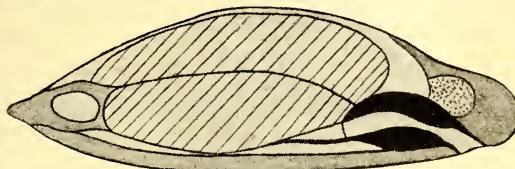
Ihre Entfernung über die Ventralseite gab bei der Trochophora 11 Einheiten, bei dem 3-Segmente-Stadium dagegen 14,5 Einheiten. Es ist also eine Längenzunahme der Ventralseite um 3,5 Einheiten zu beobachten. Dem Resultat dieser Messungen entspricht das überaus zahlreiche Vorkommen von Mitosen, und zwar deutet deren Anwesenheit besonders im hinteren Theile der Ventralplatte auf die Lokalisation des Längenwachsthums vornehmlich auf diese kurze Strecke (Fig. 7).



Textfig. 3.
Trochophora-Stadium.



Textfig. 4.
1 + 2-Segmente-Stadium.



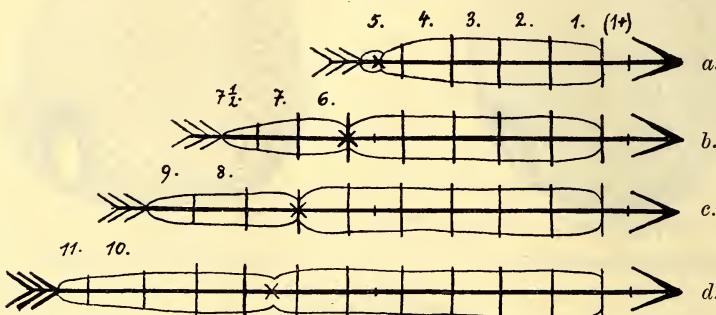
Textfig. 5.
1 + 3-Segmente-Stadium.

Textfig. 3—5, Mediane, stark schematisierte Sagittalschnitte bei gleicher Vergrößerung.

Die Wachstumsbeschleunigung der Ventralseite der Dorsalseite gegenüber findet also ihren Abschluss mit der Ausbildung der wormähnlichen Gestalt, ein Process, der auf dem ebengenannten Stadium vollendet ist. Damit sind die Bedingungen zu einem gleichmäßigen Längenwachsthum des gesamten Wurmkörpers, mithin auch des Darmkanals, gegeben. Doch darf man im Hinblick auf den reichlich vorhandenen Nahrungs-
dotter schon von vorn herein erwarten, dass sich hier gewisse Complicationen geltend machen werden.

Diese stellen sich denn auch in der That ein. Auf den frühesten Stadien besteht das Längenwachsthum des Mitteldarmes in der Hauptsache nur

in einer Streckung der Entomeren, die so bedeutend ist, dass das geringe Wachsthum des hinteren Mitteldarmabschnittes vollständig außer Acht gelassen werden kann. Wie erinnerlich, liegt die Mitteldarmlamelle bei dem eben ausgeschlüpften jungen Thiere ($1+2$ -Segmente-Stadium) im caudalen Abschnitte des 2. Segmentes. Diese Lage im letzten Segmente des Wurmkörpers behält die Mitteldarmlamelle reichlich bis zum 5- und Beginn des 6-Segmente-Stadiums bei. Dann erst macht sich allmählich ein anderes Wachsthumssprincip geltend, nach welchem der Wuchs des vorderen Mitteldarmabschnittes mehr und mehr zum Stillstande kommt, um in entsprechend stärkerem Maße vom hinteren Mitteldarmabschnitte übernommen zu werden (vergl. p. 544 und Textfig. 6).



Textfig. 6.

Die Pfeilspitze bezeichnet den Kopf und das Mundsegment, die Befiederung das Analsegment, das \times die Mitteldarmlamelle.

Aber von einem bestimmten Stadium an, wo das Längenwachsthum mit Intensität einsetzt, nimmt der vordere Mitteldarmabschnitt überhaupt nicht mehr an der Verlängerung des Darmtractus teil. Diese Aufgabe fällt von jetzt ab ausschließlich dem hinteren, also dem dotterfreien Mitteldarmabschnitte zu (p. 563). Als willkommne Marke für die diesbezüglichen Messungen dient die Mitteldarmlamelle, die Grenze von vorderem und hinterem Mitteldarmabschnitte.

Wie ein Blick auf Textfigur 6 lehrt, befindet sich die Lamelle auf dem $1+5$ -Segmente-Stadium im letzten borstentragenden Segmente, etwa in dessen Mitte. Die Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes ist also noch außerordentlich kurz und besitzt knapp die Länge eines einzigen, dazu noch jugendlichen und frisch geknospeten Segmentes.

Auf dem $7\frac{1}{2}$ -Segmente-Stadium ist bereits eine erhebliche Änderung eingetreten: Der hintere Mitteldarmabschnitt ist bedeutend gewachsen, nämlich um volle 2 Segmente, während der vordere nur um die Länge

eines $\frac{1}{2}$ Segmentes zugenommen hat. Die Mitteldarmlamelle befindet sich also gerade auf der Grenze des 5. und 6. Segmentes.

In ungefähr dem gleichen Zeitmaß bewegt sich das Wachsthum bis zum 9-Segmente-Stadium, so dass die Mitteldarmlamelle jetzt etwa auf die Grenze des 6. und 7. Segmentes gerückt ist.

Auf dem 11-Segmente-Stadium liegt sie rund in der Mitte des 7. Segmentes, so dass bis dahin, vom 5-Segmente-Stadium ab gerechnet, der vordere Mitteldarmabschnitt nur um 2 Segmente gewachsen ist im Gegensatz zur reichlich 4 Segmente betragenden Längenzunahme des hinteren Mitteldarmabschnittes.

Auffällig ist ferner, dass in dem äußerst langen Zeitraume, der zwischen dem 9- und dem 11-Segmente-Stadium liegt — nach HEMPELMANN ist das 10-Segmente-Stadium eine Art Ruhestadium, und das Thier verharrt auf ihm ganz ungewöhnlich lange, ehe es zur Knospung eines neuen Segmentes kommt — es ist also auffällig, dass der vordere Mitteldarmabschnitt sich nur um $\frac{1}{2}$ Segment verlängert hat. Leider ist auf älteren 11-Segmente-Stadien die Mitteldarmlamelle nicht mehr vorhanden, so dass sich von jetzt ab das Wachsthum des vorderen Mitteldarmabschnittes nicht mehr mit Sicherheit verfolgen lässt. Aber seine im bisherigen Entwickelungsverlaufe immer geringer werdende Längenzunahme macht es sehr wahrscheinlich, dass von nun ab sein Wachsthum überhaupt zum Stillstande kommt und die Verlängerung des Mitteldarmes allein von der Knospungszone des hinteren Mitteldarmabschnittes, welche sich bekanntlich unmittelbar rostralwärts des Analsegmentes befindet, besorgt wird. Eine Reihe von Beobachtungen am conservirten wie lebenden Objecte, die auf p. 572 zusammengestellt sind, sprechen außerdem noch für die Richtigkeit dieser Auffassung.

Es lassen sich demnach in der postembryonalen Entwicklung des Verdauungstractes 2 Perioden scharf voneinander scheiden, zu welchen als Charakteristica außerdem noch einige andere, im Folgenden näher angeführte Momente hinzutreten:

1) In der ersten Periode vollzieht sich das Längenwachsthum ausschließlich durch passive Streckung der Entomeren, durch alleinige Verlängerung des vorderen Mitteldarmabschnittes.

2) Die zweite Periode ist gekennzeichnet durch ein bei Weitem stärkeres Wachsthum des hinteren Mitteldarmabschnittes im Gegensatz zum vorderen, das etwa bis zur Erreichung des 11-Segmente-Stadiums andauert. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen tritt eine eigenartige Verlagerung der Entomeren ein, durch welche ihre Beziehungen zu einander und zu den angrenzenden Organen eine Veränderung erfahren. Ferner

gelangt in ihr die Herstellung des endgültigen Zustandes des provisorischen Darmepithels zur Durchführung. Die Resorption des Dotters wird vollendet, und damit wird zugleich mit der Bildung der definitiven Mucosa die morphologische Beschaffenheit und die physiologische Bedeutung beider Darmtheile dieselbe, was sich äußerlich in dem Schwunde der Mitteldarmlamelle zu erkennen giebt.

Die p. 544 besprochenen Wachstumsverschiedenheiten der Körpераußenseite finden ihre Parallele in ganz entsprechenden Vorgängen an inneren Organen, vornehmlich am Entoderm.

Schon in dem Capitel über die amöboiden Zellen (p. 536, 537) war von einer auffallenden Bevorzugung der Ventralseite die Rede gewesen.

Mit dem Verhalten der amöboiden Zellen stimmt das der Mucosa vollständig überein. Auch hier konnten wir bereits feststellen, dass die dorsale Mucosa bei Weitem schwächer ausgebildet ist als die ventrale, während die laterale ungefähr die Mitte zwischen beiden Extremen hält (p. 543). Der Befund von zahlreichen Mitosen (schon vom 1+2-Segmenten-Stadium ab) vor allem auf der Ventralseite des hinteren Mitteldarmkeimes und -abschnittes bildet eine wertvolle Ergänzung und Bestätigung.

Ein wenig voreilig will ich das Bild noch durch den Hinweis vervollständigen, dass auf älteren Stadien die beiden dorsalen Dotterentomeren noch vorhanden sind, nachdem die beiden ventralen schon längst der Resorption anheimgefallen waren.

Erst von dem neuen Gesichtspunkte aus, daß alle diese Verschiedenheiten einzig und allein die rascheste Herstellung der Wurmgestalt aus der Kugelform der Trochophora zur Folge haben, wird das Wesen jener an und für sich sonderbaren Ungleichmäßigkeiten dem Verständnis näher gerückt.

Als eine mechanische Folge der Längenzunahme des Larvenkörpers ist ferner die Streckung der Entomeren auf Kosten ihres Querschnittes aufzufassen. Besonders die dorsalen Entomeren A₄ und B₄ erfahren dabei eine ganz erhebliche Formwandlung. Während sie uns auf einem Längsschnitte durch ein Trochophorastadium als unförmige, wurstartige Gebilde entgegentreten, die mit ihrer nach unten gerichteten Concavität den beiden ventralen, ihrer endgültigen Gestalt bereits ziemlich nahen Entomeren aufliegen, haben sie auf einem 5-Segmenten-Stadium eine ungefähr cylindrische Form erlangt. Dabei laufen Vorder- und Hinterende konisch zu; letzteres verjüngt sich stärker als das erstere.

Gleichzeitig erfährt auch das Lageverhältnis der dorsalen und ventralen Entomeren zu einander eine durchgreifende Verschiebung. Noch

constatirt man auf einem Schnitte durch das 3-Segmente-Stadium, dass das Stomodäum mitten zwischen den Entomeren liegt (Textfig. 17, p. 606), und zwar wird seine Anlage von den dorsalen Entomeren, die fast die ganze Kopfhöhle erfüllen, stärker überwölbt als von den ventralen (Fig. 17, 20). Infolge dessen erscheint auf dem Querschnitte Entomere A_4 und B_4 bedeutend größer als C_4 und D_4 , wobei gleichzeitig zu ersehen ist, dass alle 4 Entomeren das Stomodäum in einem nahezu ununterbrochenen Ringe umgeben, der übrigens auf dem 1+2-Segmente-Stadium noch vollständig geschlossen war.

Aber nur kurze Zeit später ist die Verschiebung eingetreten: während bei dem eben untersuchten Thiere von 3 Segmenten das Vorderende der ventralen Entomeren im Anfange, bei einem Thiere von $3\frac{1}{2}$ Segmenten etwa in der Mitte des ersten Parapodiums lag, ist an einem $4\frac{1}{2}$ -segmentigen Thiere zu constatiren, dass das Vorderende der ventralen Entomeren erst an der vorderen Grenze des 2. Ruders beginnt.

In der äußerst kurzen Zeit, die das Auftreten eines neuen Parapodiums erforderte — nach HEMPELMANN ist auf diesem Embryonalstadium nur ein Tag dazu erforderlich —, hat eine immerhin beträchtliche Verschiebung der ventralen Entomeren nach hinten zu statt gefunden.

Nunmehr ist eine Art Gleichgewichtszustand erreicht, der bis zum vollständigen Schwunde des Dotters anhält. Nur ganz unbedeutende Verschiebungen können noch eintreten, die aber bei dem langen Zeitraum, den sie erfordern, kaum ins Gewicht fallen.

Von jetzt ab wächst der Dottermitteldarm nur so viel wie die zugehörigen Theile des Wurmkörpers. Stets bleibt sein Hinterende, das eindeutig durch die Mitteldarmlamelle gekennzeichnet ist, ungefähr im 6. Parapodium liegen. Wie schon auseinandergesetzt, trifft man bei einem Thier von 11 Parapodienpaaren annähernd noch dieselben Verhältnisse an.

Durch die Verschiebung der Entomeren wird die vordere Mitteldarmplatte in Folge ihrer eigenartigen Verbindung mit den ventralen Entomeren in Mitleidenschaft gezogen: ihr Zusammenhang mit ihnen löst sich successive, während gleichzeitig, dem Zurückweichen von D_4 und C_4 entsprechend, die dorsalen Entomeren an die Stelle der ventralen treten. Der größte Theil der Kopfhöhle und das ganze erste borstentragende Segment wird nunmehr von A_4 und B_4 eingenommen.

Ferner ist es jetzt leicht vorstellbar, dass die vordere Darmplatte auch die Gestalt einer Rinne aufgiebt, die ihr in Folge ihrer Lage zwischen den ventralen Entomeren aufgenöthigt worden war. Die Ränder der ursprünglichen Rinne werden in die Horizontale umgeklappt und bilden

eine ebene, der Bauchfläche parallele Epithelplatte. Dabei stößt sie rechts und links an die beiden dorsalen Entomeren A_4 und B_4 und begrenzt mit diesen einen dreieckigen Raum (Fig. 9). Diese durch die Innenseite der genannten Entomeren und die Epithelplatte gebildete dreieckige Röhre ist sehr niedrig. Hoch thürmt sich über ihr der Dotter der dorsalen Entomeren, die in einer Grenzfurche zusammenstoßen, welche genau von der dorsalen Spitze des Dreieckes zur Rückenseite des Wurmes senkrecht aufsteigt (Fig. 9). Gleichzeitig beginnt das Epithel von der Ventralseite die von den Entomeren gebildeten »nackten« Seitenwände zu überziehen und auf eine kurze Strecke das dreieckige Rohr vollständig mit Epithel auszukleiden.

Nicht unerwähnenswerth ist ferner die Erscheinung, dass die vordere Mitteldarmplatte aus ihrer ungefähr centralen Lage im Wurmkörper — sie wurde ja noch am Ende des 2-Segmente-Stadiums ringsum von den Entomeren umschlossen — bei den stattgehabten Wachstumsverschiebungen vollständig auf die Ventralseite gerückt ist und unmittelbar dem Bauchmarke aufliegt.

Mit dem etwa am Ende des 3-Segmente-Stadiums vollendeten Ablauf der eben auseinandergesetzten Vorgänge sind nunmehr die Bedingungen zu einem lehhaften Längenwachsthum der jungen *Nereis* gegeben. Wie HEMPELMANN in seiner Arbeit gezeigt hat, knospet von nun an bei nahe an jedem Tage zwischen dem Analsegmente und dem letzten Parapodium ein neues Segment.

Dorsal- und Ventralseite der Körper- und Darmwandung wachsen nunmehr gleichmäßig, was sich an der regelmäßigen Vertheilung zahlreicher Mitosen über die Dorsal- und Ventralseite des hinteren Mitteldarmabschnittes wie der ectodermalen Theile in der Umgebung der Knospungszone zu erkennen giebt.

Die geringe Beteiligung der ectodermalen Darmtheile am Längenwachsthum des Darmes wird in den betreffenden Abschnitten auf p. 613 eine eingehende Besprechung erfahren.

Die ectodermalen Abschnitte des Verdauungstractus. Stelle der Enddarmmanlage und -ausbildung. Die weiteren Geschicke des Proctodäums.

Schon auf sehr frühen Entwicklungstadien macht sich die Stelle der künftigen Enddarmmanlage bemerkbar. Sie ist gekennzeichnet durch eine feingranulirte, schmutzig graue Masse, die in der Mitte zwischen der Rückenplatte und der Anlage der Analzirren liegt und den Raum zwischen

dem caudalen Ende der hinteren Mitteldarmanlage und der Körpercuticula ausfüllt. Eigenthümlich ist das fast regelmäßige Vorkommen von einem oder mehreren, äußerst blass gefärbten, alle Zeichen des nahen Unterganges an sich tragenden Kernen in dieser Masse (Fig. 6, 7 a. K und a. H).

Wenn ich hier vorausschicke, dass die Bildung des functionirenden Enddarmes erst recht spät, etwa vom 3-Segmente-Stadium ab, zu beobachten ist, so ist jedenfalls die Vermuthung nicht von der Hand zu weisen, dass wir in diesen degenerirenden Kernen die Reste der eigentlichen Enddarmanlage vor uns haben. Ich erinnere an die ephemere Proctodäum-Anlage von *Capitella*; doch stellt diese immerhin noch einen recht stattlichen Complex dar im Gegensatz zu den wenigen Kernen bei *Nereis Dumerilii*.

Die granulirte Substanz wird mit zunehmendem Alter der Larve immer voluminöser, so dass sie den Boden der cylindrischen Röhre, die die hintere Mitteldarmanlage auf dem 1+2-Segmente-Stadium bildet, vor sich her schiebt und nach innen, rostralwärts, vorwölbt.

Auf älteren 2-Segmente-Stadien kann man in einer großen Anzahl von Fällen constatiren, dass die eben erwähnte Substanz mit den eventuell in ihr noch vorhandenen Kernresten zu einem durch Orange-G intensiv gelb gefärbten, kleinen ovoiden Körper zusammengeballt wird. Dieser liegt dann in der Mitte zwischen Ventral- und Dorsalplatte, innerhalb (Fig. 7 a. K) einer kleinen Höhle, die ich als Analhöhle bezeichne.

Inzwischen haben sich unmittelbar ventralwärts der Analhöhle die Anlagen der Analdrüsen bemerkbar gemacht, die den Beginn ihrer secer-nirenden Thätigkeit durch Anhäufung einer mächtigen, im caudalen Ende der Ventralplatte gelegenen feinen, grau-granulirten Substanz andeuten.

Später reißt die dünne Körpercuticula durch, so dass die Analhöhle nunmehr mit der Außenwelt communicirt und ihr Inhalt sich entleeren kann. Gleichzeitig beginnen sich die caudalen Enden der Bauch- und Rückenplatte nach innen umzuschlagen, indem ihre Zellen an den Wänden der kleinen Vertiefung, die der Analhöhle entspricht, nach innen wuchern.

Die Afteröffnung, deren Anlage auf dem 1+2-Segmente-Stadium sich etwas dorsal der Analzirren befand, rückt ein wenig ventralwärts, so dass sie auf älteren Stadien in die Mitte zwischen beiden Zirren zu liegen kommt.

So gewinnt der Enddarm rasch die Form, die auf dem 5-Segmente-Stadium anzutreffen ist. Hier erscheint er als eine kurze, ectodermale

Einstülpung, deren Lumen caudalwärts durch die Afteröffnung mit der Außenwelt communicirt, gegen den hinteren Mitteldarmabschnitt aber durch eine zweischichtige Lamelle abgeschlossen ist.

Diese Lamelle bezeichne ich als Enddarmlamelle; ihrer Entstehungsgeschichte entsprechend ist sie zweischichtig: ihre rostrale Schicht ist entodermaler, ihre caudale dagegen ectodermaler Abkunft (Fig. 15, 16).

Entsprechend seiner Lage in dem kleinen Analsegmenten bleibt der Enddarm natürlich kurz. Selbst auf einem 9-Segmenten-Stadium ist er nur etwa 15 bis 20 μ lang. Auch bleibt der Enddarm nur auf das Analsegment beschränkt; da die Knospungszone zwischen letzterem und dem folgenden Segmente liegt, bleibt die entodermale Natur des neu hinzuwachsenden Darmes gewahrt (Fig. 16 W.Z.).

Wenn die bisherige Auffassung des hinteren Mitteldarmabschnittes als Enddarm richtig wäre, so würde bei dem ausgewachsenen Wurme von etwa 50 bis 70 Segmenten beinahe der gesamte Darmtractus rein ectodermaler Abkunft sein.

Die oben erwähnten Analdrüsenanlagen haben sich schon an 11- bis 13-segmentigen Thieren zu mächtigen, fast das ganze Analsegment erfüllenden Organen entwickelt. An den Auftreibungen, die sie verursachen, sitzen lateralwärts die Analzirren und fassen zwischen sich die Afteröffnung, die außerdem noch von den kleinen, von drüsigem Secrete erfüllten Analpapillen umgeben wird (Fig. 16 a. Dr. und a. P. Dr.).

Characteristisch ist ferner auf diesen älteren Stadien das Auftreten von schwarzen Pigmentkörnchen, die außen am Analsegmenten sich bemerkbar machen und ebenso im Epithele des Enddarmes auftreten, auf diese Weise gleichzeitig dessen ectodermale Abkunft dokumentirend (Fig. 16).

Die Enddarmlamelle reißt verhältnismäßig spät; noch auf jüngeren 11-Segmenten-Stadien fand ich sie unverletzt.

Stomodäum.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Stomodäums sind von geringerem theoretischen Interesse. Im Gegensatz zum Enddarme zeigt seine Anlage schon auf den jüngsten meiner Trochophorastadien eine ganz gewaltige Ausbildung. Nach den Angaben von WILSON ist sie auf die Stomatoblasten a_{22} - c_{22} , also Derivate des zweiten Micromerenquartettes, zurückzuführen.

Die Wachstumsverschiebungen, die bei der Entwicklung der entodermalen Organe eine Rolle gespielt hatten, finden in dem Verhalten des Vorderdarmes eine Parallelle. Auf dem genannten Stadium stellt die Vorderdarmanlage ein ovales, einschichtiges Gebilde dar, dessen rostral gerichtete Längsachse einen spitzen Winkel mit der Bauchplatte bildet (Textfig. 3), so dass der spätere caudale Pol dieses Gebildes jetzt gerade in entgegengesetzter Richtung kopfwärts zeigt (Textfig. 5).

Mit den auf die Herstellung der Wuringestalt gerichteten Wachstumsungleichheiten beginnt eine Drehung der Stomodäumanlage, wo bei die Stelle des künftigen Munddurchbruches als Angelpunkt dient. Auf dem 1+2-Segmente-Stadium steht das Stomodäum schon nahezu senkrecht auf der Bauchplatte, und auf dem 3-Segmente-Stadium ist sie dieser beinahe parallel gerichtet, nunmehr in entgegengesetztem Sinne wie auf dem Trochophorastadium. Damit ist der endgültige Zustand erreicht (Textfig. 3-5).

Die ursprünglich einschichtige Anlage auf dem Trochophorastadium ist inzwischen mehrschichtig geworden. Schon auf dem 1+2-Segmente-Stadium lässt sich eine Gliederung in einen vorderen, oralen Abschnitt feststellen, einen mittleren, bereits muskelkräftig gewordenen Pharynx mit den Anlagen der Chitinzähne und einen hinteren Abschnitt, die Anlage des Ösophagus oder »Übergangstheiles«. Dieser kommt dadurch zu Stande, dass sich der caudale Abschnitt der ursprünglich einheitlichen, auf dem Querschnitte ovalen Anlage in ein enges Rohr auszieht, das sich gleichzeitig von dem Pharynx durch eine ringförmige Falte absetzt. Es legt sich fest dem blindgeschlossenen Ende des vorderen Mitteldarmabschnittes an und verklebt mit diesem (Fig. 17, 18 Rf.).

Auf diese Weise kommt die »Vorderdarmlamelle« zu Stande, die ihrer Entstehung gemäß eine ectodermale und eine entodermale Schicht aufweist.

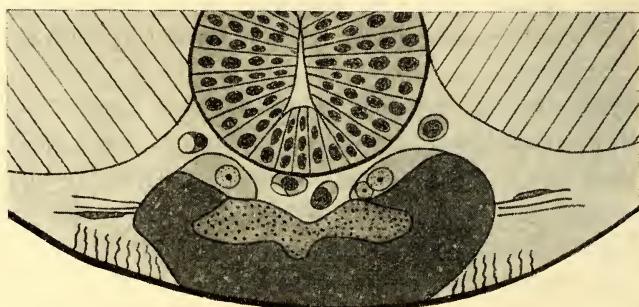
Die genannten Vorgänge haben auf dem 3-Segmente-Stadium ihren Abschluss erreicht. Außerordentlich auffallend sind dabei die Gegenstände einerseits zwischen den kräftig gefärbten Kernen und dem compacten Plasma der entodermalen Organe, andererseits zwischen den weit schwächer tingirten Kernen und dem schaumigen, vacuolisirten Plasma der provisorischen Mucosa (Fig. 20).

Es lassen sich also an einer jungen *Nereis* drei Lamellen unterscheiden: Die Vorderdarmlamelle als Grenze von Ösophagus und vorderem Mitteldarmabschnitt; die Mitteldarmlamelle als Abschluss des im Bereich der Entomeren gelegenen vorderen Mitteldarmabschnittes gegen den caudalwärts an die Entomeren sich anschließenden hinteren Mittel-

darmabschnitt; die Enddarmlamelle als Scheidewand von Proctodäum und dem hinteren Mitteldarme.

Auf dem 5-Segmente-Stadium ist die Mundöffnung noch durch ein äußerst zartes Häutchen verschlossen, das kurze Zeit später, auf dem 6-Segmente-Stadium, verschwunden ist. Gleichzeitig machen sich auch die Darm-Divertikel in Übereinstimmung mit den Angaben von HEMPELMANN als ösophageale Ausstülpungen in unmittelbarer Nähe der Ansatzstelle des Ösophagus am Pharynx bemerkbar.

Auf jungem 10-Segmente-Stadium ist die Vorderdarmlamelle in der Regel noch unverletzt (Fig. 20). Doch ist ihre Anwesenheit im Falle der Nahrungsaufnahme durchaus kein Hindernis. So begegnete



Textfig. 7.

Schnitt durch ein Thier von 1+3 Segmenten an der Vereinigungstelle der Schlundcommissuren. Der Dorsalseite des Unterschlundganglions sind die Munddrüsen angeschnmiegt. Rechts und links vom Pharynx die beiden dorsalen Entomeren $A_4 B_4$, die etwas weiter caudalwärts zusammen mit $C_4 O_4$ den Pharynx ringförmig umgeben.

ich auf meinen Schnitten einem Thiere von 9 Segmenten, das seinem Inneren eine, in dem Gelege offenbar zurückgebliebene junge *Nereis Dumerlii* einverleibt hatte. Den kräftigen Schluckbewegungen des Thieres giebt die zarte Vorderdarmlamelle sicher ohne Schwierigkeiten nach. Auf älteren 10-Segmente-Stadien und dem 11-Segmente-Stadium ist sie ausnahmslos verschwunden, die ungehinderte Nahrungsaufnahme also möglich.

Über die weitere Entwicklung des Vorderdarmes ist nicht mehr viel zu sagen. Während er auf dem 1+3-Segmente-Stadium in der Mitte des ersten Segmentes endigt, hat er bei 8-rudrigen Nereiden bereits die Mitte des 2. Segmentes erreicht. Bei Thieren von 13 Segmenten hat er die Mitte des 3. Segmentes gewonnen und zeigt da eine

bis in die Darm-Divertikel hineinreichende schwarze Pigmentirung seines Endotheles, ganz entsprechend den Befunden am Enddarme. Die Länge des Vorderdarmes bei ausgewachsenen Thieren ist eine ganz beträchtliche: Schlundkopf und Übergangstheil nehmen in der Regel die ersten 4 borstenträgenden Segmente für sich in Anspruch, während die caudalen Enden der Darm-Divertikel sogar bis ins 6. Segment hineinreichen können.

Auffallend ist die große Anhäufung von Drüsenschläuchen und Secreten in den Papillen der Mundöffnung. Dieses Secret stammt, wenigstens auf den jugendlichen Stadien und etwa bis zur völligen Aufzehrung des Dotters, von 2 Drüsen, welche den beiden Anschwellungen des Unterschlundganglions dorsal ansitzen. Diese »Munddrüsen« machen sich schon früh bemerkbar und treten auf jüngeren 1+3-Segmenten-Stadien recht deutlich hervor (Textfig. 7).

Der bei dem raschen Wachsthum der Larve nöthige gewaltige Energiebedarf wird durch die nunmehr mit Macht einsetzende Dotterresorption am besten veranschaulicht. Diese wird in der Normalentwicklung durch 2 Factoren bewirkt:

- 1) Durch Ausbildung der provisorischen Mucosa.
- 2) Durch das Auftreten von Vitellophagen.

Bevor jedoch auf diese interessanten Vorgänge näher eingegangen werden kann, ist es zweckmäßig, die Aufmerksamkeit zunächst auf die Erscheinungen zu richten, die ganz allgemein mit der zunehmenden chemischen Veränderung und Assimilation des Dotters verbunden sind.

Resorption des Dotters.

Dotterstructur am lebenden und conservirten Objecte.

Am lebenden Thiere erscheint der Dotter als eine braungelbe Masse, in der zahlreiche kleine Fettröpfchen suspendirt sind. Bedeutendere optische Veränderungen des Dotters, die auf chemische Umsetzungen schließen lassen, machen sich im Leben an dem in den Entomeren enthaltenen Dotter in der Regel nicht bemerkbar.

Eine Ausnahmestellung gebührt dem in das Mesodäum und das Cölon entleerten Dotter. Es sind dies Complicationen, die später noch eingehend besprochen werden sollen. Im ersten Falle nimmt der im Lumen des vorderen Mitteldarmabschnittes befindliche Dotter unter dem Einfluss der specifischen Darmfermente eine leuchtendrote Färbung an, der im hinteren Mitteldarmabschnitt

enthaltene Dotter eine *blassgelbe*, während im zweiten Falle die Entleerung des Dotters in das Cölon von dem Auftreten einer *schmutziggelben* Färbung der betreffenden Partien begleitet wird.

Je nach den angewandten Fixirungsmethoden erscheint seine Structur nach der Färbung mit *Orange-G* verschieden.

FLEMMINGSche Lösung erhält den Dotter in der Regel als eine homogene, die betreffenden Hohlräume gleichmäßig erfüllende Substanz (Fig. 20). Nur auf älteren Stadien erscheint diese wie aus zahlreichen, allerfeinsten Granula zusammengesetzt. Die Flüssigkeitsvacuolen werden durch die Einwirkung der Lösung mehr oder minder stark geschwärzt. Ich zweifle nicht daran, dass ihre vom Dunkelbraungelb bis zum reinen Schwarz sich erstreckende Nüancirung der optische Ausdruck für die stufenweise Umwandlung ihres Inhaltes zu einer fettartigen Substanz ist. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass die genannte Substanz die Vacuole nicht vollständig erfüllt (Textfig. 2, p. 536), sondern den Rand mit einem mehr oder minder dicken Saum umgibt. Auf Flachschnitten erhält man dementsprechend einen kleinen, unregelmäßig verästelten schwarzen Körper. Characteristisch ist die Anordnung der Fettröpfchen auf jüngeren Stadien, etwa von der *Trochophora* ab bis ungefähr zum 3-segmentigen Thiere. Ausnahmslos finden sie sich mehr oder minder dicht unter der Peripherie.

Erwähnenswerth ist ferner, dass die peripheren Fettröpfchen auf älteren Stadien mehr und mehr verschwinden, um großen, central in der Entomere gelegenen und von Flüssigkeit erfüllten Vacuolen, den Ölkugeln der Autoren, Platz zu machen. So bemerkt man auf jüngeren 3-Segmente-Stadien neben den peripheren Öltropfen bereits mehrere Ölkugeln, die in bedeutender Größe auf 7-Segmente-Stadien schließlich allein noch vorhanden sind. Auch sie besitzen geschwärzte, allerdings nicht sehr dicke Ränder. Auf den nächst älteren Stadien sind auch die Ölkugeln mit der Volumenabnahme der Entomeren erheblich kleiner geworden (Fig. 24).

Zu bemerkenswerthen Ergebnissen führt ein Vergleich mit der planctogenen Form. Hier treten nach den Angaben und Abbildungen von WILSON bereits nach den ersten Theilungen in den Dotterentomeren jene großen Ölkugeln auf, die bei der nereidogenen Form erst für ältere Stadien characteristisch waren. Überhaupt macht der Dotter der planctogenen Eier einen viel dünnflüssigeren Eindruck als der hochconcentrirt Nahrungsdotter der nereidogenen Form. Schon diese gewaltigen Qualitätsunterschiede legen es, ganz abgesehen von der quantitativen Verschiedenheit, nahe, dass alle Entwicklungsvorgänge bei der ersteren

Form viel rascher und glatter verlaufen als bei der letzteren. Dementsprechend begegnet man auch bei der heteronereiden Form den Ölkugeln um so viel früher.

Ähnliche Verhältnisse finden sich ferner bei *Nereis cultrifera* nach SALENSKY. Wie aus seinen Abbildungen klar hervorgeht, sind schon die jüngsten Furchungsstadien außerordentlich reich an größeren und kleineren Öltropfen, und schon auf dem Trochophora-Stadium begegnet man auf seinen nach dem Leben gezeichneten Totalabbildungen den mächtigen, auch auf den entsprechenden Schnittzeichnungen wiederkehrenden Ölkugeln.

Ganz anders als die FLEMMINGSche Lösung wirkt Sublimat, und trotz mancher Nachtheile erscheint letzteres mir weit geeigneter, die stufenweise Veränderung des Dotters bis zur vollständigen Assimilation zu verfolgen. Auf allen Altersstufen wird der Dotter in zahlreiche kleine, unregelmäßige Körperchen zerlegt, offenbar in Folge des plötzlichen Gerinnungsaktes und einer dabei eintretenden Volumenverminderung. Dabei pflegt mit großer Regelmäßigkeit etwa im Centrum des einzelnen Körnchens ein heller runder Bezirk aufzutreten, der besonders bei älteren Thieren spindelförmig ausgezogen erscheint und in seinem Inneren ein feines Maschen- und Gerüstwerk der Dottersubstanz beherbergt (Fig. 26). Vermuthlich ballt sich im Augenblick der Gerinnung um jedes der kleinen und kleinsten Flüssigkeitströpfchen eine gewisse Menge von Nahrungsdotter zusammen.

Überall wo Dotterresorptionsvorgänge stattfinden, kann man im Großen und Ganzen die gleichen morphologischen Änderungen des Dotters constatiren, denen offenbar die gleichen chemischen Vorgänge zu Grunde liegen.

Auf der ersten Stufe der Veränderung (Fig. 29) nehmen die betreffenden Dotterkörnchen eine intensiv safrangelbe Farbe an; in vielen Fällen verschwindet dabei der helle Fleck im Innern. Gleichzeitig tritt eine Wandlung der äußeren Form durch mehr oder minder starke Abrundung der scharfen Ecken ein.

Weiterhin kann man beobachten, wie nahe bei einander liegende Körnchen zu einem einheitlichen Körper von unregelmäßiger Form und abgestumpften Kanten zusammenfließen. Vielfach lassen sich in seinem Innern noch mehrere vacuolenartige Gebilde nachweisen, die wohl den hellen Flecken der einzelnen Dotterkörner entsprechen (Fig. 21 h. D, Fig. 29).

Das Auftreten osmiumgeschwärzter Flüssigkeitsvacuolen ist als erstes Zeichen beginnender Dotterassimilation aufzufassen.

Als Mittel, deren sich der Organismus bei diesen Umwandlungen bedient, kommen zunächst die im Ei von vorn herein enthaltenen Fermente in Betracht, die man z. B. bei den Insekten mit Sicherheit nachgewiesen hat.

Den amöboiden Wanderzellen und den Darmepithelien wird man natürlich erst auf den Stadien einen gewissen activen Anteil an der Dotterumsetzung zuschreiben können, wo sie einen gewissen Grad der Ausbildung erreicht haben. Dies würde für die ersteren etwa vom Ende des Trochophorastadiums ab zutreffen; für die letzteren kommen erst weit ältere Entwicklungstufen in Frage.

Beide Organe, die Vitellophagen sowie das Mitteldarmepithel, besorgen in der Hauptsache die Dotterresorption, deren vereinte Thätigkeit denn auch mit der vollständigen Aufarbeitung des Dottervorrates auf dem 11-Segmenten-Stadium abschließt.

Die Vitellophagen. Ihre Formwandelung und die verschiedenen Arten der Fragmentirung. Ihre Degeneration.

Die Vitellophagen hatten wir bereits auf früheren Stadien unter dem Namen der amöboiden Zellen kennen gelernt. Diese bewegten sich mit ihren scheibenförmigen Kernen innerhalb eines mächtigen Plasmahofes in der plasmatischen Rindenschicht der Entomeren vorwärts und sandten gleichzeitig feine plasmatische Pseudopodien in das Innere der Entomeren; sie durchspinnen dabei förmlich den gesammten Dotter mit einem Netzwerk feiner Plasmafäden, welche die in der Nähe der Grenzfurchen besonders reichlich liegenden Vacuolen in ihren Bereich ziehen, um sich die in leicht assimilirbarer Form dort vorhandene Nahrung verfügbar zu machen (Textfig. 2, p. 536).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung, etwa vom 3-Segmenten-Stadium an, beginnen die Pseudopodien und gleichzeitig die zahlreichen kleinen, entlang der Peripherie liegenden Ölvacuolen zu schwinden, an deren Stelle die großen, centralen Ölkugeln treten. Die weiteren Veränderungen an den Vitellophagen sind beachtlicher Natur, so dass sie einer eingehenden Betrachtung bedürfen. Sie gipfeln in der Hauptsache in einer Lageveränderung der amöboiden Zellen (Vitellophagen) und in einem Eindringen in die oberflächlichen Schichten des Nahrungs-dotters.

Man erkennt dies daran, dass die länglichen Kerne nunmehr dicht unter dem Blastem der Entomeren inmitten eines compacten Plasma-bezirkes liegen, der mit dem Blastem noch in Verbindung steht. Dabei

bewahren die Kerne zum Theil ihre alte Form, zum Theil aber werden sie unregelmäßig und schmiegen sich mitsammt dem zugehörigen Plasma den einzelnen Dotterkörnchen an, in der Weise, wie es bereits v. WISTINGHAUSEN abgebildet hat. Schließlich beginnt auch das zugehörige Plasma zu schwinden, so dass die Vitellophagen als nackte Kerne dicht unter der Entomerenwandung sich im Dotter befinden. Beide Formen kommen neben einander bei Thieren von 3-5 Segmenten vor (Fig. 8 V).

Jedenfalls sind die Formwandlungen, die die Kerne dabei erfahren, und die deutlich sichtbaren Veränderungen, die in vielen Fällen gleichzeitig der Dotter in ihrer Nähe erleidet, ein Hinweis darauf, dass die Vitellophagen in lebhafter Ausübung ihrer Function begriffen sind.

Durchmustert man Längsschnitte jugendlicher Thiere, z. B. eines 3-Segmente-Stadiums, so kann man auf einem einzigen günstigen Schnitte zuweilen eine fast vollständige Serie der aufeinander folgenden Formveränderungen finden; und zwar constatirt man, dass die Vitellophagen rostralwärts immer schmäler werden und in die Form der amöboiden Zellen übergehen, während sie am vegetativen Pole meist dick und aufgetrieben erscheinen.

Es besteht wohl kein Zweifel, dass die Vitellophagen bei der Dotterassimilation einen Theil der gelösten Stoffe ihrem Innern einverleiben und dadurch immer voluminöser werden; gleichzeitig nimmt, eine nothwendige Folge der Volumenzunahme, die Intensität der Hämatoxylin-Färbung ab.

Man erkennt, dass jedem Kerne mindestens ein Nucleolus zukommt. Doch habe ich in sehr vielen Fällen 2, ja selbst 4 Nucleolen beobachten können. Die Form der Vitellophagen ist eine außerordentlich mannigfaltige; neben verhältnismäßig (Fig. 8, 10) länglichen, spindelförmigen Vitellophagen, die mit ihrer Längsachse parallel der Entomerenwandung stehen und einen ziemlich dunklen Farbton aufweisen, finden sich große rundliche (Fig. 10) Kerne, deren meist völlig unregelmäßig gestaltete Wandung sich den einzelnen Dotterschollen förmlich anschmiegt oder ihnen sogar große pseudopodienartige Fortsätze entgegensemmt.

Die Geschicke der Vitellophagen sind bestimmt durch ihre Anpassung an eine ganz bestimmte, hoch specialisirte Thätigkeit: in Folge ihrer assimilatorischen Function nehmen sie immer mehr an Volumen zu, bis sie entweder sofort zu Grunde gehen, oder durch Fragmentation zerfallen, wodurch der letale Ausgang noch eine Zeitlang hinausgeschoben wird. Die Stadien der Fragmentirung finden sich auf allen Altersstufen, etwa vom 3- bis zum Ende des 10-Segmente-Stadiums. Besonders häufig aber kommen sie in den

mittleren Entwicklungstufen vor. Die Formen, unter denen sich die Amitose vollzieht, sind so mannigfaltiger Art, dass sie unter einem einheitlichen Gesichtspunkt kaum vereinigt werden können. Es lassen sich unterscheiden:

- 1) Fragmentation durch Quertheilung.
- 2) Fragmentation durch Längstheilung.
- 3) Fragmentation durch »maulbeerartigen Zerfall».

Fragmentation durch Quertheilung ist besonders häufig bei den schmalen, langgestreckten Vitellophagen zu beobachten und kommt schon bei jungen Thieren von 3 Segmenten und zwar ausschließlich in der Nähe des vegetativen Poles, meist in der ventralen Grenzfurche, vor.

Weit schöner und häufiger lassen sich derartige Vorgänge auf dem 8- bis 10-Segmente-Stadium beobachten. Jetzt sind sie aber merkwürdiger Weise auf die Nähe des animalen Poles beschränkt, wo man dicht unter der inneren Grenzmembran der Entomeren an beliebigen Stellen förmliche Ketten solcher Kerne bemerkt (Fig. 9a). Auch aus dem hin und wieder beobachteten Vorkommen zweier Nucleolen, die sich an den entgegengesetzten Polen der spindelförmigen Kerne befinden, kann man auf eine bevorstehende Quertheilung schließen. Auch bei diesem Vorgange findet man wieder die Regel bestätigt, dass die verschiedenen Erscheinungen bei der Entwicklung gleichmäßig vom caudalen Ende zum rostralen vorschreiten und sich in jeder Körperregion in derselben Reihenfolge wiederholen.

Weit seltener stößt man auf Kerne, die durch eine parallel ihrer Längsachse einschneidende Furche sich bereits getheilt haben oder in Vorbereitung dazu. Sie finden sich durch das ganze Thier ohne Beschränkung auf eine bestimmte Alterstufe und Körperregion zerstreut.

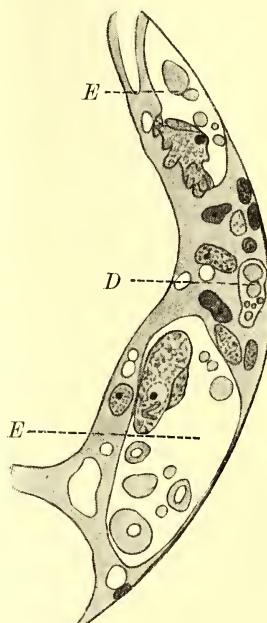
Weit interessanter sind die Erscheinungen, die sich bei dem »maulbeerartigen Zerfalle« der Vitellophagen abspielen. Sie treten nur an den Kernen auf, die im Gegensatz zu den eben besprochenen Vitellophagen eine der Kugelform sich nähernde Gestalt besitzen. Die vorbereitenden Schritte bestehen darin, dass die Kerne zunächst eine mehr oder minder große Anzahl von tiefen, oft recht unregelmäßig einschneidenden Furchen erhalten (Textfig. 8). Hierauf beginnen sich die einzelnen, dadurch erzeugten Vorwölbungen abzuschnüren und einen selbständigen, mit Nucleolus versehenen Kern zu bilden. In vielen Fällen begegnet man förmlichen Nestern solcher Kerne, die aus der Art ihrer Vergesellschaftung auf eine nach dem eben beschriebenen Schema bereits vollzogene akinetische Theilung hindeuten, während man bei Kernen

mit zahlreichen Nucleolen den baldigen Eintritt des maulbeerartigen Zerfalles erwarten darf. Im Inneren zählte ein Kern nicht weniger als 5 Nucleolen. Kerne mit 2 und 3 Nucleolen sind keine Seltenheit.

Bei der Untersuchung von Schnitten durch ältere Thiere, etwa von 6—7 Segmenten und darüber, ist man überrascht, in selteneren Fällen im Centrum einer Entomere, mitten im Dotter oder (Fig. 10) dicht unter der äußeren Peripherie, Vitellophagen anzutreffen, also an Orten, wo sie nach der p. 536 abgeleiteten Regel gar nicht hingelangen sollten. Denn wie dort ausführlich auseinandergesetzt, sind sie bei ihrer Wanderung in der Hauptsache auf die inneren Plasmamembranen der Entomeren beschränkt. Nun ist es aber gelungen, genau den Zeitpunkt festzustellen und die Art und Weise, auf welche sich das Einwandern der Vitellophagen in die tieferen Schichten des Dotters vollzieht. Es erfolgt relativ spät, nämlich erst auf dem 5- bis 7-Segmenten-Stadium. Schritt für Schritt kann man beobachten, wie sich die Vitellophagen von ihrem normalen Platze dicht unter der inneren Entomerenwandung loszulösen beginnen, wie sie sich von ihm entfernen und sich mitten durch den Dotter zerstreuen. Ihr eigenartiges Verhalten spiegelt sich in einer entsprechenden Veränderung ihrer Gestalt wieder. Die Kerne werden homogen und zeigen amöboide Fortsätze, der Nucleolus ist deutlich zu sehen, ein Plasmahof fehlt. Die Vitellophagen haben also wieder embryonale Eigenschaften angenommen und sind befähigt, sich durch den Dotter zu zerstreuen, an beliebigen Stellen sich wieder anzusiedeln und ihre Thätigkeit als Vitellophagen von Neuem aufzunehmen.

An einer ganzen Reihe von Thieren ist es mir gelungen, mitten in den Entomeren die wieder amöboid gewordenen Vitellophagen nachzuweisen.

Die Vitellophagen spielen nur eine verhältnismäßig kurze Rolle im Haushalte des Organismus. Spätestens mit dem Schwunde des letzten



Textfig. 8.

Vitellophagen kurz vor dem »maulbeerartigen Zerfall«. In dem reich vacuolisierten Plasma sind bereits neben den hellen provisorischen Mucosakernen die dunkelgefärbten Ersatzkerne aufgetreten. Im Plasma liegen durch »Abkapselung« abgesprengte Dotterkörper (D); E: Reste zweier Entomeren.

Dotterkörnchens haben sie ihre Existenzberechtigung verloren und gehen zu Grunde. Aber auch während der ganzen Dauer der langen post-embryonalen Entwickelungsperiode, etwa vom 4-Segmente-Stadium ab, trifft man in jedem Stadium auf eine ganze Anzahl degenerirender Kerne. Dieselben Erscheinungen, die zum akinetischen Zerfälle geführt hatten, treten vor dem endgültigen Untergange in noch verstärktem Maße auf. Etwas seltener beobachtet man eine andere Degenerationsform: Die Kerne bleiben spindelförmig und gewinnen durch ungewöhnlich intensive Tinktionsfähigkeit ein compactes, völlig homogenes Aussehen, während sich gleichzeitig an dem einen Pole eine den Kern trommelschlägelartig aufreibende, ungefärbte Vacuole bemerkbar macht.

Wirkungsweise der Vitellophagen.

Schon auf Grund der Gestaltänderungen der Vitellophagen ist der Schluss zulässig, dass sie in lebhafter assimilatorischer Thätigkeit begriffen sind. Die sichtbaren Veränderungen, die sie in ihrer nächsten Umgebung an dem Dotter hervorbringen, bestätigen diese Behauptung. Schon auf dem 3-Segmente-Stadium macht sich ihre Wirkung am Dotter geltend, und zwar besonders bei den Vitellophagen, die in der Nähe der Brechungslinie liegen. Während der Dotter in den von der Brechungslinie entfernteren Partien das normale Aussehen bewahrt, ist er in unmittelbarer Nähe der genannten Vitellophagen bereits in eine feine, granulirte und durch eine characteristische Gelbfärbung ausgezeichnete Masse übergeführt worden.

Auf älteren Stadien, bei Würmern von etwa 8 Segmenten, bemerkt man an der nämlichen Stelle vielfach Vitellophagen, die inmitten einer plasmatischen Substanz liegen, welche noch deutlich ihre nahen Beziehungen zum Dotter zeigt. Es ist dies eine granulirte Masse, in der sich mit größerer oder geringerer Deutlichkeit zahlreiche kleine und allerkleinste Körnchen finden, die von zerfallenem Dotter herrühren. Die Vitellophagen haben also die benachbarten Dottermassen nahezu vollständig in Plasma verwandelt und sind, wie sich des weiteren mit großer Deutlichkeit erkennen lässt, im Begriff, diesen ihren Wirkungsbereich durch tangential gerichtete Zellwände abzugrenzen und dem anliegenden Mucosagewebe anzufügen. Sicher wird auf diese Weise ein Theil der Vitellophagen vorübergehend oder auf längere Zeit in die Mucosa aufgenommen (Fig. 10). Gleichgültig aber, ob sie dort sofort oder erst nach einer geraumen Weile zu Grunde gehen, so werden sie oder ihre Reste mitsammt der provisorischen Mucosa von einem bestimmten

Stadium an in das Mesodäum abgestoßen (vergl. p. 566, 567). Eine ähnliche vorübergehende Aufnahme der Vitellophagen in das provisorische Darmepithel kann man auf noch späteren Stadien, etwa auf dem 10- und 11-Segmente-Stadium feststellen. Hier haben die Entomeren infolge beständiger Volumenabnahme auf dem Querschnitt die Form von Ellipsen mit zugespitzten Polen angenommen (Fig. 11). Besonders in den Ecken hat sich eine plasmatische Masse angesammelt, die bereits einen bläulichen Farbton wie normales Plasma zeigt, in seinem Inneren aber noch zahlreiche, mehr oder minder feine Körnchen erkennen lässt, die offenbar von zerkleinertem Dotter herrühren. Vornehmlich in diesen Ecken, inmitten dieses »Plasmas«, finden sich nun die Vitellophagen, und es scheint nicht allzuselten vorzukommen, dass diese nach dem Zusammenfallen der Entomerenwände vorübergehend in das Darmepithel aufgenommen werden. Stets aber zeigen in diesem Falle die Vitellophagen deutliche Zeichen beginnender Degeneration (Fig. 10).

Die Geschicke der Mucosa. Pathologische Abstoßung von Mucosazellen. Resorption des Dotters durch die Mucosa. Abkapselung von Dotter. Abstoßung des provisorischen Darmepitheles und seine Erneuerung durch das definitive.

Einfluss der Entomeren auf seine Form.

Der Hauptantheil an der Resorption des Dotters fällt ohne Zweifel der provisorischen Mucosa zu. Bevor wir jedoch auf diese ihre Function näher eingehen, ist es zunächst nöthig, ihre Bildung noch einmal zusammenzufassen. Wie bereits aus dem auf p. 535 Mitgetheilten ersichtlich, stammt die gesammte Mitteldarmmucosa aus einer einheitlichen Anlage, nämlich dem »Zellpflock«. Durch die verschiedenen correlativen Beziehungen der einzelnen Theile des »Zellpflockes« tritt eine Änderung ihrer prospektiven Bedeutung ein. Der hintere Abschnitt des »Zellpflockes« wird zum hinteren Mitteldarmabschnitte. In Folge seiner Entfernung vom Dotter behalten seine Elemente embryonale Charactere bei und vermitteln durch lebhafte mitotische Theilungen von einem gewissen Stadium ab beinahe ausschließlich das gesammte Längenwachsthum des Darmkanals.

Das rostrale Ende des »Zellpflockes« wird zum vorderen Mitteldarmabschnitte. Seine Elemente sind in Folge ihrer innigen Berühring mit dem Dotter in ganz einseitiger Weise an die Ausübung einer ganz bestimmten Function angepasst, nämlich an die Resorption des Dotters. Und eben in Folge dieser hochgradigen Specialisirung tragen sie von

vorn herein den Keim des Unterganges in sich und erleiden damit das-selbe Schicksal wie die Vitellophagen.

Die Organe, von welchen die weitere Ausbildung des vorderen Mitteldarmabschnittes ihren Ausgang nimmt, hatten wir bereits (p. 540) in der Gestalt der vier Mucosastreifen kennen gelernt.

Gegen die Darmhöhle ist die provisorische Mucosa durch eine dünne Cuticula abgegrenzt. Mit großer Deutlichkeit sind die einzelnen Zellwände zu sehen, durch die die Zellindividuen von einander geschieden sind. Flimmern fehlen im Mitteldarmepithel wie überhaupt in dem gesammten Darmtractus von *Nereis Dumerilii*.

Auf verhältnismäßig frühen Entwicklungsstadien, z. B. schon bei Thieren von 3 Segmenten, beobachtet man ein Einwandern einzelner oder mehrerer Zellen in das Mesodäum, also sowohl in den vorderen wie in den hinteren Mitteldarmabschnitt. Ihre Identität mit den Mucosazellen ist zweifellos, da man an vielen Stellen ihr Loslösen aus der Mucosa unmittelbar verfolgen kann und sogar Mitosen beobachtet wurden, die aus der Richtung der Spindellebene die unmittelbar bevorstehende Abstoßung der Tochterzelle in das Mesodäum zu erkennen gaben. In der Darmhöhle degenerieren sie sehr bald. Ihre chromatische Substanz wird tropfenförmig, während das Plasma zerfällt. Mit der später zu besprechenden, allgemeinen Abstoßung des Mitteldarmepitheles hat diese Erscheinung nichts gemein. Vielleicht handelt es sich hier um ähnliche Vorgänge, wie sie HEYMONS bei der Bildung der Paracyten, offenbar »kranker« Entodermelemente, geschildert hat. Die Rolle, die den genannten Zellen bei dem später noch ausführlich zu besprechenden »Rothen Körper« und »Gelben Körper« zufällt, wird die ebenerwähnte Analogie noch auffallender erscheinen lassen (vergl. p. 588).

Auf die Wachstumsverhältnisse der im Bereiche der Entomeren befindlichen Mucosa war bereits an anderer Stelle näher eingegangen worden; die hierüber gewonnenen Kenntnisse lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass auf jüngeren Stadien ein Wachsthum durch mitotische Zellteilung, auf älteren dagegen durch Quellung, durch Volumenvergrößerung der Zellen vorliegt.

Die letzteren Vorgänge, offenbar der Anfang vom Ende des provisorischen Darmepithels, ermöglichen es dem zur Mitose nicht mehr fähigen Gewebe, wenigstens auf diese Weise noch eine Zeitlang dem Wachsthum des Wurmkörpers zu folgen.

Die sich hierbei abspielenden Vorgänge sind im Einzelnen folgende:

An zahlreichen Stellen bemerkt man in den Entomeren dicht unter der Mucosa eine Schicht fein zerkleinerten Dotters oder Dotterschollen,

die eine intensiv gelbe Färbung angenommen haben und dadurch ihren baldigen Zerfall in allerfeinste Granula ankündigen¹⁾). Sicher ist diese Veränderung des Dotters auf die Thätigkeit der Mucosa zurückzuführen, die höchstwahrscheinlich befähigt ist, auch nach außen, entweder in das Mesodäum oder hier in unserem Falle in die Entomeren hinein verdaulende Fermente abzusondern.

Häufig genug bemerkt man, dass eine scharfe Grenze gegen die Entomeren zu fehlt und aus dem Darmepithel sich zahlreiche, äußerst kurze und allerfeinste plasmatische Fortsätze in das Innere der Entomeren hineinerstrecken (Fig. 10).

Gleichzeitig mit den eben beschriebenen Prozessen der Dotterresorption spielen sich an den Entomeren noch andere Vorgänge ab, die auf eine gewaltsamere und raschere Weise die Aufarbeitung des Dottervorrathes ermöglichen. Characteristischer Weise sind sie nur auf das caudale Ende der Entomeren beschränkt in Übereinstimmung mit dem bereits mehrfach festgestellten Vorschreiten der Entwicklungsprozesse vom hinteren zum vorderen Körperende.

Die in Frage kommenden Vorgänge bestehen in einer »Abkapselung« des Dotters durch das provisorische Mitteldarmepithel. Bei einer Betrachtung der Form der Entomeren ist auch der Grund ersichtlich, weshalb dieser Prozess auf den vegetativen Entomeren-Pol beschränkt ist. Wie aus Sagittalschnitten ohne Weiteres hervorgeht, zeigen sich die Entomeren an ihrem rostralen Ende unförmig keulenartig angeschwollen, während sie caudalwärts sich allmählich verjüngen und in eine lange Spur ausgezogen sind. Hier, wo sich äußere und innere Peripherie der Entomeren bis auf außerordentlich geringe Entfernung einander genähert haben und nur eine ganz geringe Dottermenge zwischen sich fassen, ist der geeignete Angriffspunkt für die Mucosa.

Wir sehen, wie sich plasmatische Fortsätze der Mucosa in das Innere der Entomeren hineinsenken, und wie äußere und innere Peripherie durch sie mit einander in Verbindung treten. Auf diese Weise werden kleinere Dotterpartien von den übrigen abgesprengt, abgekapselt und (Textfig. 8, p. 561) förmlich in das Darmepithel aufgenommen. Natürlich sind die auf solche Weise einer intensiveren Verarbeitung zugänglich gemachten Dotterpartien nie sehr umfangreich; aber das überaus häufige Vorkommen dieser Abkapselungsmethode an zahlreichen Punkten einer

¹⁾ Die nötigen Einzelheiten des Zerfalles sind bereits im Abschnitte über die bei der Dotterresorption auftretenden Erscheinungen erwähnt worden. Vergl. p. 555.

Entomere gleichzeitig macht es begreiflich, dass auf diese Weise die Dotterresorption eine außerordentliche Beschleunigung erfährt; denn nunmehr können von allen Seiten die Fermente des Darmepitheles auf die kleinen Dotterpartien mit ihrer relativ großen Oberfläche einwirken. Nur vereinzelte, besonders widerstandsfähige Schollen, die man hier und da caudal vom Hinterende der Entomeren im Mitteldarmepithel antrifft, deuten darauf hin, dass hier ein derartiger Abkapselungsprocess stattgefunden hat. Dabei werden natürlich auch die Vitellophagen, die zufällig an den betreffenden Stellen lagen, gleichfalls abgekapselt und in das provisorische Mitteldarmepithel aufgenommen, wo sie zu Grunde gehen. Ähnliches war ja bereits bei der Besprechung des Schicksals der Vitellophagen auf p. 562, 563 erwähnt worden.

Von Interesse ist die Frage, ob der vordere Mitteldarmabschnitt, welcher vorn und hinten durch Lamellen abgeschlossen ist, bereits in diesem embryonalen Zustande functionsfähig ist. Das Problem ist durch ein Naturexperiment gelöst worden und zu bejahen.

In einem Falle bemerkte ich nämlich ein Thier von 9 Segmenten, welches in seinem Inneren einen den vorderen Mitteldarmabschnitt nahezu vollständig ausfüllenden kleineren Nereidenembryo enthielt. Das gefressene Thier zeigte überall schon starke Verdauungspuren.

Während von der Vorderdarmlamelle keine Reste mehr erhalten waren, erwiesen sich Mittel- und Enddarmlamelle noch vollständig unversehrt. Auch an der Thatsache der Verarbeitung des auf dem 2-Segmente-Stadium im Mesodäum regelmäßig enthaltenen Dotters ist zu ersehen, dass schon auf weit früheren Stadien die Functionsfähigkeit des Mitteldarms beginnt.

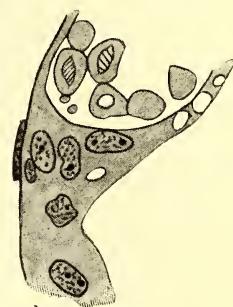
Eine Parallele hierzu bildet die Verdauung des »Rothen Körpers«, die in den betreffenden Abschnitten noch näher besprochen werden soll. Die unmittelbare Folge all dieser Vorgänge ist eine ungeheure Anhäufung von Flüssigkeitsvacuolen im Plasma der Mucosazellen. Durch die Conservirung (Fig. 9a, 9, 18) mit Sublimat und die nachfolgende Behandlung ist zwar deren Inhalt vollständig herausgewaschen worden. Aber bei der Verarbeitung des Osmiummateriales stellt sich heraus, dass die Mucosazellen mit zahlreichen größeren und kleineren, intensiv geschwärzten Körpern förmlich vollgestopft sind, mit anderen Worten, dass die Vacuolen eine fettartige Substanz enthalten. Auch am lebenden Thiere erweisen sie sich mit Tröpfchen verschiedener Größe und von starkem Lichtbrechungsvermögen dicht besät.

Die zunehmende Entartung des Plasmas findet ihre Parallele im Auftreten degenerativer Erscheinungen am Kern: häufig genug findet

man jetzt (Textfig. 9) Kerne, die ihre regelmäßige, rundliche Gestalt mit unregelmäßigen Formen vertauscht haben und entweder mit einer kleinen oder in selteneren Fällen mit einer ganzen Anzahl von größeren Einbuchtungen versehen sind. Merkwürdiger Weise kommen nicht allzu selten Fälle vor, wo 2 Nucleolen in einem Kerne vorhanden sind. Diese sind dann meist je an einen Pol gerückt, während der Kern etwa in der Mitte eine leichte Einschnürung zeigt. Höchstwahrscheinlich gehen derartige Kerne ebenso wie die Vitellophagen noch kurz vor ihrem Untergang amitotische Theilungen ein. Ob dies freilich generell für alle Kerne der gesammten provisorischen Mucosa zu gelten hat, erscheint damit noch nicht sichergestellt. Ganz von der Hand zu weisen ist jedoch die Frage nicht im Hinblick auf ähnliche Beobachtungen, die KORSCHELT am Darme von *Ophryotrocha puerilis* gemacht hat. Auch die Untersuchungen von O. vom RATH haben ja zu ähnlichen Resultaten geführt. Jedenfalls lässt sich die Gesamtheit dieser Vorgänge nur in dem einen Sinne deuten: Das provisorische Darmepithel ist abgenutzt. Baldige Entfernung und rascher Ersatz sind die nothwendige Folge.

Die ersten Anzeichen des nahen Unterganges der provisorischen Mucosa machen sich bereits an der Grenze des 7- und 8-Segmente-Stadiums bemerkbar und äußern sich in Gestalt einer Abstoßung der innersten cuticularen Schicht des Mitteldarmepithels, was annähernd (Fig. 8, 9a) gleichzeitig im gesammten vorderen eintritt.

Besonders häufig bemerkt man in den rostralen Partien des vorderen Mitteldarmabschnittes in dem bereits näher beschriebenen dreieckigen Darmtheile Mucosazellen, die vollständig ihres (Fig. 9, 9a) Kernes verlustig gegangen sind oder nur schwach gefärbte, dem Untergang nahe Kerne zeigen, während die Zellgrenzen selbst noch deutlich erhalten sind. Bald darauf folgt auch die endgültige Abstoßung des abgebrauchten Epitheles, ein Vorgang, der aus bestimmten Gründen besonders schön am rostralen Ende des vorderen Mitteldarmabschnittes



Textfig. 9.

Nach drei Schnitten combiniert. Oben eine Entomere mit Dotterkörnern angeschnitten, die zum Theil die hellen Bezirke von runder oder spindelförmiger Form mit Maschenwerk zeigen. Das Plasma ist stark vacuolisirt und zeigt die dem Untergange nahen Mucosakerne. Außen ist eine Zelle des visceralen Mesodermes gezeichnet.

Mitteldarmabschnitte

zu beobachten ist. Dort ist nämlich die Spitze des dreieckigen Darmabschnittes, der durch die beiden dorsalen Entomeren und die vordere Darmplatte gebildet wird (Fig. 9a, 9b), vollständig mit dem vom dorsalen Mucosastreifen herrührenden Darmepithel ausgefüllt. Wenn nun auf älteren Stadien durch Volumenverringerung und Auseinanderweichen der Entomeren der spitze Winkel allmählich in einen stumpferen übergeht, werden die betreffenden Zellen auseinandergerissen und ragen fetzenförmig in das Mesodäum hinein. Da sie gleichzeitig bei diesem etwas gewaltsamen Vorgange ihrer Cuticula verlustig gingen, sind die Zellen an dieser Stelle besonders (Fig. 9, 9a) schnell dem Untergange geweiht. Auch die übrigen Theile des vorderen Mitteldarmabschnittes büßen allmählich ihre Cuticula ein und werden von dem allgemeinen Auflösungsprocess ergriffen.

Die Grenzen gegen das Mesodäum verwischen sich und werden undeutlich, und man sieht, wie (Fig. 9a, 11, 23) das Plasma in Gestalt einer lockeren, flockigen Masse in die Darmhöhle abgestoßen wird. Dabei gerathen die in den Mucosazellen enthaltenen Fettröpfchen gleichzeitig mit in das Mesodäum hinein, um dort spurlos zu verschwinden. In vielen Fällen, wo soeben die Abstoßung stattgefunden hat, adhäriren die Tröpfchen theilweise noch an der Entomerenwandung, wobei die unmittelbar in der Nähe liegenden Epithelreste über den Vollzug des eben geschilderten Herganges keinen Zweifel aufkommen lassen.

Die soeben geschilderten Processe verlaufen aber verhältnismäßig friedlich gegenüber den gewaltsamen Vorgängen, die auf dem 10-Segmente-Stadium Platz greifen. Sowohl dorsal, ventral wie lateral wird das provisorische Epithel an den Stellen, wo es sich den immer noch recht stattlichen Entomerenresten anschließt, abgehoben, so dass die Ränder der Mucosarinnen frei ins Mesodäum hineinragen und die Rinnen nur noch an ihrer Basis mit der Muscularis des Darmes in Verbindung bleiben (Fig. 23). Der rasche Fortschritt des Zerstörungswerkes erscheint leicht verständlich auf Grund der Thatsache, dass die Thiere nunmehr eine hohe Beweglichkeit erlangt haben, und dass auch der vordere Mitteldarmabschnitt bereits peristaltische Bewegungen zeigt, die im hinteren Mitteldarmabschnitte schon auf weit früheren Stadien begonnen hatten. Da ist es denn kein Wunder, wenn sich das dem Untergang nahe, reich vacuolisirte und infolgedessen höchst wahrscheinlich wenig biegsfähige Mucosagewebe von den ebensowenig geschmeidigen Entomeren abzuheben beginnt.

Das ins Innere abgestoßene Gewebe ballt sich am Ende des 10-Segmente-Stadiums und am Beginn des 11-Segmente-Stadiums zu einem

(Fig. 11, 13, 14) lockeren Körper von schaumiger Structur und unregelmäßiger Gestalt zusammen. Er zeigt auf den Schnitten eine intensive Blaufärbung und würde schon dadurch seine plasmatische Natur dokumentiren, wenn man nicht schon Schritt für Schritt seine Herkunft hätte verfolgen können. Auf den feinen Fäden des Netzwerkes bemerkt man zahlreiche größere und kleinere, beinahe schwarzblau gefärbte Körnchen, die ich für die letzten Reste der chromatischen Substanz der zerfallenen Mucosakerne ansprechen möchte.

Nun beginnt auch die Mitteldarmlamelle zu reißen. Im Allgemeinen bleibt sie ungefähr so lange bestehen, als noch Dotter in den letzten Resten der Entomeren vorhanden ist. Der Vorgang wird dadurch eingeleitet, dass die Zellkerne, die man besonders auf Flachschnitten durch die Lamelle in regelmäßiger Vertheilung antrifft, zu degeneriren beginnen. Bereits auf dem 10-Segmente-Stadium stellt die Lamelle nur noch ein structurloses Häutchen dar, das irgend welchen mechanischen Einflüssen, etwa dem Anprall harter Nahrungsbestandtheile oder des später noch zu besprechenden »Rothen Körpers«, keinen nennenswerthen Widerstand zu leisten vermag.

Es bildet sich zunächst ungefähr in ihrer Mitte ein kleines Loch, durch das (Fig. 14) der schaumige Körper entleert wird. In Folge seiner eigenartigen flockigen Structurirung findet man die Öffnung in sehr vielen Fällen von den Residuen der abgestoßenen provisorischen Mucosa verstopft. Sowie der Darm vollständig durchgängig ist, sind die letzten Spuren des schaumigen Körpers verschwunden.

Auch im hinteren Mitteldarmabschnitt vollziehen sich ganz unauffällig und allmählich ähnliche Vorgänge. Auch hier bemerkt man, wie die Cuticula abgehoben wird, und wie sich unter dieser ein concentrischer Ring einer zart-schaumigen, blaugefärbten Masse befindet. Die abgestoßene Substanz ist allerdings von so geringer Menge, dass es hier nicht zur Bildung eines schaumigen Körpers wie im vorderen Mitteldarmabschnitte kommt.

Diesen Zerstörungsprocessen parallel geht der Ersatz durch neue, noch unverbrauchte Elemente. Diese Zellen sind bereits auf den Stadien zu unterscheiden, wo sich noch keine Abstoßung des Darmepitheles geltend macht, z. B. auf dem 6-Segmente-Stadium. Sie zeichnen sich gegenüber den alternden Mitteldarmzellen durch eine stark-dunkle, fast homogene Färbung aus. Nur mit Immersion kann man das Kernreticulum und den Nucleolus erkennen.

Das Merkwürdige an diesen Ersatzzellen ist ihr Auftreten von zwei verschiedenen Seiten her, und da wieder ihre eigenartige Vertheilung auf

die Dorsal- und Ventraleite des Darmes. Vom hinteren Mitteldarmkeim aus erstrecken sie sich nämlich auf der Dorsalseite des Darmes ein kurzes Stück nach vorn zu, während sie von der vorderen Mitteldarmplatte aus auf der Ventraleite caudalwärts eine Strecke weit zu verfolgen sind.

Als weiteres Characteristicum dieser Ersatzzellen ist noch anzuführen, dass (Textfig. 8, p. 561) die Zellgrenzen fehlen oder mit den hier zur Verfügung stehenden Mitteln nicht nachzuweisen sind; auch macht das neue Plasma gegenüber dem abgeworfenen Gewebe einen festen und compacten Eindruck und zeigt im Gegensatz zur reinen (Fig. 10, 11, 13) Blaufärbung der provisorischen Mucosa einen ins Gelb hinüberspielenden Misston. Waren zu Anfang die Ersatzkerne nur in unmittelbarer Nähe der vorderen Darmplatte und des hinteren Mitteldarmabschnittes zu bemerken, und auch da nur auf der Ventraleite bzw. Dorsalseite, so finden sie sich auf den späteren Stadien auch in den Mucosastreifen, und zwar centrifugal, unmittelbar unter der Muscularis, während centripetal die hellen, reticulirten und dem baldigen Untergange (Textfig. 8) verfallenen Kerne angetroffen werden (7- und 8-Segmente-Stadium). Der Unterschied zwischen Dorsal- und Ventraleite beginnt sich mehr und mehr auszugleichen, und am Ende des 11-Segmente-Stadiums sind nicht nur im vorderen, sondern auch im hinteren Mitteldarmabschnitte die heller gefärbten, reticulirten Kerne der provisorischen Mucosa durch die homogenen Kerne des definitiven Darmepithels vollständig ersetzt (Fig. 11, 13).

Dass man es mit einer förmlichen Einwanderung der Ersatzkerne von den beiden entgegengesetzten Punkten aus zu thun hat, halte ich für wenig wahrscheinlich. Denn trotz angestrengten Suchens habe ich auf den in Betracht kommenden älteren Stadien dort ebenso wenig wie in den übrigen Theilen des Mitteldarmes Mitosen auffinden können. Höchstwahrscheinlich sind die Ersatzzellen Mucosazellen, die sich nicht an den Resorptionsvorgängen betheiligt hatten, sondern, ähnlich den Cryptenzellen der Insekten, ihren embryonalen Character gewahrt haben, um bei dem beginnenden Zerfall der provisorischen Mucosa als Regenerationsherde für ein neues Darmepithel zu dienen.

Immerhin aber bleibt die Thatsache zu Recht bestehen, dass diese Differenzirungen ihren Anfang an den beiden Endpunkten des vorderen Mitteldarmes nehmen und von da aus allmählich nach der Mitte zu fortschreiten.

Interessant sind die letzten Geschicke der Entomeren, die nur noch in kümmerlichen Resten vorhanden sind, und ihr eigenartiger Einfluss auf die Gestaltung des vorderen Mitteldarmabschnittes.

Postembryonale Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii*. 571

Am Ende des 10-Segmente-Stadiums oder am Beginn des folgenden sind die ventralen Entomeren bereits verschwunden; nur die stark zusammengeschrumpften dorsalen sind noch zu sehen (Fig. 11). Auf den Querschnitten erscheinen sie als spindelförmige Gebilde, deren beide Pole mit der bereits näher definirten plasmaähnlichen Substanz von der gelblich-blauen Missfarbe erfüllt sind. In dieser liegen besonders häufig die Vitellophagen.

Die allmähliche Beseitigung der Entomeren vollzieht sich also von den Ecken aus, indem von diesen Stellen die Umwandlung des Dotters in plasmatische Substanz unaufhaltsam nach dem noch unveränderten Inneren vorschreitet.

Wie im Kapitel über die Abstoßung des provisorischen Epitheles bereits erwähnt, hatten sich die zugeschrärfeten Ränder der Mucosarinnen von den Entomeren abgehoben und ragten frei in das Mesodäum hinein, während sie an ihrem centrifugalen Ende mit der Muscularis in Verbindung geblieben waren. Diesen merkwürdigen Zustand behält das Epithel lange Zeit bei, auch wenn, wie am Anfang des 11-Segmente-Stadiums, die Entomeren schon auf ein Minimum reducirt sind und an Stelle der provisorischen Mucosa bereits die definitive getreten ist. Man muss sich vorstellen, dass das provisorische Epithel gleichsam die Gussform für das neue bildet, welch letzteres im Großen und Ganzen die Gestalt des abgestoßenen Epithels wiederholt. Da nun gleichzeitig in Folge Schwundes der letzten Reste der Entomeren die Leibeshöhle in den vorderen Segmenten geräumiger geworden ist, haben sich dementsprechend die ehemaligen Mucosarinnen zu ziemlich großen, auf dem Querschnitte bogenförmigen Gebilden umgewandelt und mit ihren Rändern einander bis zur Berührung genähert. Die Berührung wird immer inniger, bis schließlich eine Verschmelzung eintritt. Interessant ist hierbei der Befund, dass das dorsale Bogenstück mit den beiden lateralen sich noch nicht vereinigt hat. Vielmehr (Fig. 13) sind sie an ihren Enden nur lose durch die Muscularis zusammengehalten. Wie erinnerlich, lagen gerade an den Stellen, wo die Verschmelzung noch nicht erfolgt ist, die Reste der beiden dorsalen Entomeren, und diese werden ja, wie bereits erwähnt (p. 548), weit später resorbirt als die beiden ventralen. Dementsprechend ist auch die Vereinigung des ventralen Bogenstückes mit den lateralen zu einem einheitlichen Gebilde schon längst erfolgt; aber noch geben sich die Stellen, wo die ventralen Entomeren gelegen hatten, als eine starke Verdünnung des Darmepitheles zu erkennen (Fig. 11, 13).

Auch hier wieder können wir somit ein Vorausseilen der Ventralseite in ihrer Entwicklung vor der dorsalen feststellen.

Auf späteren Stadien erfolgt dann die vollständig lückenlose Vereinigung der betreffenden Theile, und es ist keine Spur mehr davon zu sehen, daß der unmittelbar auf den Ösophagus folgende Abschnitt des Mitteldarmes eigentlich aus vier einzelnen Bogenstücken zusammengeschweißt ist.

Trotzdem der vordere Mitteldarmabschnitt nunmehr mit dem hinteren Darmabschnitte communicirt, giebt er noch während einer ganz erheblichen Zeitdauer seine besondere Natur an einer Reihe von auffallenden Merkmalen zu erkennen:

Zahlreiche Fettröpfchen, die man am lebenden wie conservirten Objecte bemerkt, deuten noch auf seine nahen Beziehungen zum Dotter hin. Aber eines der wesentlichen Kennzeichen des ehemaligen vorderen Mitteldarmabschnittes ist seine Aufblähung zu einem mächtigen, sackartigen Gebilde, das sich im 7. Parapodium, also genau an der Stelle, wo sich zuletzt die Mitteldarmlamelle befand, plötzlich verjüngt, um von dort als ein gerades (Textfig. 18, p. 619), cylindrisches Rohr caudalwärts zu ziehen. Diese Aufblähung ist sehr einfach dadurch zu erklären, dass der vordere Mitteldarmabschnitt seinen alten Umfang, welcher ungefähr der äusseren Peripherie der ehemaligen Entomeren entspricht, beibehalten hat.

Selbst bei einem Thiere von 14 Segmenten lässt sich noch deutlich dieser Unterschied feststellen. Auffallend ist auch die geringe Lebhaftigkeit der peristaltischen Bewegung des ehemaligen vorderen Mitteldarmabschnittes; alles Dinge, die mit seiner eigenthümlichen Entstehungsgeschichte in Zusammenhang zu bringen sind. Erst auf späteren Stadien haben sich dann diese Differenzen vollständig ausgeglichen. Als weiterer, allerdings nicht sehr lange vorhaltender Unterschied zwischen dem ehemaligen vorderen und dem hinteren Mitteldarmabschnitte ist die verschiedene Farbe der Mucosa anzuführen. In Folge seiner engen Beziehungen zum Dotter zeigt nämlich der erstere die schon mehrfach erwähnte schmutzig-gelbe Tönung, die auf eine directe Umwandlung des Dotters in plasmatische Substanz zurückzuführen war, während diese Färbung in so ausgesprochener Weise dem hinteren Mitteldarmabschnitte abgeht.

Splanchnopleura.

Über die Entwicklung des splanchnischen Mesoderms ist nicht viel zu sagen. Schon auf dem 1+2-Segmente-Stadium sind die Entomeren vollständig von einer dünnen Schicht des visceralen Blattes überwachsen.

Allerdings kommt es noch nicht zur Ausbildung einer Muskelschicht; am frühesten tritt diese vielmehr an den jüngeren Darmtheilen, die keine Beziehungen zum Dotter haben, in Erscheinung, also im hinteren Mitteldarmabschnitte. Es ist dies um so interessanter, als dadurch erneut in sinnfälliger Weise die entwickelungshemmende Wirkung des Dotters zu Tage tritt.

Die Ausbildung der *Muscularis* schreitet rostralwärts vor, und zwar in dem Maße, als sich die Entomeren an ihrem caudalen Ende verkürzen. Recht instructiv sind z. B. Schnitte, wo ventral die Entomeren noch vorhanden sind, dorsal aber bereits die Darmwandung hergestellt ist. Während z. B. die Außenwandung der Entomeren nur einen spärlichen Mesodermüberzug ohne eine Differenzirung in Muskelzellen zeigt, liegen auf der Dorsalseite an den Stellen bereits ausgebildeten Darmepitheles dicht gedrängt die Zellen der *Splanchnopleura* und eine bereits wohl entwickelte Muskelschicht.

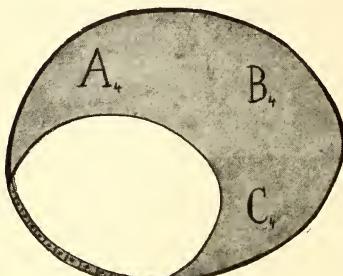
Jedenfalls ist aber selbst auf dem 11-Segmenten-Stadium, wo der Dotter vollständig resorbirt oder nur in kümmerlichen Resten vorhanden ist, die Ausbildung der *Muscularis* im vorderen Mitteldarmabschnitt im Verhältnis zum hinteren Mitteldarmabschnitte eine recht mangelhafte. Damit hängt denn auch die bereits erwähnte, selbst auf späteren Stadien noch bemerkbare mangelhafte Peristaltik des ehemaligen vorderen Mitteldarmabschnittes zusammen.

Unregelmäßige Darmbildung.

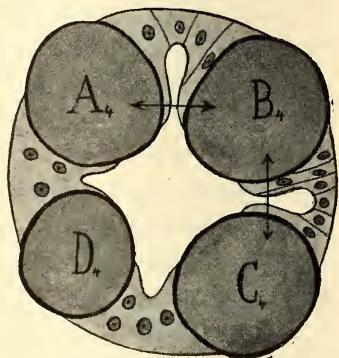
In seltenen Fällen — unter den vielen Hunderten von mir geschnittener Thiere sind mir nur 4 bekannt geworden — begegnet man einer eigenartigen Variation der Darmbildung, die durch unvollständige Verschmelzung zweier oder mehrerer Entomeren verursacht wird. Stets kommen ältere Thiere um das 7-Segmenten-Stadium herum in Betracht.

In dem einen Falle sind die beiden dorsalen Entomeren an ihrem rostralen Ende mit einander verschmolzen und trennen sich erst nahe ihrem caudalen Pole kurz vor dem Hinterende des 4. Parapodiums. Eine eigenthümliche Folge ist die Thatsache, dass das Mitteldarmrohr sich an dieser Stelle gabelt. Der ventrale große Schenkel zieht sich in der Mitte zwischen der großen dorsalen, durch Verschmelzung von A_4 und B_4 hervorgegangenen Entomere und den beiden ventralen Entomeren nach vorn, um ganz normaler Weise am Schlundkopfe blind zu endigen. Der dorsale, kleine Schenkel erstreckt

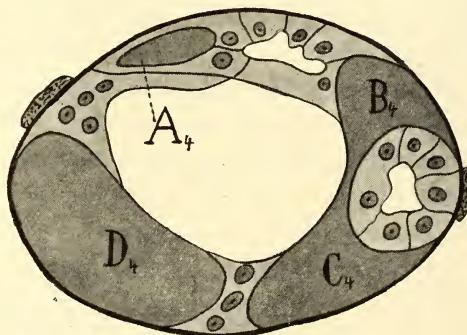
sich auf der Oberseite der großen Entomere gleichfalls rostralwärts, verjüngt sich dabei immer mehr und endigt in Gestalt eines Zellstranges dorsal der beiden, von der großen Entomere überwölbten Darmdivertikel (p. 554).



Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.

Infolge Verschmelzung der Vorderenden von A_4 B_4 C_4 (angedeutet durch Pfeile in Textfig. 11) wird am rostralen Ende des Thieres (Textfig. 10) eine große, hufeisenförmige Entomere gebildet, die sich caudalwärts in ihre Componenten auflöst (Textfig. 12). Gleichzeitig werden dadurch die freien Ränder der Mucosarinnen zur Berührung gebracht; die Entstehung von Nebendärmen ist die Folge.

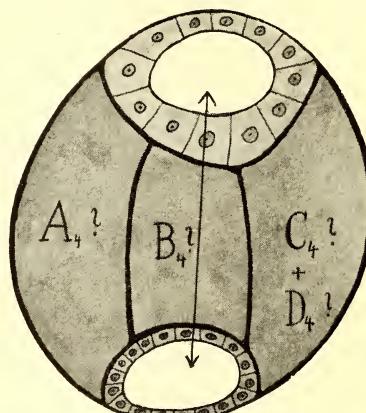
Die Erklärung für das eigenthümliche Verhalten ist in der Thatsache der Verschmelzung der beiden dorsalen Entomeren gegeben. Dadurch, dass die Innenwandungen von A_4 und B_4 aus irgend welchen Gründen fest aneinander gepresst wurden, näherten sich gleichzeitig die beiden zugeschrärferten Ränder der dorsalen Mucosarinne und verschmolzen mit einander (Textfig. 11, 12).

Noch komplizirter liegen die Verhältnisse bei einem anderen Thiere vom gleichen Alter. Hier bemerkt man in den vorderen Segmenten nur

eine einzige dorsale, riesige Entomere von sichelförmiger Gestalt, zwischen deren zugespitzten Enden ventral sich das Darmepithel ausspannt (Textfig. 10).

Bei der Durchsicht der Schnittserie ergiebt sich, dass sich die genannte Entomere caudalwärts in 3 Entomeren auflöst, nämlich in die beiden dorsalen und in eine ventrale. An der Gabelungstelle tritt auch die fehlende zweite ventrale Entomere auf, ohne aber in erkennbarem Zusammenhange mit der gemeinschaftlichen Entomere zu stehen. An dieser Stelle finden sich außer dem centralen, normalen Mesodäum in der Mucosa 2 kleine selbständige Darmrohre (Textfig. 12), von denen das eine dorsal zwischen den caudalen Enden der beiden dorsalen Entomeren, das andere aber lateral zwischen der einen dorsalen und der einen ventralen Entomere liegt. Beide Nebendarmhöhlen lassen sich ein ganzes Stück weit rostralwärts verfolgen, um dann blind zu enden, während sie sich weiter caudalwärts in das Mesodäum öffnen. Aus diesem Befunde folgt nun die Thatsache, dass die beiden Nebendärme durch gleichzeitige Verschmelzung der beiden dorsalen Entomeren und der einen lateralen zu Stande gekommen sind (Textfig. 11).

Bei dem dritten Falle (Textfig. 13) findet sich in den vordersten Segmenten ebenfalls eine gewaltige dorsale Entomere von der gleichen Gestalt, wie eben bei dem vorhergehenden Thiere beschrieben wurde. Caudalwärts aber löst sie sich nur in 3 Entomeren auf. Die aus dem Querschnitte (Textfig. 13) allerdings nicht ohne weiteres ersichtliche bedeutende Größe der mit $C_4 + D_4$ bezeichneten außergewöhnlich langen Entomere und die Linksverlagerung des Mesodäums, für deren Veranschaulichung auch die eigentlich für den vorhergehenden Fall gezeichnete Textfig. 10 passt, wenn man an Stelle von C_4 sich ($C_4 + D_4$) gesetzt denkt, macht es wahrscheinlich, dass D_4 mit C_4 vollständig verschmolzen ist. Caudalwärts setzt sich das bis dahin einheitliche Darmrohr in einen dorsalen, zwischen A_4 und B_4 gelegenen



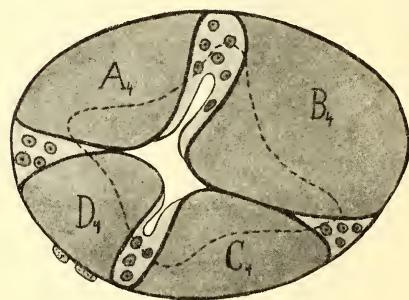
Textfig. 13.

Der Pfeil bezeichnet die Richtung, in der die beiden Darmlumina nach dem bald erfolgenden Schwunde von B_4 ? verschmelzen. Nur A_4 ? und ($C_4 + D_4$)? bleiben weiter caudalwärts erhalten.

und einen ventralen, höchstwahrscheinlich dem normalen Mesodäum entsprechenden Schenkel fort. Dadurch, dass die mit B_4 bezeichnete Entomere sehr kurz ist, tritt eine Vereinigung der beiden Schenkel zu einem einheitlichen Rohre wieder ein, das rechts und links von den mit A_4 und $(C_4 + D_4)$ bezeichneten Entomeren flankiert wird (Textfig. 13). Ob die den Entomeren gegebene Bezeichnung tatsächlich die richtige ist und die über das Geschick der Entomere D_4 ausgesprochene Vermutung auch der Wirklichkeit entspricht, kann ich jetzt nicht mehr mit Sicherheit entscheiden. Das eine geht jedenfalls aus diesem Beispiele mit Klarheit hervor, dass eine mehr oder minder vollständige Verschmelzung aller 4 Entomeren zu Stande

gekommen ist, die secundär zu einer Zerlegung der einheitlichen Darmhöhle in 2 Schenkel geführt hat.

Der vierte Fall zeigt im Prinzip dasselbe. Hier ist gleichfalls nur ein Nebendarm vorhanden, der dorsal von einer einzigen, gewaltigen Entomere liegt, während unter ihr sich halbbogenförmig das normale Mesodäum ansetzt. Caudalwärts löst sich die Entomere in mehrere Theile auf. Leider aber bin ich nicht in der



Textfig. 14.

Durch die Entomeren eingeengtes Mesodäum. Die punktierte Linie stellt den Umfang eines normalen Darmlumens dar.

Lage, genaue Einzelheiten anzugeben, da die betreffende Schnittserie nicht lückenlos war und gerade wichtige, verbindende Schnitte fehlten.

Überhaupt scheint eine Einengung des Mesodäums durch die Entomeren, ein Zustand, den ich als die Vorstufe zu den eben näher beschriebenen Varianten der normalen Darmbildung anspreche, nicht allzu selten vorzukommen (Textfig. 14).

Bei einer ganzen Reihe von Thieren aller Alterstufen, etwa vom 5-Segmente-Stadium ab, habe ich sogar Fälle bemerkt, wo die Ränder der Mucosa dadurch, dass die Entomeren weit in das Darmlumen vorsprangen und dieses zu einem schmalen Spalte einengten, zur Berührung gebracht wurden. Damit soll natürlich durchaus nicht in jedem dieser Fälle eine Verschmelzung der Entomeren im obigen Sinne als nothwendige Folge hingestellt werden. Vielmehr wird dies nur unter ganz besonderen Umständen eintreten.

b. Modificirte Entwicklung.

»Rother Körper« und »Gelber Körper«. Entleerung des Dotters in das Cölon.

Neben der eben geschilderten Darmentwickelung, die ich als die normale bezeichne, kommen noch einige modificirte Entwickelungsarten vor. Von diesen ist die häufigste und auffälligste die Bildung des Rothen Körpers und des Gelben Körpers. Diese wurden zuerst von HEMPELMANN beobachtet, und ich lasse daher kurz seine Angaben darüber folgen (das Eingeklammerte ist von mir hinzugefügt):

1) »Im Innern dieses Enddarmes (als hinterer Mitteldarmabschnitt in der vorliegenden Abhandlung beschrieben) pflegt auf diesem Stadium (von 1 + 4 Segmenten) ein blassgelblich gefärbter Körper aufzutreten«, etc.

2) »Der (vergl. No. 1) Enddarm kann jetzt schon (1 + 6-Segmenten-Stadium) nach hinten geöffnet sein, denn bei einzelnen Thieren wird der am vorhergehenden Tage dort befindliche gelbe Körper durch den After ausgestoßen.«

3) »Mit der Streckung der Dottermasse ist Hand in Hand gegangen eine Vergrößerung des Mitteldarmlumens, in welchem jetzt, am Ende des 6-ruderigen Stadiums, ein bei auffallendem Lichte purpurroth leuchtender, länglicher Körper aufzutreten pflegt, der wohl als ein Stoffwechselproduct der Darmwandzellen anzusehen ist, und der später, wie wir noch sehen werden, nach dem Durchbruch des Darmes regelmäßig durch den Anus entleert wird. Vielleicht ist der, wenn auch nicht mit solcher Regelmäßigkeit, aber doch bei sehr vielen Würmern auftretende, bereits erwähnte gelbliche Körper in dem Enddarmlumen, den manche Thiere ebenfalls sehr lange bei sich behalten, als etwas Ähnliches aufzufassen.«

4) »Mit der Ausbildung des 10. Ruderpaars . . . bricht auch die Scheidewand zwischen dem Mitteldarm und dem Enddarm durch, so dass man bereits einzelne Würmer antrifft, die außer dem Körper im Enddarm auch den im Mitteldarm entleert haben, oder andere, bei denen man diesen Vorgang direct beobachten kann.«

Aus der Entwicklungsgeschichte dieser Bildungen und ihren weiteren Geschicken wird sich jedoch ergeben, dass sich die bisherige Vorstellung von der Bedeutung dieser Darmkörper nicht aufrecht erhalten lässt.

Bei der Untersuchung des lebenden Thieres stellen wir zunächst fest, dass der Rothe Körper eine große Formbeständigkeit besitzt; trotzdem

er bei den Bewegungen des Thieres im vorderen Mitteldarmabschnitte, in dem Raum zwischen Vorderdarm- und Mitteldarmlamelle, fortwährend hin und her geschoben wird, lässt sich keine Änderung seiner Gestalt bemerken.

Meist ist er walzenförmig und besitzt abgerundete Enden. Doch kann, wie wir später noch sehen werden, seine Form je nach den verschiedenen Umständen eine recht mannigfaltige sein. Eine gleichfalls häufig wiederkehrende Gestalt zeigt der Rothe Körper auf unserer Photographie 4; hier hat er in Folge Verdickung seiner Enden ein sanduhrähnliches Aussehen erhalten. Bei genauerer Betrachtung ergiebt sich, dass in seinem Inneren zahlreiche größere und kleinere Vacuolen vorhanden sind, wie in dem in den Entomeren selbst enthaltenen Dotter. Abgesehen von seiner eigenartig rothen Farbe zeigt er also äußerlich schon in seiner Structur eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Nahrungsdotter. Nähtere Aufschlüsse sind bei der Betrachtung des lebenden Objectes nicht zu erhalten.

Jedoch wurde ich durch lückenlose Schnittserien durch über 75 Thiere mit den fraglichen Darmkörpern in die Lage versetzt, mir eine genügende Anschauung von ihrer Bildungsweise, ihren Geschicken und ihrer Bedeutung für den Organismus zu verschaffen.

Als erstes und wichtigstes Resultat dieser Untersuchung sei bereits an dieser Stelle mitgetheilt, dass wir es sowohl bei dem Rothen Körper wie bei dem Gelben Körper mit Dottergebilden zu thun haben.

Bildung des Rothen Körpers.

Die Entstehung des Rothen Körpers fällt in die lange postembryonale Periode der Entwickelung vom 3 bis 8-Segmenten-Stadium. Auf jeder dieser Alterstufen konnte seine Bildung beobachtet werden. Damit soll aber durchaus nicht in Abrede gestellt sein, dass der Rothe Körper sich auch auf früheren oder älteren Stadien bilden kann. An der Hand eines noch umfangreicheren Untersuchungsmateriales werden sich auch hierfür Belege erbringen lassen.

Der Rothe Körper entsteht durch theilweise oder vollständige Entleerung einer, mehrerer oder aller 4 Entomeren in das Mesodäum.

Als Grenzfälle ergeben sich die theilweise Entleerung einer und die vollständige Entleerung sämmtlicher 4 Entomeren in die Darmhöhle.

Diese Extreme, wie sämmtliche Zwischenstufen sind verwirklicht.

Wenn es mir in einer Anzahl von Fällen gelückt war, für jede der theoretischen Möglichkeiten unmittelbar die Bildung des Rothen Körpers zu beobachten, so kann man sich bei der großen Mehrzahl der Thiere, die einen bereits ausgebildeten und vielfach veränderten Rothen Körper besitzen, nur durch Rückschlüsse auf Grund von gewissen Veränderungen ein Bild von der Entstehungsart dieses Gebildes machen.

Bei dieser Gelegenheit sei ausdrücklich darauf hingewiesen, dass ein Platzen der Entomeren durch grobe mechanische Einflüsse, wie sie z. B. bei dem Präpariren nicht immer ausgeschlossen sind, nicht in Betracht kommt. Hierbei wurde mit größter Sorgfalt zu Werke gegangen: kaum waren die Wohnröhren der erwachsenen Thiere aufgeschnitten und die Brut durch einen Wasserstrahl aus der Pipette herausgespült, soweit sie nicht schon allein herausgefallen war, so wurden die Thiere sofort conservirt. Meist wurden zuvor einige Exemplare zur Lebendbeobachtung isolirt.

Dementsprechend wurde auch bei den Gelegen verfahren, an denen ich schon im Leben bei äußerlicher Betrachtung eine größere Anzahl von Rothen Körpern gewahrte.

Als vollständig einwändfrei aber erweisen sich meine Befunde noch durch die Thatsache, dass in der bei Weitem überwiegenden Anzahl von Fällen der entleerte Dotter bereits eine Reihe von characteristischen Verdauungs-Veränderungen durchgemacht hat, denen noch eine eingehende Schilderung gewidmet werden soll. Schon an dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass derartige Veränderungen sich nur im Verlaufe eines langen Zeitraumes von ein oder mehreren Tagen haben vollziehen können und nicht innerhalb der kurzen Zeit vom Fang der Thiere im Meere bis zur Conservirung.

Theilweise Entleerung einer Entomere.

1) 3- und 4-Segmente-Stadium.

Aus dem wider Erwarten ziemlich reichen Belegmateriale für die theilweise Entleerung einer Entomere auf dem 3- und 4-Segmente-Stadium seien nur wenige, dafür aber recht bezeichnende Fälle herausgegriffen.

Als Vorstufe zur Bildung eines Rothen Körpers bemerkt man von Seiten der Entomeren, welche später tatsächlich durch unvollständige Entleerung ihres Inhaltes den Rothen Körper liefern werden, ein starkes Sich-Vorwölben in das Mesodäum. Auf einem 3-Segmente-Stadium war es z. B. die Entomere D_4 (Fig. 18); während sie sich

in den vordersten Segmenten vollständig normal verhält, wölbt sie sich, je mehr man sich bei der Durchsicht der Schnittserie ihrem caudalen Ende nähert, immer stärker in die Darmhöhle vor. Man gewinnt den Eindruck, als ob ein beträchtliches Stück der Entomere förmlich in das Mesodäum hineingequetscht wird. Noch aber ist die feine Plasmamembran der Entomere unverletzt, ein Erguss des Dotters in die Darmhöhle hat noch nicht stattgefunden.

Ein Sagittalschnitt durch ein anderes Thier ähnlichen Zustandes bestätigt die eben gemachten Angaben und zeigt gleichzeitig den nahezu vollständigen Schwund der Plasmamembran der betreffenden Entomere.

Eine thatsächliche Dotterentleerung konnte ich erst auf zwei 4-Segmente-Stadien beobachten. Bei dem einen ist es die Entomere B_4 , bei dem anderen aber, wie bei dem letztgenannten 3-Segmente-Stadium, die Entomere D_4 . (Über die theoretische Bedeutung dieser Thatsachen vergl. p. 624).

In der weitaus überwiegenden Zahl von Fällen war, und dies ist ja auch zu erwarten, eine unmittelbare Beobachtung der Bildung des Rothen Körpers auf die eben angegebene Weise nicht möglich; denn erfahrungsgemäß gelangt das Eintreten von Veränderungen nur in den seltensten Fällen zur Beobachtung, während sich für den Vollzug eine Fülle von Beispielen beibringen lässt. Außerdem werden durch das Regulationsvermögen des Thieres die durch das Platzen der Entomeren an diesen verursachten Veränderungen sehr rasch wieder ausgeglichen; so wird z. B. die Ausströmungsöffnung wieder vollständig verschlossen. Aber glücklicher Weise finden sich auch dann noch eine Menge von Anzeichen, die auf die Entstehungsgeschichte der stattgehabten Processe Rückschlüsse gestatten. Es seien daher im Folgenden über die Art und Weise der Untersuchung und die Ableitung der Resultate einige Beispiele angeführt.

Auf Grund der Feststellung, dass in einer großen Anzahl von Fällen eine oder mehrere Entomeren vollständig fehlten, während man dafür im Mitteldarme einen mehr oder minder umfangreichen und verschieden stark verdauten Rothen Körper bemerkte, wird man nothwendiger Weise zu dem Schluss geführt, dass die fehlenden Entomeren in der Bildung des Rothen Körpers aufgegangen sind.

In den meisten Fällen sind nun alle 4 Entomeren vorhanden und von einer vollständig unverletzten Membran umgeben. Aber trotzdem findet sich im Darme ein Rother Körper, der mit größerer oder geringerer Deutlichkeit noch seine Dotternatur verräth. Nun zeichnen sich aber

in diesem Falle eine oder mehrere Entomeren durch eine auffallende Kürze und Kleinheit aus. Auch hier liegt dann der Schluss nahe, dass diese betreffenden Entomeren bereits vor einer geraumen Zeit mit einem Theil ihres Inhaltes den Rothen Körper gebildet haben.

2) 7- und 8-Segmente-Stadium.

Auf älteren Stadien erfolgt die Bildung des Rothen Körpers zwar vielfach unter mannigfaltigen Abweichungen von dem eben geschilderten Modus, im Princip aber immer noch auf die völlig gleiche Weise. Einen förmlich schematischen Verlauf zeigt z. B. ein 7-ruderiges Thier; hier ist eben die Entomere D_4 geplazt und erfüllt mit ihrem Inhalte das Lumen des vorderen Mitteldarmabschnittes. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei einem Thier von 8 Segmenten. Eine so späte Bildung eines Rothen Körpers ist als eine immerhin erstaunliche Thatsache zu bezeichnen; denn man muss bedenken, dass jetzt bereits ein Theil des embryonalen Dottervorrathes aufgebraucht worden ist. Wegen der Einzigartigkeit dieses Falles halte ich eine etwas eingehendere Schilderung am Platze, da er gleichzeitig den Beginn der Umformung des ausgetretenen Entomereninhaltes zu einem formbeständigen Körper vor Augen führt.

Wie auf dem 3-Segmente-Stadium sehen wir am vegetativen Pole die eine ventrale Entomere sich stark vorwölben, an einer Stelle platzen und ihren Dotter nebst den darin befindlichen Vitellophagen in das Mesodäum entleeren. Gleichzeitig verjüngt sich die entleerte Dottermasse, die zunächst noch kurz hinter ihrer Austrittsstelle den ganzen hinteren Abschnitt des vorderen Mitteldarmes erfüllt, caudalwärts zu einem walzenförmigen, nahe der Mitteldarmlamelle endigenden Körper, welcher besonders am caudalen Ende bereits starke Spuren der Umsetzung in eine fein granulirte Substanz zeigt.

Theilweise Entleerung mehrerer Entomeren.

Die Entstehung des Rothen Körpers durch theilweise Entleerung mehrerer Entomeren konnte unmittelbar nur an einem Thiere von 7 borstentragenden Segmenten beobachtet werden. Und zwar entbehren hier die beiden dorsalen Entomeren A_4 und B_4 auf der dem Darmlumen zugewandten Seite ihrer Membran und erfüllen es größtentheils mit Nahrungsdotter in einer ganz ähnlichen Weise, wie es bereits bei dem Thiere von 8 Segmenten beschrieben worden war.

Außerdem sind mir mehrere Fälle bekannt, die man mit Sicherheit auf die betreffende Entstehungsweise zurückführen kann. Freilich ist

hier bereits eine geraume Zeit seit der Bildung des Rothen Körpers verstrichen — man erkennt dies an seiner weitgehenden Veränderung —, aber die Thatsache, dass sich mehrere Entomeren, in unserem Falle zwei, durch besondere Kleinheit vor den übrigen auszeichnen, deutet auf den Vollzug von Vorgängen im Sinne der obigen Darstellung hin.

Bei dem großen Heer der übrigen Fälle, die gleichfalls 4 Entomeren und einen Rothen Körper aufweisen, sind — wohl zum Theil in Folge weitgehender Regulation — die Veränderungen vielfach so geringfügiger Natur, dass ich nicht in der Lage bin, mit Sicherheit bestimmte Entomeren für die Bildung des Rothen Körpers verantwortlich zu machen; trotzdem kann der Rothe Körper eine recht beträchtliche Größe aufweisen. In diesem Falle liegt die Vermuthung nahe, dass eine ganze Anzahl von Entomeren an der Bildung des Rothen Körpers theilgenommen hat. Sicher wird sich auch einmal der theoretisch mögliche Fall ereignen können, dass jede Entomere einen Theil ihres Inhaltes zur Bildung eines Rothen Körpers abgibt. Für die Bildungsmöglichkeit des Rothen Körpers durch theilweise Entleerung mehrerer Entomeren stehen mir insgesammt 35 Fälle zur Verfügung. Hierunter sind noch gar nicht einmal diejenigen Thiere gerechnet, wo außer der Bildung des Rothen Körpers gleichzeitig die später noch eingehend zu besprechende Entleerung des Dotters in das Cölon stattgefunden hat. Würde man auch diese Fälle zu den bereits erwähnten hinzurechnen, so würde ihre Zahl um mindestens 15 weitere Beispiele vermehrt werden.

Weit seltener als zu der im Verhältnis stattlichen Anzahl von Fällen, die sich alle unter der Kategorie der theilweisen Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum zusammenfassen lassen, sind diejenigen Fälle, die in dem vollständigen Aufgehen einer oder mehrerer Entomeren bei der Bildung des Rothen Körpers gipfeln.

Vollständige Entleerung einer Entomere.

Aus der naturgemäß nicht sehr großen Zahl von Fällen, die mir eine unmittelbare Beobachtung der vollständigen Entleerung einer Entomere gestatteten, geht hervor, dass sich hier die Bildung gegenüber dem eben beschriebenen Modus in einer etwas modifirten Weise vollzieht. Bestätigt und ergänzt wird diese Beobachtung außerdem durch eine Anzahl von Rothen Körpern, die noch nicht sehr lange der Verdauungstätigkeit des Darmepitheles ausgesetzt waren und demzufolge noch ziemlich ursprüngliche Verhältnisse bewahrt hatten.

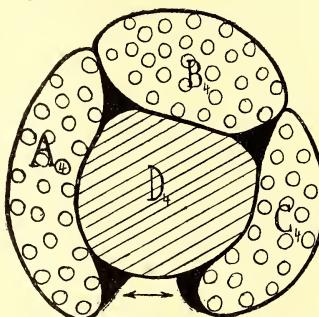
In diesem Falle erfolgt die Bildung nämlich offenbar seltener durch ein Platzen oder ein Schwinden der Entomerenmembran an einer bestimmten Stelle und ein dadurch bedingtes Auslaufen des Inhaltes; viel häufiger wird sie vielmehr durch (Fig. 21) eigenthümliche Processe hervorgerufen, die ein förmliches Hineingerathen oder Hineinquetschen einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum zur Folge haben. Diese Processe und ihre Ursachen werden in einer zusammenfassenden Betrachtung auf p. 616—623 einer eingehenden Analyse unterzogen werden, während ich mich hier mit einer Schilderung nur der anatomischen Thatsachen begnügen werde.

Die meisten Fälle gelangten mir auf dem 7-Segmente-Stadium zur Beobachtung. Hier hatte eben die Bildung des Rothen Körpers theils stattgefunden, zum Theil befand er sich auch schon in einem Zustande mehr oder minder weitgehender Veränderungen.

So fand ich bei einem Thiere von 7 Segmenten im Mesodäum eine ganze Entomere, an welcher stellenweise sogar noch die Plasmamembran erhalten war. Selbstverständlich füllt sie die verhältnismäßig enge Darmhöhle vollständig aus und legt sich deren Wänden eng an (Fig. 21). Durch diese eigenartige Verlagerung ist natürlich auch die ringförmige Anordnung der Entomeren gestört. Der Ring zeigt an der Stelle, wo sonst normaler Weise die betreffende Entomere hätte liegen müssen, eine Lücke, die aber durch ein an dieser Stelle bereits vollständig fertiggestelltes Darmepithel geschlossen wird. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen noch bei zwei anderen 7-ruderigen Thieren vor.

Etwas stärker veränderte Rothe Körper, die auf die nämliche Weise entstanden sind, finden sich in weiteren zwei Fällen.

Immer ist daran festzuhalten, dass das Mesodäum durch eine Entomere beinahe vollständig verdrängt und ausgefüllt wird, und zwar in noch stärkerem Maße, als wir es ähnlich bereits bei der Bildung der Nebendärme auf p. 576 kennen gelernt hatten. Wie sich nun weiter aus einem anderen Falle sehr schön ergiebt, verändern die Nachbarentomeren hierbei ihre ursprüngliche, annähernd kreisförmige Querschnittsfigur und ziehen sich ventralwärts in die



Textfig. 15.

Die in das Mesodäum hinein gepresste Entomere ist schraffirt; die Mucosastreifen sind schwarz gezeichnet. Der Pfeil deutet die spätere Verschmelzung der beiderseitigen Mucosarinnen an.

Länge, so dass sie auf dem Querschnitte ungefähr ein sichelförmiges Aussehen annehmen (Textfig. 15). Gleichzeitig werden auf diese Weise die beiden Mucosastreifen, welche sich zwischen der hineingepressten Entomere und ihren beiden Nachbarn finden, immer mehr und mehr genähert, bis sie sich schließlich berühren und mit einander zu einer einheitlichen Epithelwandung verschmelzen, wie dies auf der schematischen Zeichnung durch einen Pfeil angedeutet ist.

Überall gilt hier das gleiche Princip, dass eine der 4 Entomeren durch Aufgabe des normalen Verbandes mit den übrigen in das Mesodäum hineingeräth, während gleichzeitig die durch ihren Ausfall entstehende Lücke durch Darmepithel geschlossen wird.

Insgesamt stehen mir hierfür 10 Beispiele zur Verfügung, die sich auf eine vollständige Entleerung einer Entomere in den vorderen Mitteldarmabschnitt zurückführen lassen.

Vollständige Entleerung zweier Entomeren.

Weit seltener habe ich Bildung des Rothen Körpers aus zwei ganzen Entomeren angetroffen. Nur 3 Fälle sind mir hierfür bekannt geworden, von denen ich auch nur einen aus bestimmten Gründen in diesem Zusammenhange besprechen kann. Die beiden anderen zeigen nämlich außerdem noch als besondere Eigenthümlichkeit eine theilweise Entleerung des Dotters in die Leibeshöhle und werden deshalb an anderer Stelle behandelt werden.

In dem zu besprechenden Falle ist nur eine dorsale Entomere vorhanden, und zwar tritt sie ganz normal im ersten Parapodium dicht über dem Pharynx auf. Indem sie sich in ihrem Verlaufe schräg nach unten zieht, sieht man sie auf dem Querschnitt durch das 2. Parapodium genau rechts der Körpermediane in der Darmwandung liegen. Erst hier tritt eine 2. Entomere auf, und zwar auf der linken Seite des Darmes. Beide Entomeren enden bereits im hinteren Viertel des 4. Parapodiums. Da die anderen 2 Entomeren vollständig fehlen, erstreckt sich der Darm von hier aus bereits als reines Epithelrohr nach hinten. Im Inneren liegt ein ganz gewaltiger Rother Körper, der schon durch seine Größe allein die Entstehung aus mehreren Entomeren wahrscheinlich macht. Das vollständige Fehlen von 2 Entomeren beweist, dass sich zum mindesten diese an der Bildung des Rothen Körpers betheiligt haben.

Vollständige Entleerung von 3 und 4 Entomeren.

Von vorne herein kann man erwarten, dass die Extreme der Bildungsmöglichkeiten nur selten verwirklicht sind. Und doch bin ich in der

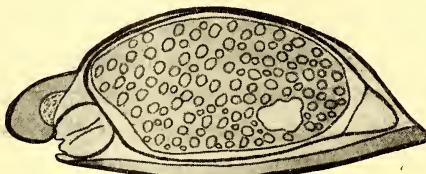
glücklichen Lage, den Fall eines aus 3 Entomeren und eines aus sämtlichen 4 Entomeren entstandenen Rothen Körpers durch je ein Beispiel belegen zu können.

Recht eigenartigen Verhältnissen begegnet man bei dem erstgenannten Falle, einem Thier von 5 Segmenten. Hier ist nur eine dorsale Entomere erhalten. Sie tritt an der normalen Stelle über dem Pharynx so auf, als ob die andere dorsale Entomere neben ihr läge, und zieht von da nach hinten. Hier ändert sich aber ihr Verhalten; sie bleibt nicht mehr allein auf die Dorsalseite beschränkt, sondern sie vergrößert ihre Flächenausdehnung unter gleichzeitiger Verringerung ihres Durchmessers und breitet sich dabei nach der Ventralseite aus. In Folge dessen gewinnt sie auf dem Querschnitte das Aussehen eines sichelförmigen Gebildes, das seine Concavität dem Mesodäum zukehrt. Die andere Hälfte der Darmwandung wird durch entodermale Epithel allein hergestellt, das bereits vom Ende des 3. Parapodiums ab — bis dorther erstreckt sich nämlich die einzige noch vorhandene Entomere — die alleinige Begrenzung des Darmrohres bildet.

Höchst eigenartig ist ferner die Thatsache, dass das Mesodäum auf der Dorsalseite eine von Epithel begrenzte Ausstülpung rostralwärts entsendet. Diese legt sich dicht neben die vorhandene dorsale Entomere, um in der Höhe von deren vorderem Pole blind geschlossen zu endigen. Bei näherem Zusehen stellt es sich heraus, dass wir hier die Wandung der anderen dorsalen Entomere vor uns haben, auf welcher die Mucosazellen entlang gewandert sind und sich zur Bildung eines Epithels vereinigt haben (vergl. p. 541, 617).

Was nun den Inhalt dieser dorsalen Entomere anlangt, so ist dieser vermutlich in das Mesodäum förmlich »ausgelaufen« und hat sich dem Inhalte der beiden anderen Entomeren, welcher sich gleichfalls in die Darmhöhle ergossen hatte, beigemischt. Über die nähere Art und Weise, wie diese ihren gesammten Inhalt in das Mesodäum entleert haben, ist kein weiterer Aufschluss zu erhalten.

Jedenfalls wird das gesammte Mesodäum von einem einheitlichen,



Textfig. 16.

Aus sämtlichen vier Entomeren restlos entstandener Rother Körper, der an seiner Peripherie durch Zusammenfließen und Homogenwerden der Dotterkörner bereits die eine Zeit lang dauernde Einwirkung der Mitteldarmfermente zu erkennen giebt.

riesigen Rothen Körper erfüllt, der schon auffällige Spuren einer ziemlich weitgehenden Veränderung trägt. Alles dies deutet im Verein mit der von Epithel umwachsenen Grenzmembran der zweiten dorsalen Entomere darauf hin, dass schon eine recht beträchtliche Zeitspanne seit der Bildung dieses Rothen Körpers verstrichen ist.

Außerordentlich einfach liegen im Gegensatz hierzu die Dinge bei einem Thiere von $3\frac{1}{2}$ Segmenten¹⁾, das einen aus 4 Entomeren entstandenen Rothen Körper aufweist. Trotz der großen Jugend dieses Thieres besteht bereits die gesammte Darmwandung aus einem lückenlosen Epithel, das einen ganz gewaltigen Rothen Körper in (Textfig. 16) seinem Inneren umschließt. Er hat die Gestalt etwa eines Ellipsoides und zeigt an seiner Oberfläche schon deutliche Veränderungen, die auf eine Einwirkung der Darmfermente schließen lassen. Seine Bildung ist also bereits vor einer gewissen Zeit erfolgt, höchstwahrscheinlich dadurch, dass die Grenzfurchen der Entomeren mit einander verschmolzen oder sich auflösten²⁾. So blieb nur die äußere Peripherie bestehen und wies gleichsam den Darmepithelzellen bei ihrer Wanderung den Weg.

Bildung eines zweiten Rothen Körpers.

Höchst merkwürdig und gleichzeitig von theoretischer Bedeutung ist die Thatsache, dass an einem und demselben Thiere zu verschiedenen Zeiten hinter einander Rothe Körper gebildet werden können. Natürlich tritt dieser Fall äußerst selten ein, und ich habe ihn dementsprechend nur einmal bei einem Thiere von 7 Segmenten beobachtet.

Hier findet sich kurz hinter dem Übergange des Schlundes in den Mitteldarm ein im Querschnitt ziemlich breiter, aber dorsoventral stark comprimirter Rother Körper in dem engen, schlitzartigen Mesodäum. Er ist schon ziemlich weit resorbirt und besitzt ein eigenthümlich homogenes, structurloses Aussehen. Nur in seinem Inneren lassen sich noch einige wenige, unveränderte Dotterkörner nachweisen. Gleichzeitig aber constatirt man noch auf demselben Schnitte die fast schematische Bildung eines 2. Rothen Körpers in der schon ausführlich erläuterten Weise, dass die eine Entomere, hier im Besonderen die eine dorsale, sich mit ihrem dem Darmlumen zugewandten Abschnitte weit in das Mesodäum vorwölbt und dieses zu einem schlitzförmigen Spalte

¹⁾ Nach HEMPELMANN bezeichne ich mit $1\frac{1}{2}$ alle der äußeren Borsten entbehrenden Segmentanlagen.

²⁾ Eine Verschmelzung der Entomerenwandungen ist bei *Nereis Dumerilii* nichts Außergewöhnliches, wie schon bei der Bildung der »Nebendärme« betont wurde.

einengt. Bei einer Durchsicht der betreffenden Schnittserie ergibt es sich, dass diese Vorwölbung bereits auf dem Wege vollständiger Abschnürung ist. Das Thier würde also in kurzer Zeit 2 Rothe Körper besessen haben, von denen der eine vielleicht auf dem 4-Segmenten-Stadium, der andere auf dem 7-Segmenten-Stadium gebildet wäre.

Verlagerung der Entomeren. Herstellung der Darmwandung.

Von Wichtigkeit ist die Frage, wie das Regulationsvermögen des Organismus den durch die eben beschriebenen Processe geschaffenen neuartigen Situationen gerecht wird. Am leichtesten wird man natürlich dieses Problem an den Individuen studiren können, wo bedeutende Abweichungen vom Normalen eingetreten sind.

Wenn man bedenkt, dass sich die 4 Entomeren in ihrer regelmäßigen Anordnung für gewöhnlich in einer Art Gleichgewichtszustand befinden, so muss notwendiger Weise bei der Störung dieses Zustandes, die durch die theilweise oder vollständige Entleerung einer oder mehrerer Entomeren herbeigeführt wird, eine Umlagerung oder Verschiebung der Entomeren bis zur Herstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes eintreten. Fällt z. B. eine Entomere durch vollständige Entleerung aus dem Verbande mit den anderen aus, so vertheilen sich die übrig gebliebenen Entomeren in der Regel annähernd gleichmäßig über die Peripherie der Mitteldarmwandung; so etwa auf Fig. 24.

Diesem Schema schon ziemlich nahe kommt ein Thier von 7 Segmenten, wo nach dem Ausfalle zweier Entomeren die beiden erhalten gebliebenen sich genau rechts und links der Körpermediane verlagert haben und dorsal und ventral durch 2 nahezu gleich große bogenförmige Stücke provisorischen Darmepitheles in Verbindung stehen.

In etwas anderer Weise findet sich dasselbe Princip bei einem dritten Thiere gelöst. Auch hier sind nur noch 2 Entomeren vorhanden, die ebenso wie im letzten Falle genau symmetrisch zur Mediane liegen. Aber sie haben sich dorsal und ventral in die Länge gezogen, haben sich dabei bogenförmig gekrümmmt und stoßen oben wie unten mit ihren verjüngten Enden zusammen.

In den Fällen, wo nur eine Entomere erhalten geblieben ist, zeigt diese eine ähnlich starke Krümmung, so dass auf dem Querschnitte die Figur einer Mondsichel zu Stande kommt.

Man sollte nun vermuten, dass in den Fällen, wo eine oder mehrere Entomeren aus der Mitteldarmwandung herausgefallen sind, eine Verringerung des Darmquerschnittes einträte. Das ist aber nicht der Fall.

Wir haben soeben gesehen, wie durch Verlagerung oder Gestaltänderung der Entomeren oder durch eine Combination beider Möglichkeiten und schließlich durch beschleunigtes Wachsthum der Mucosa ein Mitteldarm von völlig normaler Querschnittsgröße hergestellt wird. Man erkennt dies ohne Weiteres daran, dass in allen diesen Fällen die äußere Peripherie des vorderen Mitteldarmabschnittes dicht unter der Körperwandung liegt und etwa der normalen äußeren Peripherie der Entomeren entspricht.

Die Rothen-Körper-Kerne.

Eine der auffälligsten Erscheinungen des typischen Rothen Körpers ist sein oft ganz erstaunlicher Reichthum an Zellkernen, und zwar finden sich diese zumeist auf allen möglichen Stadien der Chromatolyse. Vielfach liegen sie ziemlich spärlich, regellos durch den Rothen Körper zerstreut, in den meisten Fällen aber in eigenartigen Figuren angeordnet, von denen unsere Fig. 19, 22, 23, 26 allerdings nur eine schwache Anschauung geben. Wie gelangen diese Kerne in den Rothen Körper hinein?

A priori wird man schon vermuten können, dass diese Kerne in nahen Beziehungen zur Bildung des Rothen Körpers stehen. Jedenfalls können Zellen nur in einen solchen Rothen Körper hineingelangen, der sich als eine weiche, plastische Masse erweist und dem Eindringen keinen Widerstand entgegenseetzt. Ausgeschlossen ist das auf gewissen Stadien der Resorption, wo der Rothe Körper eine zähe, schwer durchdringliche und formbeständige Rindenschicht besitzt (Fig. 19).

Für die Herkunft der betreffenden Kerne kommen nur 2 Möglichkeiten in Betracht, und beide werden vielfach gleichzeitig bei einem und demselben Thiere verwirklicht. Die Kerne stammen

- 1) von den im Dotter der Entomeren befindlichen Vitellophagen und
- 2) aus dem Darmepithele.

Einen Einblick in diese Vorgänge gewähren sämmtliche Thiere, an denen man die Entwicklung des Rothen Körpers oder einen dem Eindringen nur wenig Widerstand entgegensezenden Rothen Körper beobachten kann.

zu 1) Vitellophagen.

Es ist sehr leicht verständlich, dass bei einem Platzen von Entomeren, welches an verschiedenen Thieren beobachtet werden konnte, mit dem Dotter auch die in ihm befindlichen Vitellophagen in das Mesodäum entleert werden. Außerordentlich gut sind diese Vorgänge bei dem auf

p. 581 beschriebenen Thier von 8 Segmenten zu verfolgen, wo man die sofort als Vitellophagen identifizierbaren nackten Kerne an der Peripherie des in das Mesodäum eingedrungenen Dotterballens liegen sieht. Ähnliche Verhältnisse finden sich noch bei einer ganzen Reihe anderer Thiere.

Zu 2) Mucosa.

Nicht so einfach liegen die Dinge bei der Mucosa, denn hier scheint sich die Immigration der Zellen nach 2 verschiedenen Modis zu vollziehen. Am nächstliegenden sind natürlich ähnliche Prozesse, wie sie bereits bei den Vitellophagen geschildert worden waren, d. h., dass die Mucosa durch den katastrophalen Vorgang des Platzens der Entomeren von dem in das Mesodäum sich ergießenden Dotter mit hineingerissen wird. Thatsächlich habe ich auch eine Reihe von Anhaltspunkten dafür, dass diesem Modus eine erhebliche Bedeutung zukommt.

Bei einem Thiere von 7 Segmenten bemerkt man z. B. eine Stelle der ventralen Mucosa, wo diese sich weit in den schon stark veränderten Rothen Körper zapfenförmig vorwölbt und eben im Begriff ist, sich vollständig abzuschnüren. Zweifelsohne ist an diesem Punkte die ventrale Entomere, von welcher kleine Reste noch zwischen Epithel und Muscularis wahrzunehmen sind, geplatzt und hat dabei einen beträchtlichen Theil der Entomerenwandung und mit ihr die Mucosa stark in das Darminnere vorgedrängt (Fig. 26).

Ganz ähnliche Bilder ergeben sich noch in mehreren anderen Fällen, wo noch deutlich der Zusammenhang der betreffenden Gewebskomplexe mit dem Darmepithel in der Nähe derjenigen Stelle zu ermitteln war, an der die muthmaßliche Entleerung des Dotters stattgefunden hatte.

Bei einer Reihe von Fällen scheinen aber die Dinge anders zu liegen. Schon früher hatten wir ja bereits festgestellt, dass ohne erkennbare äußere Ursache einzelne Zellindividuen in die Darmhöhle einwanderten. Dieser Vorgang findet ohne Zweifel auch bei denjenigen Thieren statt, wo das Mesodäum mit Dotter erfüllt ist, und da offenbar in ganz besonders verstärktem Maßstabe.

Schicksal der eingewanderten Zellen.

An dem Geschick der eingewanderten Zellen, Vitellophagen und Mucosazellen, ist kein Zweifel möglich: Sie gehen alle nach kurzer Zeit zu Grunde. Offenbar machen sie noch rasch eine Reihe von höchstwahrscheinlich amitotischen Theilungen durch, denn in manchen Rothen Körpern sieht man förmliche Klumpen kleiner chromatischer Kugelchen

oder Tropfen liegen oder Kern neben Kern mit allen Zeichen der Degeneration in sonderbaren rosettenartigen Figuren. Dass das Einwandern von Zellen in den Rothen Körper durchaus nicht notwendiger Weise mit seinem Entwickelungsverlauf zusammengehört, wird durch zahlreiche Rothe Körper bewiesen, die überhaupt keine derartigen Zellen oder nur äußerst wenige besitzen. Auch der Zeitpunkt der Einwanderung scheint ein recht schwankender zu sein; denn ich habe eine ganze Reihe von Rothen Körpern beobachtet, die immerhin recht frische Zellen in ihrem Inneren aufwiesen, trotzdem sie bereits ziemlich stark angegriffen und in die bekannte, fein-granulirte Form übergeführt waren (Fig. 26), und wieder andere, die nur noch wenige chromatische Bröckchen enthielten, obwohl der Dotter nur geringe Spuren von Veränderungen zeigte.

Muthmaßlicher Einfluss der Kerne auf die Resorption des Rothen Körpers.

Von Wichtigkeit ist die Frage, ob die Kerne nach Art der Vitellophagen einen aktiven Anteil an der Resorption des Rothen Körpers nehmen. Diese Frage ist mit großer Wahrscheinlichkeit zu verneinen. Denn, wie aus dem eben Gesagten schon hervorgeht, habe ich in den seltensten Fällen wirklich lebensfrische Kerne im Rothen Körper angetroffen, sondern meist solche, die mehr oder minder starke Zeichen der Degeneration an sich trugen. Niemals konnte ich in ihrer Umgebung auch derartige Veränderungen des Dotters beobachten, wie dies bei den Vitellophagen in den Entomeren der Fall war.

Wenn wir also diesen Zellen keinen aktiven Anteil an der Resorption des Rothen Körpers zuschreiben können, so tragen sie höchstwahrscheinlich wenigstens auf passive Weise secundär dazu bei. Denn mit ziemlicher Gewissheit kann man annehmen, dass die compacte Masse des Rothen Körpers durch die oft außerordentlich zahlreichen Kerne in seinem Inneren aufgelockert wird, besonders, wenn Kern und Plasma zerfallen sind und Hohlräume an ihrer Stelle sich gebildet haben.

Resorption und Gestalt des Rothen Körpers.

Der Hauptantheil an der Aufarbeitung des Rothen Körpers fällt ohne Zweifel dem provisorischen Darmepithel zu durch Abscheidung verdauender Fermente in das Mesodäum. Es ist klar, dass zunächst die peripheren Partien des Dotters irgend welche Veränderungen erleiden, und dass diese successive nach seinem Centrum vorschreiten. Man ist also in der Lage, an einem geeigneten Rothen Körper gleichzeitig eine

Reihe der Veränderungen zu studiren, die der gesammte Darmkörper während der Dauer seines Bestehens nach einander durchzumachen hat.

Auf den Schnitten macht sich zunächst eine intensive Braungelbfärbung der Randzone bemerkbar. Hierauf wandeln sich die einzelnen Dotterkörner in die bekannte homogene Modifikation um und fließen zusammen. Es ist eine interessante Thatsache, dass diese Erscheinung bis ins kleinste den Vorgängen gleicht, die bei der Veränderung des Dotters innerhalb der Entomeren auftreten. So kann man in vielen Fällen beobachten, wie analog den p. 557 eingehend beschriebenen Prozessen bei dem Zusammenfließen der Dotterkörner zu einer homogenen Masse zunächst noch die merkwürdigen, Vacuolen ähnlichen Gebilde mit ihrem eigenartigen Gerüstwerke erhalten bleiben.

Je nach der Dauer der Reaktion wird der im Centrum liegende Dotter von einer verschieden dicken homogenen Randzone membranartig umschlossen und zusammengehalten. Dieser Randzone muss man eine ganz besondere Consistenz zuschreiben. Durch die Fixirung mit Sublimat wird sie offenbar in eine Masse von hornartiger Beschaffenheit umgewandelt, die unter der Einwirkung des Microtommessers in vielen Fällen zahlreiche Risse und Sprünge erhält (Fig. 19). Jedenfalls haben wir es hier mit einer Substanz von ganz besonderer Zähigkeit zu thun, die in Folge dieser Eigenschaft die ursprünglich ungeformte Masse des Dotters in einen wohlcharacterisirten, formbeständigen Körper umwandelt. So bemerkt man am lebenden Thiere, wie er ohne merkliche Formänderungen bei den Bewegungen des Thieres im Darmlumen hin und her geschoben wird.

Seiner Entstehung gemäß darf man vermuthen, dass ein genügend großer Rother Körper einen annähernd getreuen Ausguß der Darmhöhle liefert. So wurde schon eingangs auf die häufig vorkommende sanduhrähnliche Gestalt hingewiesen, und auf Querschnitten constatirt man zuweilen, dass sich der Darmkörper allen Winkeln und Falten des Darmlumens auf das Getreueste anschmiegt.

Unter den Rothen Körpern findet man somit die mannigfaltigsten Formen vertreten; nahezu kreisrunde Querschnittsfiguren wechseln mit vierkantigen, polygonalen und anderen Figuren von der größten Unregelmäßigkeit ab. Auch sind mir mehrere Rothe Körper bekannt geworden, die nicht aus einem, sondern aus mehreren hinter einander liegenden Stücken bestanden.

Inzwischen nimmt die homogene Randzone immer mehr an Dicke zu und entsendet in das Innere des Körpers unregelmäßige und zackige Fortsätze, die vielfach anastomosiren und durch die unveränderten oder

weniger stark angegriffenen Dotterkörner in ihrem Verlaufe bestimmt sind. Besonders als Begrenzung der im Rothen Körper befindlichen Flüssigkeitsvacuolen machen sich homogene Dotterpartien bemerkbar (Fig. 19).

Als eine weitere Resorptionstufe ist die eigenartige, eckige und zerrissene Ausfransung der homogenen Peripherie anzusehen. Aufällig ist es, dass die corrodirten Stellen ausnahmslos eine bogenförmige Begrenzung besitzen und mehr oder weniger große Segmente darstellen (Fig. 24).

Ich zweifle nicht daran, dass diese Erscheinung auf die im Dotter befindlichen und oben bereits erwähnten vacuolenartigen Gebilde zurückzuführen ist, welche durch die Wirkung der Fermente aus dem Dotter wieder herausmodellirt werden. Im weiteren Verlaufe der Fermentwirkung tritt an Stelle der homogenen Masse allmählich eine größer oder feiner granulirte Substanz, die von zahlreichen, mehr oder weniger stark veränderten (Fig. 22, 26) Dotterkörnern verschiedener Größe durchsetzt ist.

Bald ist der Dotter nur noch in Gestalt einer fein-granulirten, beinahe schaumigen Masse vorhanden, die sich als Derivat des Dotters noch durch eine (Fig. 26) schwach gelbliche Farbe kenntlich macht. Zuweilen finden sich in einem solchen vollständig abgebauten Rothen Körper an einigen Stellen noch mehr oder minder deutliche Reste von Dotterschollen, während immer wieder mit großer Constanz und (Fig. 23) Deutlichkeit die Trümmer der chromatischen Bestandtheile der Rothen-Körper-Kerne zu bemerken sind.

Nach den durch Behandlung mit Osmium gewonnenen Resultaten wird der Dotter schließlich in eine fettartige Substanz übergeföhrt und auf diesem Umwege höchstwahrscheinlich in die Darmepithelzellen aufgenommen (Fig. 27).

Modifikation des Rothen Körpers.

Unter den Rothen Körpern findet sich auch ein geringer Procentsatz der sich auf den Schnitten durch eine auffallend schmutziggelbe Farbe auszeichnet. Ich hege hier den Verdacht, dass diese Gebilde auch im Leben nicht durch eine Rothfärbung als Rothe Körper in Erscheinung treten. Dieser Verdacht wird im Wesentlichen gestützt durch die Beobachtungen, die ich an einer durch Verwachsen zweier Individuen zu Stande gekommenen Doppellarve gemacht habe. Dieses Thier wurde von mir als angehendes 4-Segmente-Stadium aufgefunden und über eine

Woche Tag für Tag einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Schon am lebenden Thiere fiel mir auf, dass anscheinend das ganze Wesen von einer schmutzig-gelben Dottermasse erfüllt schien, die sich ihrem Farbenton nach kaum von dem in das Cölon entleerten Dotter, wie er bei anderen Thieren beobachtet wurde und später noch eingehend besprochen werden soll, unterschied. Ich vermutete also zunächst, dass auch hier ähnliche Complikationen Platz gegriffen hätten. Wer aber beschreibt mein Erstaunen, als ich auf den Querschnitten feststellen konnte, dass der Darm einen ansehnlichen »Rothen Körper« enthielt, der bereits ziemlich fein granulirt war und dieselbe eigenartige, schmutzig-gelbe Nüance zeigte, die ich auf den Schnitten schon bei einer Reihe anderer Rother Körper beobachtet hatte. Im Cölon waren nur wenige, auf allen Stadien der Auflösung befindliche Dotterkörner zu sehen.

Interessant war ferner noch der Befund, dass von den Entomeren keine Spuren mehr vorhanden und dass das Darmepithel bereits auf diesem jugendlichen Stadium vollständig hergestellt war.

Auf welche physiologische Ursachen das Ausbleiben der Rothfärbung zurückzuführen ist, ist mir unbekannt geblieben. Allem Anschein nach ist das Auftreten der homogenen Umwandlungstufe die Vorbedingung für das Sichtbarwerden der Rothfärbung. Beobachtungen an conservirten Objecten, wo nämlich merkwürdiger Weise die Rothfärbung nicht vollständig verschwindet, bestärken mich in dieser Vermuthung. In allen Fällen, wo ich einen in der characteristischen Weise nüancirten Darmkörper bemerkte, konnte ich nachher auf den Schnitten feststellen, dass der Körper sich in dem homogenen Zustande befand.

Ein principieller Unterschied zwischen den echten Rothen Körpern und den modifirten dürfte wohl kaum bestehen.

Geschwindigkeit der Resorption des Rothen Körpers.

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Aufarbeitung des Rothen Körpers vollzieht, richtet sich in der Hauptsache nach seinem Volumen und der Größe der wirksamen, fermenteproducirenden Darmoberfläche. Es wird nun zwischen diesen beiden Faktoren ein günstigstes Verhältnis geben, dessen Besprechung späteren Capiteln vorbehalten bleiben soll. Da, wie wir gesehen haben, die Resorption des Rothen Körpers beinahe ausschließlich vom Darmepithel besorgt wird, so wird man schon a priori vermuten dürfen, dass der Rothe Körper nicht in allen Theilen gleichmäßig angegriffen wird. Denn auf den in Betracht kommenden Stadien finden sich im vorderen Mitteldarmabschnitt nur rostral und

caudal von den Entomeren größere Strecken vollständig hergestellten provisorischen Epithels. Thatsächlich kann man auch feststellen, dass das rostrale und das caudale Ende der meisten Rothen Körper in Folge dieser correlativen Beziehungen stärkere Spuren der Fermentwirkung zeigt als die Mitte. Besonders deutlich wird die Richtigkeit der aufgestellten Behauptung an solchen Rothen Körpern bewiesen, an deren Bildung sich mehrere Entomeren betheiligt haben. In solchen Fällen pflegen sich nämlich auch in der Mitte des vorderen Mitteldarmabschnittes ziemlich ausgedehnte Strecken provisorischen Epitheles an Stelle der ausgefallenen Entomeren zu bilden; in unserem speciellen Falle in Fig. 24 auf der Dorsal- und Ventalseite. Dementsprechend zeigt auch der Rothe Körper dorsal und ventral starke Spuren der Verdauung, während rechts und links in Folge vollständigen Epithelmangels an den Lateralseiten keine Veränderungen eingetreten sind.

Trotzdem man bei den Rothen Körpern meist eine sanduhrähnliche Gestalt in Folge einer ähnlichen Gestaltung des vorderen Mitteldarmrohres erwarten sollte, findet man in den weitaus häufigsten Fällen die Spindelform vertreten; zum Theil wohl aus dem Grunde, weil rostrales und caudales Ende einer schnelleren Denudation unterliegt als die Mitte. Ferner ist das Volumen der meisten Rothen Körper nicht allzu groß, so dass diese kleineren Körper bei den Bewegungen des Thieres durch die ganze Länge des vorderen Mitteldarmabschnittes hin und her geschoben werden. Aus diesen rein mechanischen Ursachen eignen sie sich allmählich die Spindelgestalt an und unterliegen an ihrer gesamten Oberfläche ungefähr gleichmäßig der Resorption.

Gelber Körper.

Dem Rothen Körper im vorderen Mitteldarmabschnitte entspricht der Gelbe Körper im hinteren Mitteldarmabschnitte. Bei der Betrachtung am lebenden Thiere erweist er sich als eine leuchtend-gelbe, geformte Masse, in der sich sogar gewisse Structurverschiedenheiten, z. B. mit Flüssigkeit erfüllte Vacuolen (Fig. 4), ähnlich wie bei dem in den Entomeren enthaltenen Dotter und bei dem Rothen Körper, unterscheiden lassen. Bei den Bewegungen des Thieres wird die ganze Masse analog dem Rothen Körper in dem engen Lumen des hinteren Mitteldarmabschnittes zwischen Mitteldarm- und Enddarmlamelle hin und her geschoben, so weit dies entsprechend den kärglichen Raumverhältnissen möglich ist. Nach den Erfahrungen über den Rothen Körper liegt von vorne herein die Vermuthung nahe, dass wir es auch hier mit einem Dotterkörper zu thun haben.

Dies ergiebt sich nun in der That gleichzeitig mit der beachtenswerthen Beziehung, dass der Gelbe Körper nur in Verbindung mit dem Rothen Körper auftritt. Nie habe ich ein Thier gefunden, das den Gelben Körper zeigte, ohne nicht auch gleichzeitig den Rothen Körper zu besitzen. Jedoch ist das Vorkommen des Gelben Körpers weit seltener als das des Rothen: Unter den 75 auf den Rothen Körper hin untersuchten Thieren fand sich nur 22 mal ein Gelber Körper, und unter den vielen Hunderten von anderen Thieren, die keinen Rothen Körper zeigten, auch nicht ein einziger. Er ist, wie aus Fig. 4 hervorgeht, lange nicht so auffällig wie der Rothe Körper und weit kleiner als letzterer. Das hängt einestheils ohne Zweifel mit der anatomischen Beschaffenheit des hinteren Mitteldarmes zusammen; ist doch dieser auf den Stadien, die für den Gelben Körper in Betracht kommen, nur ein ziemlich kurzes und enges Rohr; zum anderen Theile mache ich noch den eigenartigen Bildungsmodus des Gelben Körpers dafür verantwortlich.

Bildung des Gelben Körpers.

Die Entstehung des Gelben Körpers auf eine der Bildung des Rothen Körpers analoge Weise bereitete der Erklärung zunächst einige Schwierigkeiten; denn der hintere Mitteldarmabschnitt liegt außerhalb des Bereiches der Entomeren und ist überdies vom vorderen noch durch die Mitteldarmlamelle getrennt. Die Zurückführung des Gelben Körpers auf eine unmittelbare Entleerung des Dotters aus den Entomeren in den hinteren Mitteldarmabschnitt schien somit ausgeschlossen. Besondere Schwierigkeiten erwuchsen nun daraus, dass in den zu Anfang untersuchten Fällen sich die Mitteldarmlamelle stets als vollständig intakt erwies. Auch die Heranziehung des embryonalen Dotters, der etwa bis zum Verlassen des Eies oder noch kurze Zeit später das noch gemeinsame Mesodäum erfüllte (p. 542), ist sehr unwahrscheinlich; denn dieser wurde, wie wir gesehen haben, sehr bald aufgebraucht und ist auf den Stadien, die für die Bildung des Gelben Körpers in Betracht kommen, bereits vollständig verschwunden. Es bleibt also nur die Möglichkeit übrig, dass doch noch auf irgend eine Weise der in den vorderen Mitteldarmabschnitt entleerte Dotter secundär durch die Mitteldarmlamelle hindurch in den hinteren Mitteldarmabschnitt gelangt. Und in der That fand schließlich diese Vermuthung in mehreren Fällen ihre Bestätigung, wo ich tatsächlich eine Verletzung der Lamelle constatiren konnte.

Die geringe Anzahl (2) der mir zu Gebote stehenden beweiskräftigen Fälle wird keine Bedenken erregen, wenn ich darauf hinweise, dass ich

insgesammt nur 22 Gelbe Körper beobachtet und auf den Schnitten näher untersucht habe.

Der erste Fall betrifft ein Thier von 8 Segmenten, das einen außerordentlich großen und das ganze vordere Mesodäum erfüllenden Rothen Körper besitzt. Seinem Resorptionsgrade nach zu urtheilen, kann er noch nicht allzu lange bestehen; denn er ist nur wenig angegriffen; erst seine Ränder sind homogen. Eine Untersuchung der Mitteldarmlamelle lässt nun die wichtige Thatsache erkennen, dass sie in der Mitte ein Loch besitzt, das von dem vorderen Ende des auf etwa der gleichen Resorptionstufe stehenden Gelben Körpers ausgefüllt wird. Die Durchbruchsstelle ist, wie schon bei der Entwicklung der Mitteldarmlamelle gezeigt wurde, in Folge der eigenthümlichen Bildungsweise der Lamelle ziemlich schwach (Fig. 27). Dort ist also die Lamelle gerissen, da sie dem Drucke der mächtigen Dottermasse, die den gesammten vorderen Mitteldarmabschnitt erfüllte, nicht den nöthigen Widerstand entgegenzusetzen vermochte. Höchstwahrscheinlich werden die Ränder der Lamelle verwachsen, nachdem sich die Druckdifferenzen im ganzen Mitteldarme ausgeglichen haben. Denn wie schon eingangs erwähnt, wurde in den allermeisten Fällen die Mitteldarmlamelle unversehrt gefunden.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei einem 6-ruderigen Thiere. Wie schon aus der Photographie 2 hervorgeht, ist der Rothe Körper erst in Bildung begriffen; die grobkörnige Structur des Dotters deutet ohne Weiteres darauf hin. Bemerkenswerth ist, wie der Rothe Körper an seinem Hinterende in eine feinere, granulirte Masse, die eine große Vacuole enthält, übergegangen ist. Vorn steht er mit der einen dorsalen Entomere noch im Zusammenhange, die in der Hauptsache zu seiner Bildung beigetragen hat. Bei der Umwälzung, die die plötzliche Entleerung einer solch gewaltigen Dottermasse in das vordere Mesodäum hervorgerufen hat, ist die Mitteldarmlamelle vollständig zerstört worden. Man wird sie auf der Photographie vergeblich suchen, und auf den Schnitten ist ihr Fehlen einwandfrei nachzuweisen. Interessant ist es nun, dass das Thier in dem hinteren Mitteldarmabschnitte einen auf der Photographie allerdings kaum sichtbaren Gelben Körper enthält. Dieser ist bereits stark verändert, ebenso stark, wie das hintere Ende des Rothen Körpers, und erfüllt den hinteren Mitteldarm nur in Gestalt einer zarten, fein granulirten Masse. Diese durch äußere Betrachtung erhaltenen Befunde wurden durch die Schnitte durch das Thier vollauf bestätigt.

Wir haben also wieder einen neuen Fall vor uns, wo durch die ge-

waltige den Darmtractus erfüllende Dottermasse die Mitteldarmlamelle vollständig zerstört worden ist.

Erfüllung des Vorderdarmes mit Dotter.

Einen Indicienbeweis für die thatsächliche Wirksamkeit der eben angeführten Ursachen und die Richtigkeit der dargestellten Entstehungsart des Gelben Körpers erblicke ich in der mir in 2 Fällen bekannt gewordenen Erfüllung des Vorderdarmes mit Dotter. Wenn wirklich das ganze Thier unter einem gewissen Innendrucke steht, wenn wirklich der Druck der in das vordere Mesodäum entleerten Dottermasse das Reißen der Mitteldarmlamelle veranlasst, so muss man a priori vermuthen, dass unter Umständen auch einmal die Vorderdarmlamelle reißt, da sie ähnlich schwach ist wie die Mitteldarmlamelle. Diese Möglichkeit ist thatsächlich in 2 Fällen an Thieren von 7 Segmenten eingetreten. Bei beiden ist der Rothe Körper eben erst gebildet, wie auf den ersten Blick seine Dotterstructur erkennen lässt, und ist von außerordentlicher Größe. Die Vorderdarmlamelle ist durchstoßen; der Dotter setzt sich continuirlich in den Anfangsdarm fort und erfüllt die Darmdivertikel und den Schlundkopf. Der zweite Fall zeigt mit dem eben dargestellten große Ähnlichkeit, so dass ich mir seine Beschreibung ersparen kann.

Kerne im Gelben Körper.

Zuweilen finden sich im Gelben Körper Kerne und Chromatinbrocken, jedoch nicht mit solcher Häufigkeit und in weit geringerer Anzahl wie im Rothen Körper. Meist kommen sie vereinzelt vor, nie in förmlichen Bouquets wie im Rothen Körper. Die Lösung der Frage, wie sie in den Gelben Körper hineingelangten, ist nicht schwer. Schon früher wurde auf p. 564 beschrieben, wie, ähnlich den Verhältnissen im vorderen, sich auch im hinteren Mitteldarmabschnitte vereinzelte Zellen aus dem epithelialen Verbande lösen und in das Darminnere hineingelangen. Dabei gerathen sie natürlich auch in den den Gelben Körper bildenden Dotter hinein. An der Resorption des Gelben Körpers dürfte ihnen wohl kaum irgend eine Rolle zufallen.

Resorption des Gelben Körpers.

Die Resorption des Gelben Körpers verläuft analog der des Rothen Körpers, so dass ich mir jetzt Einzelheiten ersparen kann. Auch hier wird der Dotter schließlich in eine fettartige Substanz übergeführt, wie

sich sehr schön an den mit Osmium fixirten Präparaten erkennen lässt (Fig. 27).

Der Gelbe Körper und der zugehörige Rothe Körper befinden sich häufig ungefähr auf der gleichen Stufe des Zerfalles. In sehr vielen Fällen aber ist jener etwas stärker als der zugehörige Rothe Körper angegriffen. Offenbar ist der Umstand dafür verantwortlich zu machen, dass der Gelbe Körper bei seinem geringeren Volumen eine relativ große Oberfläche besitzt. In Folge dessen muss er der Fermentwirkung schneller unterliegen als der Rothe Körper.

Entleerung des Dotters in das Cölon.

Bei der Beobachtung des lebenden Thieres bekommt man zuweilen Individuen zu Gesicht, wo die Entomerengrenzen mehr oder weniger vollständig ihre scharfen Conturen eingebüßt haben. Man bemerkt dann an den betreffenden Stellen, dass der normaler Weise braungelbe Dotter seine Farbe mit einem auffallenden Schmutziggelb vertauscht hat. Als Extrem ist es schließlich zu bezeichnen, wenn das ganze Thier gleichmäßig von diesem missfarbenen, dann offenbar nicht mehr in den Entomeren enthaltenen Dotter angefüllt erscheint. Sonderbar (Fig. 5) war auch in diesem letzteren Falle die eigenartige, plumpe Form des Thieres, die auf einen förmlich pathologischen Zustand schließen lässt. Immerhin ist es aber bemerkenswerth, dass solchen und ähnlichen Individuen bei nahe dieselbe Beweglichkeit wie den normalen zukommt und ihre Lebensfähigkeit wenig oder kaum beeinträchtigt zu sein scheint. Erst eine genaue Untersuchung auf Schnitten brachte die nöthige Klarheit und zugleich die Gewissheit, dass man es hier mit einer 2. Modifikation der Dotterbewältigung zu thun hat, nämlich mit einer Entleerung des Dotters in die Leibeshöhle.

Gleichzeitig stellte es sich heraus, dass diese eigenartige Erscheinung in den meisten Fällen mit den Auftreten eines Rothen Körpers vergesellschaftet ist. Leider tritt eine Entleerung des Dotters in das Cölon verhältnismäßig selten ein, so dass ich hierfür bei Weitem nicht so viel Belege wie für den Rothen Körper allein erbringen kann. Überdies zeigen die 24 Fälle, die mir zur Verfügung stehen, ein so mannigfaltiges Bild, dass es schwer hält, die Fülle der Erscheinungen nach einem einheitlichen Gesichtspunkte zu ordnen. Trotzdem kann ich eine ähnliche, wenn auch nicht so vollständige Stufenfolge wie bei der Bildung des Rothen Körpers aufstellen. Auch hier bewegen sich die Möglichkeiten zwischen den Grenzfällen einer theilweisen Entleerung einer Entomere und der voll

ständigen Entleerung aller Entomeren in das Cölon. Diese Grenzfälle und eine Reihe von Zwischenstufen kann ich mit Beispielen belegen. Dadurch ist das Vorkommen der fehlenden Zwischenglieder sehr wahrscheinlich gemacht und ihr Fehlen in der Hauptsache wohl nur auf einen Mangel an Material zurückzuführen.

Eine außerordentliche Complication und Steigerung der Möglichkeiten ist dadurch gegeben, dass in den allermeisten Fällen gleichzeitig ein Rother Körper in Bildung begriffen oder bereits vorhanden ist. Die Analyse dieser Vorgänge stößt häufig auf ganz erhebliche Schwierigkeiten, da in vielen Fällen eine Entscheidung darüber unmöglich ist, von welcher Entomere der Rothe Körper und von welcher der in das Cölon entleerte Dotter herrührt. Wichtig ist jedenfalls die Thatsache, dass der »cölomatiscche« Dotter dieselben Veränderungen in derselben Stufenfolge durchmacht wie der im Mesodäum befindliche.

Konnte man schon unter günstigen Umständen an einem Rothen Körper allein eine ganze Reihe der auf einander folgenden Veränderungen des Dotters gleichzeitig feststellen, so ist dies bei (Fig. 29) dem in das Cölon entleerten Dotter in den meisten Fällen weit besser möglich, weil hier nicht blos die peripheren Schichten, sondern auch die tiefer gelegenen der Einwirkung der Leibeshöhlenflüssigkeit zugänglich sind. Denn hier wird der Dotter nicht wie in dem engen Darminnern zu einem compacten Körper zusammengepresst, sondern er befindet sich in einem mehr aufgelockerten Zustande. Naturgemäß wird der Dotter nach der Peripherie zu immer weniger compact, während er dem Orte seines Ursprungs näher immer mehr an Dichte zunimmt. Nur die innersten Schichten werden geringere oder gar keine Veränderungen erlitten haben, während die äußeren je nach ihrer Entfernung vom Ursprungsorte die ganze bekannte Serie der Zerfallstadien aufweisen. Analog dem Rothen Körper ist z. B. die Peripherie des Dotters auf Fig. 29 zu einer granulirten Masse aufgelöst, während nach der Tiefe zu der Dotter zum Theil in der typischen Weise stark gefärbt und durch Zusammenfließen mehrerer Körner homogen geworden ist, zum Theil aber noch gar keine Veränderungen erlitten hat. Als principieller Unterschied ist zu erwähnen, dass bei dem in das Cölon entleerten Dotter die characteristische Rothfärbung unterbleibt und durch eine schmutzige Tönung ersetzt wird. Diese unterschiedlichen Färbungen sind als specifische Reaktionen der Fermente des vorderen Mitteldarmabschnittes bezw. des Cölooms aufzufassen.

Aus der immerhin großen Zahl der Fälle seien nur einige wenige hervorgehoben, um an ihrer Hand gleichzeitig einen Einblick in die Mannig-

fältigkeit der bestehenden Erscheinungen zu geben. Die Deutung der einzelnen Veränderungen ist oft außerordentlich schwierig, und wenn sie auch bei einer ganzen Reihe von Beispielen nicht möglich war oder unsicher blieb, so bleibt doch die Thatsache von der Entleerung des Dotters in das Cölon und der hierbei herrschenden ganz ungeheueren Complication bestehen.

Theilweise Entleerung einer Entomere.

Die theilweise Entleerung einer Entomere in das Cölon war bei einem Thiere von $6\frac{1}{2}$ Segmenten, das gleichzeitig auch einen Rothen Körper enthielt, zu beobachten. Hier sind 3 Entomeren noch vorhanden, nämlich die beiden dorsalen und eine ventrale. Die andere ventrale fehlt; aber an ihrer Stelle füllt noch mangelhaft veränderter Dotter das Mesodäum vollständig und den zwischen ventraler Darmwandung und dem Bauchmarke befindlichen Theil der Leibeshöhle partiell aus. Beachtet man die Lage dieser Dottermasse und zieht man gleichzeitig die wiederholt gemachte Beobachtung heran, dass manche Entomeren bei den vielfach etwas gewaltsamen Vorgängen der Dotterentleerung in die Darmhöhle gleichzeitig auch nach außen, nämlich in das Cölon, Theile ihres Inhaltes austreten lassen, so ergiebt sich mit höchster Wahrscheinlichkeit die Thatsache, dass der in das Cölon entleerte Dotter in unserem Falle von derselben Entomere herrührt, die zum allergrößten Theile in die Bildung des Rothen Körpers aufgegangen ist.

Außerdem stehen mir noch weitere 8 Fälle zur Verfügung, wo sich in der Leibeshöhle mehr oder minder starke Reste von Dotter, von noch unveränderten Körnchen bis zur feinst granulirten Masse, vorfinden, ohne dass ich in der Lage bin, diese auf eine bestimmte Entomere zurückzuführen. Die geringe Menge dieses cölomatischen Dotters legt die Vermuthung nahe, dass er nur von wenigen, jedenfalls aber nur von einer Entomere herrühren kann.

Bei einem Thiere von 8 Segmenten sind nur 2 Entomeren vorhanden, eine kleine dorsale und, caudalwärts vom 3. Parapodium ab, eine größere ventrale. Das ganze vordere Mesodäum ist erfüllt von einem gewaltigen, vollständig homogenen Rothen Körper, während im Cölon sich mehr oder minder stark veränderte Dotterreste befinden. Die außerordentliche Größe des Rothen Körpers deutet darauf hin, dass mindestens mehrere Entomeren, und da sicher die beiden fehlenden, sich an seiner Bildung betheiligt haben. Gleichzeitig hat die fehlende ventrale Entomere einen geringen Theil ihres Dotters in das Cölon entleert, denn einige Dotterschollen, die bereits eine beginnende Veränderung zeigen, finden sich

in der Leibeshöhle etwa an der Stelle, wo die betreffende Entomere hätte normaler Weise liegen müssen.

Theilweise Entleerung zweier Entomeren.

Complicirter liegen schon die Verhältnisse bei einem Thiere von $8\frac{1}{2}$ Segmenten. Der Befund ist folgender: Das ganze Cölon ist von fein granulirter Substanz erfüllt, in welcher unmittelbar dorsal der Einmündung des Ösophagus in den Mitteldarm zwei getrennte Haufen noch unzersetzter Dottermasse sich finden, ein größerer und ein kleinerer. Beide entsprechen ihrer Lage nach den dorsalen Entomeren A_4 und B_4 . Während aber bei der rostrocaudalwärts erfolgenden Durchmusterung der Schnittserie an dem großen Dotterhaufen A_4 sehr bald eine Entomeren-Membran auftritt, die in der Gegend des 3. Parapodiums abermals geplazzt ist und auch dort den Dotter in das Cölon austreten lässt, ist von der anderen dorsalen Entomere B_4 , welcher der kleinere Dotterhaufen entsprach, keine Spur mehr vorhanden. Ebenfalls in der Gegend des 3. Parapodiums zeigen sich innerhalb der Darmwandung die Reste einer ventralen Entomere. Die andere fehlt vollständig.

Diesen Befund deute ich folgendermaßen: die Entomere B_4 ist früher geplazzt als A_4 . Infolge dessen ist ihr Inhalt bis auf jene geringen Reste bereits in granulirte Substanz umgewandelt und über das ganze Cölon vertheilt worden. Aus unbekannten Gründen platzte A_4 nicht nur am rostralen Ende, sondern auch in der Nähe des caudalen Endes. In Folge der verhältnismäßig späten Entleerung ihres Dotters ist dieser noch nicht sehr stark verändert worden. Die eine ventrale Entomere, von welcher sich noch Reste in der Darmwandung nachweisen ließen, und die andere, vollständig fehlende haben offenbar den mächtigen Rothen Körper geliefert, der noch wenig angegriffen ist und den größten Theil des Mitteldarmes erfüllt. Mit Sicherheit kann also behauptet werden, dass bis zum Augenblicke der Conservirung die eine dorsale Entomere sich vollständig, die andere nur zum Theil in das Cölon entleert hatte.

Ein zweiter Fall unbestimmter Art, wo eine gewaltige Dottermasse die Leibeshöhle in der Gegend kurz hinter der Einmündung des Ösophagus in den Mitteldarm erfüllt, ist in Fig. 29 abgebildet. Gleichzeitig ist das Mesodäum von einem mächtigen Rothen Körper eingenommen. Zwei Entomeren, eine dorsale und eine ventrale, zeichnen sich vor den anderen beiden durch ihre außerordentliche Kleinheit aus. Die gewaltigen Mengen des in das Cölon entleerten Dotters legen nun die Vermuthung nahe,

dass mehr als eine Entomere, höchstwahrscheinlich die beiden kleinen, als Lieferanten verantwortlich zu machen ist.

Theilweise Entleerung von 4 Entomeren (Fig. 2).

Bei einem Thiere von 6 Segmenten ist festzustellen, dass die beiden dorsalen Entomeren in der Gegend der Einmündung des Ösophagus in den Mitteldarm geplazt sind. Dieser Vorgang kann sich aber nur verhältnismäßig kurze Zeit vor der Conservirung des Thieres vollzogen haben; denn der im Cölon liegende Dotter zeigt nur geringe Spuren von Veränderungen. Während aber die ins Cölon entleerten Dotterreste der rechten dorsalen Entomere außerordentlich umfangreich sind, erstrecken sich die der linken dorsalen Entomere angehörigen Schollen nur etwa bis in die Mitte des 2. Parapodiums. Der andere Theil der genannten Entomere hat offenbar zur Bildung des im Mesodäum liegenden mächtigen Rothen Körpers beigetragen. Die rechte ventrale Entomere ist in der Mitte des 2. Parapodiums nach der Leibeshöhle zu geplazt und mischt ihren Inhalt den Antheilen der rechten dorsalen Entomere bei. Weiter caudalwärts finden sich an Stelle der linken ventralen Entomere nur noch gewaltige Dotterreste im Cölon. Mit Sicherheit kann man also feststellen, dass alle 4 Entomeren sich mehr oder minder vollständig in die Leibeshöhle entleert haben, während einige von ihnen gleichzeitig zur Bildung des Rothen Körpers beigetragen haben müssen.

Vollständige Entleerung von 3 Entomeren und theilweise Entleerung einer Entomere in das Cölon.

Bei einem Thier von 7 Segmenten haben sich mindestens 3 Entomeren in das Cölon entleert. Diese fehlen nämlich vollständig, während die Leibeshöhle von Dotter auf allen möglichen Stadien der Resorption vollständig angefüllt ist. Die einzige vorhandene Entomere liegt lateral und ist nur von geringer Größe, so dass sie höchstwahrscheinlich auch einen Theil ihres Inhaltes in das Cölon entleert hat. Die Darmwandung besteht aus einem lückenlosen Epithel mit Ausnahme der einen Stelle, wo die intakte Entomere einen Theil der Darmwandung bildet. Alle Organe des Thieres sind vollständig normal ausgebildet.

Wir können in diesem Falle also eine vollständige Entleerung von 3 Entomeren mit Sicherheit constatiren. Bei der geringen Größe der noch vorhandenen Entomere ist es nicht ausgeschlossen, dass diese gleichfalls einen Theil ihres Dotters in die Leibeshöhle entleert hat.

Vollständige Entleerung zweier Entomeren und theilweise Entleerung zweier Entomeren.

Außerordentlich complicirt liegen die Verhältnisse bei einem jungen Thiere von 1 + 3 Parapodien (Fig. 25). Auffällig ist zunächst die ganz ungewöhnlich plumpe Gestalt des Thieres, die wir später noch genauer zu besprechen haben werden. Das ganze Cölom ist von außerordentlich fein-granulirter Dottermasse erfüllt. Nur auf der linken Seite des Thieres findet sich eine Entomere von eigenthümlicher Gestalt und unverletzten Wänden. Infolge dessen ist der in ihr enthaltene Dotter noch vollständig unverändert. Die eigenartige Form kommt, wie ein genaues Zusehen lehrt, dadurch zu Stande, dass die dorsale und ventrale Entomere der linken Seite mit einander verschmolzen sind. Eine leichte Einschnürung macht die muthmaßliche Verschmelzungsstelle kenntlich. Auf der rechten Seite findet sich in dem granulirten Dotter ein ganzer Haufen grober Schollen, die sich theilweise schon in granulirte Substanz verwandelt haben, theilweise aber erst durch ihre intensive Gelbfärbung ihren Übergang zum homogenen Stadium verrathen. Aus der Lage und Form dieses Haufens geht hervor, dass wir es hier mit der rechten dorsalen Entomere zu thun haben. Diese ist später geplazt als die rechte ventrale, die ganz und gar fehlt, und deren Inhalt sich schon in fein-granulirte Substanz umgewandelt hatte, als die rechte dorsale Entomere eben erst ihre Wandungen verlor.

Ein ähnliches, zu verschiedenen Zeiten erfolgtes Platzen der Entomeren war bereits in einem (p. 601) der vorhergehenden Fälle festgestellt worden. Es scheint also durchaus nicht zu den Seltenheiten zu gehören und bildet gleichsam das Gegenstück zur Bildung zweier Rother Körper nach einander an einem und demselben Thiere.

Eigenartig ist die Verschmelzung der beiden linken Entomeren, eine Thatsache, der wir aber bereits bei der sogenannten modifirten Darmbildung schon einmal begegnet waren.

Eine Mitteldarmlamelle ist vorhanden. Der vordere Mitteldarmabschnitt zieht sich als schmäler, theilweise epithelbegrenzter Spalt Raum zwischen den verschmolzenen linken Entomeren einerseits und der nach außen geplatzten rechten dorsalen Entomere andererseits rostral vorwärts.

Kurz vor der Stomodäumanlage findet sich auf der rechten Seite des Mesodäums eine Unterbrechung, durch die sich ein Theil des Dotters der rechten dorsalen Entomere ins Darm-Innere ergießt. Nach der Masse des in der Leibeshöhle befindlichen fein-granulirten Dotters und der

Kleinheit der beiden linken, mit einander verschmolzenen Entomeren zu urtheilen, werden auch diese höchstwahrscheinlich einen Theil ihres Inhaltes in das Cölon entleert haben.

Entleerung aller 4 Entomeren in das Cölon.

In mehreren Fällen fand ich die Entleerung aller 4 Entomeren in das Cölon verwirklicht (Fig. 5, 28), und zwar kommt dies dadurch zu Stande, dass die peripheren Wände der Entomeren schwinden. Die das Mesodäum begrenzenden Entomerenwandungen bleiben aber erhalten, theilweise aber auch noch an einigen Stellen die Grenzfurchen. So gelangt der Dotter in das Cölon, wo er alle möglichen Übergangstufen der Resorption von noch vollständig unveränderten Körnern bis zur allerfeinsten Granulirung zeigt; und zwar kann man hier wieder die auffällige Thatsache constatieren, dass im caudalen Abschnitte des Thieres der Dotter bereits äußerst fein granulirt ist, während rostralwärts die Zahl der weniger veränderten Dotterkörner mehr und mehr zunimmt. Eine Mitteldarmlamelle fehlt bei diesem Thiere. Ein eigentliches Mitteldarmepithel ist gleichfalls noch nicht vorhanden. Nur im caudalen Abschnitte haben sich Zellen unbekannter Herkunft, wahrscheinlich Mesentodermzellen, zu einem lückenhaften Epithele angeordnet, um weiter rostralwärts sich nur in verhältnismäßig weitem Abstande um die von den inneren Entomerenwandungen begrenzte Darmhöhle zu vertheilen.

Da das auf unserer Photographie dargestellte Stadium noch recht jung ist — das Thier zählt erst $3\frac{1}{2}$ Segmente —, so finden sich auch, wie aus dem Querschnitte (Fig. 28) zu ersehen ist, im Inneren des Mesodäums noch die Reste des embryonalen Dotters, der, wie bekannt, auf dem 1 + 2-Segmente-Stadium vollständig den zwischen den Entomeren auftretenden Spaltraum erfüllt. Außerdem ist aus unserem Querschnitte noch die annähernd vierkantige Form des Mesodäums zu erkennen und die Ansatzstellen der Grenzfurchen, die wenige Schnitte weiter rostralwärts sogar beinahe noch vollständig erhalten sind.

Alle übrigen Organe sind normal ausgebildet.

Der Schlundkopf ist außerordentlich kräftig und ist gegen das Mesodäum durch die Vorderdarmlamelle geschieden.

Die Thiere fallen durch eine etwas geringere Beweglichkeit auf und besitzen, wie die Photographie zeigt, eine ganz ungewöhnlich plumpe Gestalt.

Aufarbeitung des cölonatischen Dotters.

Über die Aufarbeitung des im Cölon liegenden Dotters ist im Allgemeinen nicht mehr viel hinzuzufügen. Im Großen und Ganzen scheint

der Zerfall zu den fein-granulirten Stadien rascher zu erfolgen, als bei dem in das Mesodäum entleerten Dotter. Dies hängt, wie schon einmal bei anderer Gelegenheit hervorgehoben wurde, damit zusammen, dass im Cölom der Dotter aufgelockerter ist als der im Mitteldarme vorhandene, der durch das außerordentlich enge Darmrohr zu einem festen Körper zusammengedrückt wird. Unter Umständen aber, z B. bei einer Anhäufung einer sehr großen Dottermasse an einer Stelle der Leibeshöhle, kann ein ähnliches Verkleben und Zusammenfließen der einzelnen Dotterkörner unter Bildung einer homogenen Masse (Fig. 29) eintreten, wie wir es bei dem Rothen Körper als die Regel erkannt hatten. Als Endresultat ist die Zerkleinerung des Dotters in die bekannte graue, granulirte Substanz aufzufassen, die mit zunehmendem Alter des Thieres mehr und mehr verschwindet. Höchstwahrscheinlich wird der Dotter in eine der Cölomolyphe ähnliche Flüssigkeit umgewandelt. Als Beweis hierfür, dass dem Organismus diese Umsetzung glatt und ohne Schwierigkeiten gelingt, möchte ich erstens die zahlreichen Thiere anführen, wo sich nur noch schwache Spuren granulirter, nachweislich von Dotterschollen herrührender Substanz vorfinden, und zweitens die Doppellarve, wo die Masse des cölomatischen Dotters früher sicher eine weit größere gewesen war im Vergleich zu den wenigen Schollen, die sich nach der reichlich achttägigen Beobachtung schließlich noch vorfanden.

Kerne im cölomatischen Dotter.

Bei Weitem nicht so regelmäßig und häufig wie im Rothen Körper finden sich auch im Leibeshöhlendorffer Kerne. Ihre Herkunft ist eine recht verschiedene. In erster Linie kommen die Cölomocyten in Betracht, die sich etwa vom Anfange des 3-Segmente-Stadiums ab aus dem visceralen Blatte des Mesodermes am Übergangstheile loszulösen beginnen (Textfig. 17).

Sie liegen dann auf den jüngeren Stadien, wo noch eine geräumige Leibeshöhle fehlt, in dichtem Haufen in dem engen Raum zwischen Ösophagus und Bauchmark. Schritt für Schritt kann man dabei an den auswandernden Zellen den Übergang zu dem Habitus der Parenchymzellen beobachten, die bekanntlich bei dem ausgewachsenen Thiere das Cölom mehr oder minder vollständig erfüllen.

In dem im Verhältnis zur Kerngröße ziemlich kleinen, auf dem Querschnitte ringförmigen Plasmahofe tritt eine Vacuole auf, die immer voluminöser wird, bis schließlich der Kern mit seinem Plasma an den Rand

der zu einer recht beträchtlichen Blase angeschwollenen Zelle gedrängt worden ist. In dem Maße, als das Cölon geräumiger wird, zerstreuen sich die betreffenden Zellen durch die Leibeshöhle und beginnen auf älteren Stadien die Bildung des schon erwähnten Parenchyms.

Auf den hier in Betracht kommenden Stadien ist die Kopfhöhle der größte, zuerst in Erscheinung tretende Raum des Cöloms. Dieser wird dementsprechend bereits von den genannten Zellen erfüllt, wenn die

anderen Theile der Leibeshöhle, die durch die eng an der Körperwand anliegenden Entomeren von dem Ursprungsherde der Cöloocyten abgetrennt werden, nur wenige oder gar keine Parenchymzellen enthalten. Dieser Zustand ist etwa auf dem 5-Segmenten-Stadium verwirklicht. Die um die Darmdivertikel befindlichen Theile des Cöloms sind also ganz besonders reich an solchen Zellen.

Wenn also in die Kopfhöhle eine Entleerung von Dotter stattfindet, so werden die genannten Cöloocyten vollständig von dem Dotter umflossen und förm-

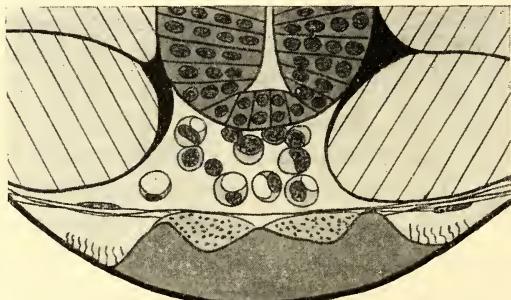
Textfig. 17.

Querschnitt durch ein Thier von 1+3 Segmenten, nur ein klein wenig weiter caudalwärts als der auf Textfig. 7 S. 554 dargestellte Schnitt. Hier sind die beiden ventralen Entomeren sichtbar, die nur wenige Schnitte weiter caudalwärts sich ventral zum vollständigen Ringe zusammenschließen werden. Zwischen den beiden dorsalen Entomeren und den beiden ventralen die schwarz gezeichneten, sich bis hierhin erstreckenden lateralen Mucosastreifen. An der Ventralseite des Stomodäums, an seinem caudalen Abschnitte, und am Ösophagus schnüren sich die Cöloocyten ab.

lich in ihn aufgenommen. Auf den Schnitten geben sie sich durch große, kreisförmige, vacuolenartige Gebilde zu erkennen. Man wäre geneigt, diese Vacuolen für herausgewaschene Fettröpfchen zu erklären, wenn man nicht einen feinen plasmatischen Randsaum bemerkte und in diesem in jedem Falle den wandständigen Kern der Parenchymzelle (Fig. 29).

In zweiter Linie kommen erst die Mucosazellen und Vitellophagen in Betracht.

Letztere werden mit dem Dotter gleichzeitig in das Cölon entleert und üben sicher auf eine gewisse Zeit auch da noch ihre Funktion aus. Auf dieselbe Weise gelangen natürlich auch die Darmepithelzellen in das



Cölon, und es ist interessant, dass ich in einigen wenigen Fällen eine ähnliche Abschnürung des Epitheles beobachten konnte, wie es bei der Entleerung des Dotters in das Mesodäum der Fall ist. Auch hier stellen sich bei der Degeneration dieser Zellen die bei den Rothen-Körperzellen beobachteten Erscheinungen ein: das Chromatin ballt sich tropfenförmig zusammen, und die Zellen bilden durch rasch auf einander folgende Theilungen die uns schon vom Rothen Körper her bekannten Anhäufungen.

Den Parenchymzellen, Vitellophagen und Mucosazellen dürfte wohl kaum ein nennenswerther direchter Anteil an der Resorption des cölomatichen Dotters zufallen.

2. Analytischer Theil.

Normale und modificirte Entwicklung.

Im anatomischen Theile der Arbeit wurden die beiden großen Gruppen der normalen und modificirten Entwicklung einander gegenübergestellt, ohne dass zunächst auf die Gründe zu dieser Unterscheidung näher eingegangen worden war.

Der erstgenannte Entwickelungsmodus ist deshalb als normal zu bezeichnen, weil

1) sich sein Verlauf in einem fest geregelten, auch von anderen Nereiden eingehaltenen Schema bewegt. Dies ergiebt sich z. B. aus dem Vergleich mit den älteren Untersuchungen von SALENSKY über die Entwicklung von *Nereis cultrifera*.

2) Die »Normalentwicklung« ähnelt sehr der Entwicklung der planctogenen Larve von *Nereis limbata*, soweit sie uns durch WILSON bekannt geworden ist, und zeigt somit primitive Charaktere. Denn es liegt auf der Hand, dass die planctogenen Nereislarven in Folge ihrer Dotterarmuth und ihrer pelagischen Trochophora weit eher primitivere Zustände im Gegensatz zur nereidogenen Larve bewahrt haben müssen.

3) Nach meinen in den Frühjahrsmonaten angestellten Beobachtungen kommt die als »normal« bezeichnete Entwicklung in stark überwiegender Häufigkeit vor.

So habe ich z. B. zahlreiche Wohnröhren gefunden, wo kein einziges Thier einen Rothen Körper aufwies, der doch unbedingt durch seine Farbe hätte auffallen müssen. Ich selbst besitze noch conservirtes Material aller möglichen Stadien, ohne dass sich auch nur die Spur eines Rothen Körpers finde. Vielmehr stammt die überwiegende Mehr-

zahl der Fälle modifizirter Entwicklung nur aus 2 Gelegen, die ich in der ersten Hälfte des April aus dem Meere erhielt; und auch da besitzt bei Weitem noch nicht die Hälfte aller Thiere einen Rothen Rörper.

Im Gegensatz hierzu muss betont werden, dass die modifizirte Entwicklung durch eine Reihe von Complicationen characterisirt ist, die bis jetzt noch bei keinem Polychäten näher bekannt geworden sind. Sie sind als secundärer Natur, als Neuerwerbung zu bezeichnen und tragen ein vollständig neues Princip in das bisherige Entwicklungsschema der Nereiden hinein. Die Complicationen sind die denkbar größten und mannigfaltigsten und bewegen sich zwischen der theilweise Entleerung einer Entomere und der vollständigen Entleerung aller 4 Entomeren in das Mesodäum oder in das Cölon. Die Verwicklung wird noch dadurch gesteigert, dass gleichzeitig Combinationen beider Möglichkeiten vorkommen.

Als besonderes Zeichen weitgehender Complication führe ich auch die Bildung zweier Rother Körper an einem und demselben Thiere auf zwei ziemlich weit aus einander liegenden Entwicklungstufen an.

Jedenfalls ergiebt sich hieraus und aus der Thatsache, dass die genannten Erscheinungen in dem großen Spielraum vom 3- bis zum 8-Segmenten-Stadium auftreten können, mit zwingender Nothwendigkeit der Schluss, dass die Arten der modifizirten Entwicklung noch nicht in den normalen Ablauf des Entwicklungsgeschehens hineingehören, sich noch keinen festen Platz in der Ontogenese gesichert haben.

Wäre dies thatsächlich der Fall, so müsste man zum mindesten erwarten dürfen, dass z. B. nur eine bestimmte Bildungsmöglichkeit des Rothen Körpers auf ein Stadium, höchstens aber auf den Spielraum von 2–3 Stadien beschränkt wäre.

Bevor wir jedoch diese eigenthümliche Erscheinung in ihrer theoretischen Tragweite würdigen, ist es angebracht, zunächst einmal die Thatsachen der normalen Entwicklung, die ohnedies schon eine Reihe von Abweichungen von der Entwicklung anderer Polychäten zeigt, einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen.

Nereis limbata, *Polygordius*, *Serpula*, *Lopadorhynchus*, *Nereis cultrifera*, *Capitella*.

Leider ist das zur Verfügung stehende Vergleichsmaterial ein recht geringes, da die meisten Untersuchungen der Eifurchung nicht einmal bis zum Ende des Trochophorastadiums exact durchgeführt worden sind. Außer der Arbeit von SALENSKY über *Nereis cultrifera* kommen

nur noch in Betracht die Arbeiten von WOLTERECK über *Polygordius*, die Untersuchungen von KLEINENBERG über *Lopadorhynchus*, die Entwicklung von *Capitella* nach EISIG und von *Serpula* nach SOULIER.

Recht interessant wäre ein Vergleich mit der planctogenen Form von *Nereis Dumerilii* gewesen. Leider ist aber von deren postembryonaler Entwicklung so gut wie nichts bekannt.

Ähnlich liegen bei der planctogenen Form von *Nereis limbata* die Dinge. Das einzige, was für unsere Zwecke hier in Frage kommt, sind die Abbildungen, welche WILSON in seinem Nachtrage zur Zellfurchung gegeben hat. Allein auch hier klafft eine empfindliche Lücke zwischen dem letzten und dem vorletzten Stadium seiner Abbildungen. Nur soviel ergibt sich mit Sicherheit aus der Zeichnung seines ältesten Thieres, vermutlich eines erst 1+2-segmentigen Wurmes, dass hier von Dotter keine Spur mehr vorhanden ist und der Darmkanal nahezu vollständig die definitive Ausbildung erreicht hat. Vergegenwärtigt man sich im Gegensatz hierzu die entsprechende nereidogene, mit Dotter vollgestopfte Form, die kaum eine Andeutung von definitiver Organausbildung erkennen lässt, so muss man mit zwingender Nothwendigkeit zu dem Schluss geführt werden, daß für die Verschiedenheit des Entwickelungsverlaufes einzig und allein die verschiedene Ausstattung mit Nährmaterial verantwortlich zu machen ist.¹⁾

Aus diesem Grunde dürften wohl sehr einfache Verhältnisse bei *Polygordius* anzutreffen sein. Auch das Ei von *Lopadorhynchus* und *Serpula* zeichnet sich durch einen nicht sehr großen Dottergehalt aus. Bei diesen drei Formen hat das Entoderm eben in Folge dieses geringeren Ballastes an Reservestoffen die ungeschmälerte Theilungsfähigkeit behalten und damit das Vermögen, die epitheliale Auskleidung des Mesodäums selbst zu bilden.

Mit steigendem Dottergehalte ist aber eine Abnahme der Theilungsfähigkeit nothwendiger Weise verbunden. Denn durch die Abschnürung der einzelnen Micromerenquartette werden die Entomeren mehr und mehr ihres plasmatischen Antheiles entblößt, während umgekehrt ihr Gehalt an Nahrungsdotter in ständiger Zunahme begriffen ist.

So sind bei *Capitella*, einer stark dotterreichen Form, die Macromeren gerade noch fähig, 11 Entoblasten zu bilden. Die nun weiterhin

¹⁾ Diese Behauptung wird beweiskräftig bestätigt durch HEMPELMANN's Angabe, dass bei der planctogenen *Nereis Dumerilii* die Mitteldarmlamelle schon am Beginn des 5-Segmente-Stadiums, im Gegensatz zum 11-Segmente-Stadium bei der nereidogenen Form, zu reißen anfängt.

bei *Capitella* folgenden Erscheinungen: Schwund der Entomerenwandung, Durchwanderung und schließliche Umwachsung des Dotters von Seiten der Entodermzellen, zeigen bereits außerordentliche Ähnlichkeit mit der Entwicklung dotterreicher Crustaceeneier.

Als wichtig verdient aber die Thatsache hervorgehoben zu werden, dass bei *Capitella* das eigentliche Entoderm noch die Fähigkeit besitzt, aus eigenen Kräften das gesammte Mitteldarmepithel zu bilden. Einen Anlauf dazu scheint *Nereis cultrifera* zu machen; denn nach der Darstellung von SALENSKY theilt sich eine der ursprünglich vorhandenen 4 Entomeren nachträglich, so dass zum Schluss 5 Entomeren vorhanden sind. Die Darmbildung scheint im Übrigen große Ähnlichkeit mit den bei *Nereis Dumerilii* festgestellten Vorgängen zu zeigen, obwohl die Beobachtungen SALENSKY's nicht lückenlos sind und von ihm anders gedeutet wurden.

So wird das Entoderm (d. h. das sich im Bereiche der Dotterentomeren bildende Mitteldarmepithel) von den Abkömmlingen der Entomerenkerne abgeleitet (v. WISTINGHAUSEN's Vitellophagen), obwohl diese seit der Abschnürung des ersten Micromerenquartettes bis zu den in SALENSKY's Fig. 16 *NA* und *NB* dargestellten fünftägigen Entwicklungsstadien, höchstwahrscheinlich Trochophorastadien, weder erwähnt noch abgebildet wurden.

Es besteht nun kein Zweifel, dass die abgebildeten Kerne mit den Vitellophagen von *Nereis Dumerilii* identisch sind. Ihre Größe und die Übereinstimmung in der Lage sind außerordentlich auffällig.

Freilich konnte von SALENSKY die eigenartige Funktion, die dem primären Entoderm durch seine Umwandlung zu Vitellophagen zufällt, damals noch nicht erkannt werden. Auf eine Vermehrung dieser »Entodermkerne« führt er (wie v. WISTINGHAUSEN bei *Nereis Dumerilii*) irrtümlicher Weise die Bildung des Mitteldarmepithels zurück, obwohl dieses auch bei *Nereis cultrifera* zweifellos vom secundären Entoderm geliefert wird. Gestützt wird diese Vermuthung durch eine ganze Anzahl von Zeichnungen sehr jugendlicher Stadien, auf denen SALENSKY Zellstränge zwischen den Entomeren als Mesoderm bezeichnet. Ihr Geschick bleibt unaufgeklärt; jedenfalls findet sich auf seinen die postembryonale Entwicklung des Darmkanals behandelnden Querschnittsbildern nichts mehr von diesem Mesoderm. Dafür bemerkt man aber ein mehr oder minder vollständiges Darmepithel, unter welchem in den Entomeren sich größere Kerne, offenbar die Vitellophagen, befinden. Es besteht wohl kaum noch ein Zweifel, dass das zwischen den Entomeren befindliche Mesoderm SALENSKY's mit dem Mesenteroderm, also mit den Mucosa-

streifen von *Nereis Dumerilii*, identisch ist. Es wird demnach auch bei *Nereis cultrifera* das Mitteldarmepithel höchstwahrscheinlich vom secundären Entoderm (Mesenteroderm) geliefert.

Bei *Nereis Dumerilii* sind die Entomeren nur noch zu zwei auf einander folgenden Theilungen befähigt. Sie sind so dotterreich geworden, dass das primäre Entoderm, d. h. die Abkömmlinge der Entomerenkerne, allein nicht mehr ausreichen, den Dottervorrath zu bewältigen. Es specialisiert sich wie bei *Nereis cultrifera* zu Vitellophagen, während als Ersatz das secundäre Entoderm auftritt. Obwohl ich die jüngsten Eifurchungstadien aus den schon in der Einleitung genannten Gründen nicht untersucht habe, halte ich nach meinen bisherigen Erfahrungen eine Urdarmbildung im Sinne von EISIG bei *Nereis Dumerilii* für wenig wahrscheinlich. Wie schon mehrfach erwähnt, zeichnet sich bei der nereidogenen Form der Dotter durch eine derartig starke Viscosität aus, dass ein Einwandern der Entomerenkerne nur in seltenen Fällen, und auch da nur auf recht späten Stadien beobachtet werden konnte.

Arthropoden.

Ähnliche Verhältnisse, die Vertretung eines Keimblattes durch Derivate eines anderen, findet man nicht allzusehr bei ähnlichen, extrem dotterreichen Embryonen. Ich brauche nur auf *Astacus* hinzuweisen, wo der größte Theil des Darmes durch Ectoderm gebildet wird und der eigentliche Mitteldarm nur noch in Gestalt der Leber persistiert.

Ganz ähnliche Verhältnisse findet man bei den Libelluliden verwirklicht, wo nur der mittlere Theil des Darmes rein entodermal ist, während die mächtigen distalen Theile von den Derivaten des Stomodäums und des Proctodäums geliefert werden.

Damit werden wir zu den Formen übergeleitet, wo selbst diese geringen Entodermreste nicht mehr vorhanden und völlig durch Ectoderm ersetzt sind. Ich meine die Lepidopteren nach SCHWARTZ und die Dermapteren und Orthopteren nach der in der neueren Zeit allerdings vielfach bekämpften Darstellung von HEYMONS.

Der vermittelnden Rolle, welche *Lepisma* innerhalb der Gruppe der Arthropoden zwischen Formen mit rein entodermalem Mitteldarm und solchen mit größerentheils ectodermalem Darmtractus spielt, würde innerhalb der Polychäten etwa die Stellung von *Capitella* entsprechen; wie bei *Lepisma*, so genügen auch bei *Capitella* die Abkömmlinge des primären Entoderms gerade noch, um den Dotter zu bewältigen und im Gegensatz zu *Nereis* (mit mesenterodermalem Darme) das Mittel-

darmepithel ohne Unterstützung durch Elemente anderen Ursprungs herzustellen.

Abstoßung des Mitteldarmepitheles.

Die Abstoßung des Mitteldarmepitheles bei *Nereis Dumerilii* und dieselbe Erscheinung bei *Polygordius* und den Insekten sind von überraschender Ähnlichkeit. Nach den Angaben von WOLTERECK findet bei *Polygordius* gegen das Ende des Larvenlebens hin eine Abstoßung des gesamten Mitteldarmepitheles statt. Gleichzeitig erfüllt sich das Innere des Darmtractus mit einer anfangs lockeren, später compacten, feinkörnigen Masse, über deren Ursprung der genannte Forscher keine näheren Angaben macht.

Dass man es hier mit einer dem Rothen Körper verwandten Erscheinung zu thun habe, konnte von vorne herein als ausgeschlossen gelten. Denn das Ei von *Polygordius* besitzt im Verhältnis zu *Nereis* außerordentlich wenig Dotter. Vielmehr lag die Wahrscheinlichkeit sehr nahe, dass hier eine dem »schaumigen Körper« von *Nereis* homologe Bildung vorliegt. Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. WOLTERECK gelangte ich in den Besitz entsprechender Entwickelungsstadien von *Polygordius*.

Aus den Schnitten ergab sich denn sehr bald, dass die eben geäußerte Vermuthung zu Recht bestand. Das dem Untergang verfallene Epithel zeigte in seinem Inneren das Plasma in eine eigenartige, granulirte Substanz umgewandelt, die sich an vielen Stellen eben in das Mesodäum entleerte, während an anderen Stellen unmittelbar die Abstoßung des Epitheles und sein stufenweiser Zerfall zu dem eben erwähnten granulirten Körper zu verfolgen war. Gleichzeitig bemerkte man auf Photographie 12 außer den eben beschriebenen Einzelheiten mitten in dem granulirten Körper einige zu Grunde gehende Darmepithelzellen. Auch bei *Polygordius* beobachten wir einen Ersatz des abgestoßenen Epitheles durch neue, frische Zellen, die, wie bei *Nereis Dumerilii* von verschiedenen Bildungsherden ausgehend, das alte Epithel erneuern.

Auf die Insektenähnlichkeit des Mitteldarmersatzes bei *Nereis Dumerilii* wurde bereits an der betreffenden Stelle hingewiesen (p. 570). Hier wie dort findet der Ersatz des unbrauchbar gewordenen Gewebes aus Regenerationsherden statt, und auch bei den Insekten kommt es zur Entstehung von Gebilden, die dem schaumigen Körper bei *Nereis Dumerilii* vollständig homolog sind. Allerdings ist bei den ersteren die Masse des abgestoßenen Epitheles meist viel größer. So wird bei *Myrmica* nach der Schilderung von GANIN (übersetzt von KARAWAJEW)

die abgestoßene Masse zu einem Körper zusammengeballt, der als wurstförmiges Gebilde auf einem bestimmten Embryonalstadium aus dem Darme ausgestoßen wird.

Enddarm.

Während bei den Crustaceen und den Insekten die Tendenz vorwaltet, die ectodermalen Darmtheile, insbesondere das Proctodäum, auf Kosten des Entoderms zu außerordentlich mächtigen Bildungen auszugestalten, finden wir bei den Polychäten gerade den umgekehrten Vorgang verwirklicht. So ist bei *Capitella* die Anlage des Enddarmes ephemer geworden und auf sehr frühem Larvenstadium nur in Gestalt eines bald verschwindenden Zellcomplexes vorhanden. Erst auf einer späteren Alterstufe bricht die Afteröffnung unmittelbar zum Mitteldarm durch.

EISIG hat die Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinung sehr wohl erkannt und führt sie darauf zurück, »dass sich an Stelle der directen Entwicklung durch eine typische Trochophora Brutpflege oder ein colossaler Dotter ausgebildet hat; denn mit der Rückbildung des Urdarmepitheles und der Verzögerung der Mitteldarmbildung bis zum Ausschlüpfen der Embryonen ist natürlich auch die Ausbildung dieses kraft der Vererbung so früh in Erscheinung tretenden Proctodäums überflüssig geworden.«

Bei *Nereis* ist die larvale Enddarmanlage bereits vollständig verschwunden; denn sonst wäre sie von WILSON bei seiner Untersuchung der Zellfurchung schwerlich übersehen worden. Es erübrigt sich beinahe, hinzuzufügen, dass auf meinen jüngsten Stadien nichts von einer ephemeren Enddarmanlage zu bemerken war. Man müsste denn gerade die letzten Reste davon in jenen in der Analhöhle befindlichen Kernen erblicken. Jedenfalls beginnt sich erst auf recht späten Stadien, wo bereits der Wurm fertig ausgebildet ist, im Analsegmente eine ectodermale Einstülpung bemerkbar zu machen, die, wie im speciellen Theile ausführlich beschrieben wurde, gegen den hinteren Mitteldarmabschnitt durch die zweischichtige Enddarmlamelle abgesetzt ist. Dieser freilich gar unansehnliche imaginale Enddarm ist als Ersatz für das verlorengegangene larvale Proctodäum aufzufassen.

Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, dass (bei *N. cultrifera*) von SALENSKY der hintere Mitteldarmabschnitt als Rectum bezeichnet wird. Seine Anlage leitet er von einem soliden, später sich aushöhlenden Zapfen ab, der mit dem Ectoderm in Zusammenhang stehe und von ihm abstammen soll. Das Lumen dieses Enddarmes wird, wie sich aus seiner

Darstellung ergiebt, rostralwärts durch eine Lamelle (Mitteldarmlamelle bei *Nereis Dumerilii*) gegen den Mitteldarm (vorderen Mitteldarmabschnitt bei *Nereis Dumerilii*) abgetrennt. Aus den Abbildungen von älteren Larven ergiebt sich unzweifelhaft die Thatsache, dass der bereits beträchtlich lange, von SALENSKY als Rectum bezeichnete Darmtheil mit dem hinteren Mitteldarmabschnitt von *Nereis Dumerilii* vollkommen identisch ist, ebenso der solide, später sich aushöhlende Zapfen angeblich ectodermaler Herkunft mit dem »Zellpflocke« (der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes).

Da SALENSKY offenbar die verspätete Entstehung des wirklichen Enddarmes, der durch die eigentliche Enddarmlamelle gegen den hinteren Mitteldarmabschnitt (Rectum im Sinne von SALENSKY) abgetrennt ist, übersehen hat, so ist die Auffassung des hinteren Mitteldarmabschnittes als Rectum sehr wohl zu verstehen.

Ein eigenthümlicher Zufall ist es nun, dass WILSON, der aus begreiflichen Gründen, nämlich in Folge der außerordentlichen Jugend sogar seiner ältesten Entwicklungstadien, sich keine eigene Anschauung über die Enddarmbildung verschaffen konnte, die Angaben SALENSKY's übernimmt.

Hinsichtlich der morphologischen Deutung der verschiedenen Darmabschnitte befindet sich mich in voller Übereinstimmung mit E. MEYER und LILLIE, deren Anschauungen sich freilich nur aus ihren Zeichnungen erschließen lassen; denn leider wurden gerade die für uns hauptsächlichsten Punkte von diesen beiden Verfassern nicht untersucht. Genau wie bei *Nereis Dumerilii* ist bei *Nereis cultrifera* und *Psygmobranchus* nach MEYER (Bd. 7 Taf. 27 Fig. 1, Bd. 8 Taf. 23 Fig. 8) und bei *Arenicola* nach LILLIE (Taf. 24 Fig. 33, 36) die Enddarmmanlage in Gestalt einer unscheinbaren Ectodermeinstülpung auf das Analsegment beschränkt und vom Hinterende des Mitteldarms durch eine zweischichtige Lamelle, eben die Enddarmlamelle, getrennt. Bei der 6-segmentigen *Nereis cultrifera*, offenbar einem planctogenen Thiere, ist die Mitteldarmlamelle bereits restlos geschwunden und der Darmkanal ein völlig gestrecktes Rohr, während sich bei *Psygmobranchus* als Homologe von Mittel- und Vorderdarmlamelle mit auffallender Deutlichkeit zwei ringförmige Darmeinschnürungen feststellen lassen.

Auf eine erhebliche Kleinheit lässt auch der Enddarm bei *Lopadorhynchus* nach den Angaben von KLEINENBERG schließen. Nach den Untersuchungen dieses Autors entsteht er durch direkte ectodermale Einstülpung; leider aber fehlt eine eingehende Beschreibung. Auch aus

den Schnitten, die wohl die Stelle der unmittelbar bevorstehenden Enddarmmeinstülpung zeigen, ist nur so viel zu entnehmen, dass dem Proctodäum im Verhältnis zu dem bereits mächtig entwickelten Anfangsdarme eine recht bescheidene Rolle zufallen wird.

Äußerst interessant sind die Verhältnisse bei *Polygordius*, da hier durch die genauen Untersuchungen WOLTERECK's die entodermale Natur des larvalen Trochophora-Enddarmes (homolog dem hinteren Mitteldarmabschnitt) erwiesen ist. Der bei der Knospung neu hinzukommende, das Soma durchsetzende Darm ist somit rein entodermaler Abkunft. Der Mitteldarmlamelle von *Nereis* ist die Mitteldarmklappe von *Polygordius* homolog; nur bewirkt sie nicht wie jene eine vollständige Trennung des larvalen Mitteldarmes in die beiden Abschnitte. Über die Bildung des eigentlichen Proctodäums liegen keine Angaben vor. Soweit ich selbst an den wenigen älteren Thieren, die ich zur Untersuchung des Darminhaltes geschnitten hatte, ersehen konnte, scheinen bei *Polygordius* ähnliche Verhältnisse wie bei *Capitella* vorzuliegen. Ein Proctodäum kommt wohl überhaupt nicht erst zur Anlage, sondern es wird sofort ein After gebildet. Man geht kaum fehl, wenn man für *Serpula* die gleichen Verhältnisse wie bei *Polygordius* annimmt. Zwar giebt SOULIER an, dass der »Enddarm« der Trochophora (homolog dem hinteren Mitteldarmabschnitte von *Nereis*) durch ectodermale Einstülpung entstehe; da aber der genannte Autor die Zellfurchung nur in sehr großen Zügen verfolgt hat, so ist bei der außerordentlichen Ähnlichkeit der Larven von *Polygordius* und *Serpula* der gleiche Bildungsmodus durchaus wahrscheinlich. Der »Enddarm« der Trochophora von *Serpula* ist demnach ebenfalls entodermaler Natur wie bei *Polygordius*.

Vervollständigen wir unsere Vorstellung von der bescheidenen Rolle des Enddarmes bei den marinen Anneliden durch die Thatsache, dass er auch bei den Oligochäten eine außerordentlich unansehnliche Ausbildung erfährt. So nimmt er nach der Darstellung von VEJDovsky bei einer jungen *Allolobophora* nur die letzten Segmente ein, während er bei älteren Thieren nur bis in das vorletzte Segment hineinreicht.

Bekannt ist ja auch die Thatsache, dass das Proctodäum bei den meisten Mollusken im Gegensatz zu dem mächtigen Anfangsdarme eine recht unbedeutende Rolle spielt. Die Ähnlichkeit zwischen der Enddarmbildung bei *Dreissenia* nach MEISENHEIMER und *Nereis Dumerilii* ist, was Größe und Bedeutung der Zelleinstülpung anlangt, eine überraschend große. Auch für die meisten Gasteropoden mit Ausnahme von *Limax maximus* scheint ein übereinstimmendes Verhalten nachgewiesen zu sein.

Ursachen der modifizirten Entwicklung.

Der 2. Abschnitt des empirischen Theils der Arbeit war der modifizirten Entwicklung von *Nereis Dumerilii* gewidmet, ohne dass zunächst auf ihre Ursachen näher eingegangen worden war. Fassen wir die Ergebnisse dieses Capitels kurz zusammen, so erhält man etwa das folgende Bild: in der Zeit vom 3- bis zum 8-Segmente-Stadium entleeren sich die Entomeren in das Mesodäum und Cölon. Dieser Process schwankt zwischen einem förmlichen Platzen und einem mehr oder minder vollständigen Hineingedrängtwerden der betreffenden Entomeren. Der erstere Vorgang ist in der Regel von einer theilweisen Dotterentleerung in Darm- oder Leibeshöhle begleitet, die letztere, nur für das Mesodäum in Betracht kommende Erscheinung endet zumeist mit dem vollständigen Hineingeraten der betreffenden Entomere in das Darminnere.

Die genannten Thatsachen sind meiner Ansicht nach nur dadurch zu erklären, dass im Inneren der Larve starke, in letzter Linie durch übermäßige Anhäufung von Nahrungsdotter hervorgerufene Druckdifferenzen entstehen. Die Dotterentleerung erfolgt nach dem jeweiligen Druckminimum zu.

Die Störungen müssen eine solche Höhe erreicht haben, dass das Regulationsvermögen des Organismus nicht mehr ausreicht, ihnen wirksam zu begegnen. Das Eintreten der modifizirten Entwicklung ist die nothwendige Folge.

Starke Druckunterschiede scheinen im Innern von reservestoffreichen Larven im Allgemeinen nicht selten zu sein. Ich erinnere nur an das Beispiel zahlreicher Insektenlarven, aus denen beim Öffnen ein großer Theil des Inhaltes förmlich herausquillt. Nach der Darstellung von HOFFMANN »plumpt sich« die Larve von *Lumbricus* mit der eiweißhaltigen Flüssigkeit des Cocons derartig voll, dass beim Anstechen »eine förmliche Fontaine aus dem Embryo herausspritzt«.

Von der Thatsache, dass auch bei *Nereis Dumerilii* normaler Weise schon ein starker Innendruck herrscht, kann man sich mühelos überzeugen, wenn man besonders jüngere, frei im Wasser befindliche Larven verletzt. Sofort wird dann der Dotter mit großer Lebhaftigkeit aus der Wunde austreten.

Ferner war die scheibenförmige Gestalt der jugendlichen Vitellophagen bereits im 1. Abschnitte als eine Folgeerscheinung der festen Aneinanderpressung der Entomeren gedeutet worden (p. 537), des-

gleichen die rinnenförmige Gestalt der Mucosastränge (p. 542). In demselben Sinne ist offenbar auch die Beschränkung der provisorischen Mucosa auf die Grenzfurchen zwischen den Entomeren zu deuten. Allem Anschein nach ist ein Epithelüberzug der äußeren Peripherie aus dem Grunde unmöglich, weil er den ohnedies schon kärglichen und für die Entwicklung der Musculatur gerade noch knapp ausreichenden Raum zwischen Leibeswand und Darm sonst noch mehr verengert hätte.

Wenn unter besonderen Umständen dieser Hinderungsgrund wegfällt, wie z. B. in der etwas geräumigeren Kopfhöhle — ich erinnere nur an einen auf p. 541 und 585 schon erwähnten Fall der »Darmblind-sackbildung« in Folge vollständiger Entleerung der einen dorsalen Entomere —, tritt auch eine Umwachsung der äußeren Entomeren-wandung ein.

Starke Druckdifferenzen innerhalb des Thieres werden weiterhin meiner Ansicht nach noch dadurch hervorgerufen, dass im Embryo eine Reihe von Wachsthumsvorgängen entgegengesetzter Art gleichzeitig stattfindet. Während nämlich auf dem 2-Segmente-Stadium das Mesodäum zwischen den Entomeren in Gestalt eines mehr und mehr an Größe zunehmenden Spaltraumes aufzutreten beginnt, setzen gleichzeitig diejenigen Vorgänge ein, die auf die Herstellung des wurmähnlichen Äußen gerichtet sind: sie lassen sich kurz als starke Längenzunahme auf Kosten des Körper-Querschnittes bei gleichbleibendem oder sich nur wenig vergrößerndem Volumen definiren, wodurch gleichzeitig die Entomeren aus ihrer plumpen, sackartigen Gestalt in eine längliche Form hineingepresst werden.

Die Enge, die schon normaler Weise zwischen den Entomeren und der Körperwand herrscht, findet einen trefflichen Ausdruck in einer von HEMPELMANN beobachteten Thatsache, die an und für sich, ohne die oben genannten Vorstellungen, ihren Ursachen nach unverständlich wäre. HEMPELMANN hat nämlich festgestellt, dass im caudalen, also jüngeren Abschnitte der Larve die intersegmentalen Blutgefäßschlingen früher angelegt werden und zu funktionieren beginnen als in dem älteren rostralen.

Man muss nun bedenken, dass im letzteren die gewaltigen Dotter-entomeren liegen, und dass durch sie das Cölom auf ein Minimum verengert wird. Und ich selbst kann aus meiner eigenen Erfahrung hinzufügen, dass auch für die Hauptblutgefäßstämme (dorsales und ventrales Längsgefäß) etwas Ähnliches, wenn auch in abgeschwächtem Maße, gilt.

Wenngleich sie in ihrer ganzen Ausdehnung bereits Blut führen und vollständig normal funktioniren, wie die Beobachtungen von HEMPELMANN gezeigt haben, so ergiebt sich doch aus den Schnitten die Thatsache, dass beide Hauptgefäßstämme zu der Zeit, wo sie am lebenden Thiere zum ersten Male zu bemerken sind, im rostralen Abschnitte, also im Bereich der Entomeren, in der Ausbildung etwas zurück sind. In den meisten Fällen sind sie vorn collabirt, während ihr caudaler Abschnitt mit großer Deutlichkeit das mit Blut gefüllte Lumen erkennen lässt.

Ähnliche Beziehungen ergeben sich auch für die Längsmusculatur. Während die in den Lateralkammern des Cöloms gelegenen ventralen Längsmuskelbänder auch im Bereich der Entomeren stattlich entwickelt sind, eben deshalb, weil sie durch die Lateralmuskeln und das Bauchmark gegen die einengende Wirkung der Entomeren geschützt sind, ist die dorsale Längsmusculatur erheblich in der Ausbildung zurück. Denn der Raum zwischen der Oberseite der Entomeren und der Körperwandung ist äußerst eng und stört eine ungehinderte Entwicklung der dorsalen Längsmusculatur. Besonders auffällig ist diese Thatsache auf jüngeren Stadien, z. B. 3- und 4-Segmente-Stadien; aber auch an älteren Thieren von etwa 8 Segmenten hat ein vollständiger Ausgleich der Differenzen noch nicht stattgefunden. Interessant ist der Befund, dass in den neu geknospeten, von vorne herein außerhalb des Entomerenbereiches sich befindenden Segmenten ein Unterschied in der Ausbildungshöhe der dorsalen und ventralen Längsmusculatur nicht festzustellen ist.

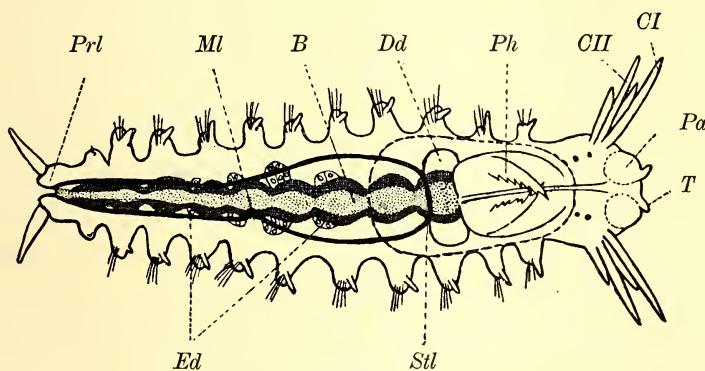
Die entwickelungshemmende Wirkung des Dotters wird sehr gut durch das Verhalten gewisser Drüsen zur Anschauung gebracht, die wegen ihrer engen Lagebeziehungen zum Nervensystem als Epineurialdrüsen bezeichnet seien. Im jugendlichen Zustande nur aus einigen wenigen Drüsenzellen bestehend, stellen sie am ausgewachsenen Thiere einen ganz außerordentlich mächtigen, in der Regel mehrlappigen Complex dar, der, links und rechts dem caudalen Ende der Ganglienanschwellungen des Bauchmarkes angeschmiegt, den Raum zwischen diesem und dem Darme erfüllt. Ihr Secret versorgt die unmittelbar unter dem Bauchmark befindlichen Hautpartien der Ventralseite.

Ein durch seine Lage vor den übrigen ausgezeichnetes epineuriales Drüsenpaar sind die Munddrüsen, die, wie schon bei anderer Gelegenheit hervorgehoben, unmittelbar dem Unterschlundganglion aufsitzen (Textfig. 7 p. 554).

Diese Munddrüsen sind die ersten Epineurialdrüsen, welche angelegt werden, und sind bereits auf dem 1 + 3-Segmente-Stadium als verhältnis-

mäßig stattliche Gebilde nachzuweisen. Erst gegen das Ende des 9-Segmente-Stadiums zu treten auch die übrigen Epineuraldrüsen auf, merkwürdiger aber nur vom 5. Parapodium ab.

Die letzte Epineuraldrüse befindet sich auf dieser Alterstufe im 7. Parapodium. Vergeblich wird man im 2., 3. und 4. Segment nach ihnen suchen (Textfig. 18). Erst im 5. Segment macht sich die äußerst dürftige Anlage eines solchen Drüsenpaares bemerkbar, das, wie Schnitte durch 11-ruderige Thiere ergeben, nahezu auf seiner niederen Entwicklungstufe zurückgeblieben ist im Gegensatze zu den mächtig herangewachsenen Epineuraldrüsen des 6. Segmentes und der folgenden.



Textfig. 18.

Schema zur Erklärung des Verhaltens der Epineuraldrüsen (Ed). Die gebrochene Linie zeigt die ungefähre Lage des Dotters auf dem 1 + 5-Segmente-Stadium.

Erklärung der Lettern s. p. 642 ff.

Wie ist nun diese ungleiche Ausstattung der Segmente mit den genannten Drüsen zu erklären?

Einzig und allein ist hier wieder der Dotter verantwortlich zu machen, der durch seinen Druck auf die Ganglienketten Anlage und Ausbildung der Drüsen in gewissen Segmenten verhindert. In überraschender Übereinstimmung mit den obigen Befunden steht nun die Thatsache, dass der Dotter gerade in den Segmenten 2, 3 und 4 am mächtigsten angehäuft ist und hier auch am spätesten verschwindet (Fig. 1).

Im Gegensatz dazu ist bereits das 5. Segment weit schwächer mit Dotter belastet, wie schon ein Blick auf Photographie 1 lehrt; auch schreitet die Resorption des Dotters vom caudalen Ende der Entomeren rostralwärts vor, so dass Segment 5 auch in dieser Beziehung eine günstigere Stellung einnimmt. Es erhebt sich nun die Frage nach den Ursachen, die die Anlage gerade des ersten epineuralen Drüsenpaares,

der sogenannten Munddrüsen, begünstigten. Die Lösung dieses Problemes ist in dem Umstande zu suchen, dass das Unterschlundganglion vor der einengenden, entwickelungshemmenden Nachbarschaft der Entomeren durch den Pharynx bewahrt wird, der sich mit seinem abgerundeten, caudalen Ende schützend, förmlich dachartig (Textfig. 7 p. 554) über den Übergangstheil und das Subösophagealganglion legt und dieses gegen den Druck des darüber befindlichen Dotters schützt¹⁾.

Auf ähnliche Ursachen ist das Fehlen einer Muscularis im Bereiche der Entomeren zurückzuführen. Wenn deren äußere Peripherie von Splanchnopleurazellen umwachsen ist, so ist deren Anzahl doch eine recht geringe im Vergleich zu dem mächtigen mesodermalen Belage der dotterfreien Darmtheile, insbesondere des hinteren Mitteldarmabschnittes. Hier hat auch deren Differenzirung zu einer kräftigen Muscularis ganz allgemein stattgefunden, während eine solche im Bereiche des vorderen Mitteldarmabschnittes nur an den Stellen zu beobachten ist, wo die Herstellung des provisorischen Darmepitheles bereits erfolgte (p. 572, 573).

1) Der Vollständigkeit halber sei angeführt, dass auf späteren Stadien eine theilweise Rückbildung gewisser Epineuraldrüsen bis zum völligen Schwunde eintritt. Interessant ist es, dass die Munddrüsen, auf dem 1 + 3-Segmente-Stadium relativ recht beträchtliche Gebilde, von diesem Geschicke zuerst betroffen werden. Bereits bei 11-ruderigen Thieren sind sie äußerst unansehnlich geworden, und bei ausgewachsenen Nereiden von etlichen 30 und mehr Segmenten wird man auf den Schnitten durch die betreffenden Regionen vergeblich nach ihnen suchen.

Parallel diesen Vorgängen vollzieht sich der völlige Schwund der Epineuraldrüsen im 5. Segmente und eine weitgehende Rückbildung im 6. Die gemeinschaftliche Ursache dieser Erscheinung ist nunmehr in der zunehmenden Mächtigkeit des Vorderdarmes und seiner Anhänge zu suchen (p. 554). Characteristisch ist, dass die Munddrüsen kraft der Vererbung auf einer Alterstufe zur Anlage kamen, wo noch der Schlundkopf durch seine optimalen Größenabmessungen die Drüsen gegen die drückende Wirkung der Entomeren schützte. Allein in Folge seines raschen Wachsthumes übernimmt er nur zu bald selbst die nachtheilige Thätigkeit des Dotters und veranlasst die Verkümmерung der Munddrüsen. Dasselbe Geschick musste die Epineuraldrüsen des 5. und 6. Segmentes treffen, weil sich bis dorthin die Darmvertikel erstrecken und die Wirkungen der Schlundkopfbewegungen fühlbar machen. Überhaupt macht sich ganz im Allgemeinen die Neigung bemerkbar, die vordersten Segmente mit in die Kopfregion einzubeziehen. Für das Segment »1 +«, dessen Parapodien die Borsten verlieren und zu den 2. Zirren umgewandelt werden, ist dies bereits von HEMPELMANN nachgewiesen worden. Weitere Beweise sind in dem Schwunde der Nephridien der betreffenden Segmente zu erblicken und fernerhin in der Thatsache, dass die Ruder der vordersten Segmente sammt den Spinndrüsen in ihrem Wachsthum hinter den anderen zurückbleiben und, im Gegensatz zu den entsprechenden larvalen Parapodien, außerordentlich kräftige Organe darstellen, die am ausgewachsenen Thiere nur noch ziemlich unscheinbare Stummel vorstellen.

Ganz im Allgemeinen bringt der gesammte, im Bereiche der Entomeren befindliche Körperabschnitt etwa vom 1. bis zum 6. Ruder die entwickelungshemmende Wirkung des Dotters unmittelbar zum Ausdruck und zeigt in Folge der mangelhaften Ausbildung zahlreicher, in ihm gelegener Organe trotz seines höheren Alters einen mehr embryonalen Charakter als die jüngeren, neu hinzugeknospeten Theile des jugendlichen Wurmes. —

Jedenfalls aber sehen wir: schon normaler Weise befindet sich das Organsystem der Larve in einem Zustande innerer Spannung. Es wird verhältnismäßig nur geringer Steigerungen bis zur Erreichung einer Art labilen Gleichgewichtes bedürfen, um durch Vorgänge ganz besonderer Art den Ausgleich der bestehenden Differenzen und damit die Herstellung eines neuen Gleichgewichtszustandes herbeizuführen.

Es genügt schon, dass der Dottergehalt des Eies sich ein klein wenig über das normale Maß erhöht habe. Dann wird der schwerfällige Apparat der Dotterverarbeitung nicht mit der nöthigen Schnelligkeit des aufgespeicherten Nährmaterials Herr werden können, wie es die Volumenzunahme der übrigen Organe, wie es z. B. die wachsenden Parapodien, die mächtig sich vergrößernden larvalen Spinndrüsen, Geschlechtsorgane und Schlundkopf, an welchem außerdem noch nach der Beobachtung HEMPELMANN's eine lebhafte Peristaltik zu bemerken ist, erforderlich machen.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass unter gewissen Bedingungen der gleiche Effekt auch bei normalem Dottergehalt einzutreten vermag. Bekanntlich wird durch äußere Faktoren, z. B. die Temperatur, das Entwicklungstempo in ganz verschiedener Weise beeinflusst: Kälte wirkt verlangsamend, Wärme außerordentlich beschleunigend ein.

So dauert nach den Angaben von HEMPELMANN die Entwicklung von der Befruchtung der Eier bis zum Ausschlüpfen der Larven im Winter 8–10 Tage, im Juli dagegen nur 4–5; also ein Unterschied im Maximum von nahezu 1 Woche!

Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass bei einer außerordentlich raschen Entwicklung die Differenzen, die zwischen Ausbildungshöhe des vorderen Mitteldarmabschnittes und der übrigen Organe bestehen, sich entsprechend dem rascheren Entwicklungstempo noch vergrößern werden.

Ich betrachte es durchaus nicht als einen Zufall, dass ich trotz langen Suchens in dem kälteren Monat März kein einziges Thier mit einem Rothen Körper fand, während die beiden Gelege von 6- bis 7-segmentigen Thieren, die ich in der ersten Hälfte des Aprils erhielt, eine der-

artige Menge von Rothen Körpern aufwiesen, dass man fast von einem epidemischen Auftreten des Rothen Körpers sprechen könnte. Diese Auffassung stimmt vorzüglich mit den Angaben von HEMPELMANN überein. Bei seiner Darstellung hält sich der genannte Forscher vornehmlich an zwei Culturen aus den ersten Tagen des Juli. Bei ihnen »pflegte auf diesem Stadium (1+4) ein blassgefärbter Körper aufzutreten«, während am Ende des 6-ruderigen Stadiums »im Mitteldarmlumen constant ein bei auffallendem Lichte purpurroth leuchtender, länglicher Körper auftrat«.

Die natürliche Folge der in den beiden letzten Abschnitten behandelten, in — selbstverständlich nur zuweilen — besonders starkem Maßstabe auftretenden Druckdifferenzen wäre in einer Einengung des Mesodäums durch die feste Aneinanderpressung der Entomeren gegeben. Dass dies auch thatsächlich der Fall ist, wurde p. 576 beschrieben. Denn es ist klar, dass durch die angenommenen Druckdifferenzen in erster Linie das umfangreichste, dem Raumbedürfnis nach anspruchsvollste Organ des Wurmkörpers betroffen werden muss. Auch weiterhin wird die Vermuthung von der thatsächlichen Wirksamkeit solcher Kräfte dem Beobachter durch das Vorkommen von Verschmelzungen zweier oder mehrerer Entomeren und der daraus folgenden Nebenerscheinungen (Nebendarmbildung) förmlich aufgezwungen. Sie wird zur vollen Gewissheit durch die Feststellung einer dritten Beeinflussung der Entomeren, die sich in der als »modificirte Entwicklung« beschriebenen Dotterentleerung äußerte. Und zwar beweist ihr überaus häufiges Vorkommen, dass diese dritte Möglichkeit für den Ausgleich der Druckdifferenzen bedeutend günstigere Bedingungen bieten muss als die beiden erstgenannten, zum Theil recht selten auftretenden Varianten, in Sonderheit die Nebendarmbildung.

A priori wird man schon vermuten dürfen, dass ein neuer Gleichgewichtszustand dadurch herbeigeführt wird, dass sich der Dotter je nach den obwaltenden Umständen in das Mesodäum oder das Cölon oder gleichzeitig in die beiden Hohlräume entleert. Wie nun der anatomische Theil der Arbeit gezeigt hat, sind alle drei Möglichkeiten in allen nur denkbaren Varianten verwirklicht.

Haben die genannten Entwicklungsdifferenzen eine gewisse Höhe erreicht, so werden sie sich entweder spontan auszugleichen beginnen, oder sie bedürfen hierzu erst eines geringen äußeren Anstoßes. Es erscheint mir da von Wichtigkeit, dass das Auftreten der modificirten Entwicklung bislang nur an solchen Thieren beobachtet werden konnte, die bereits eine immerhin beträchtliche Bewegungsfähigkeit erlangt

haben, nämlich vom 3-Segmente-Stadium ab. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass in Folge von geringen Verbiegungen des vorderen Körperabschnittes bei den häufig ausgeführten Drehungen und Wendungen immerhin bedeutende locale Druckschwankungen im Körperinneren auftreten. Diese Druckerhöhungen oder -erniedrigungen werden sich in Folge der großen Viscosität des Dotters nicht rasch genug gleichmäßig auf das ganze Thier vertheilen können, und Verletzungen der Entomeren an zum Platzen besonders geeigneten Stellen werden in manchen Fällen die Folge sein.

Dieser Gedanke gewinnt viel an Wahrscheinlichkeit im Hinblick auf Frontalschnitte von Thieren, die mitten in ihrer Bewegung getötet worden sind. Durch den Stoß der Acicula sind (Fig. 19) die Entomeren an verschiedenen Stellen förmlich eingebult, was sich auch im Leben häufig beobachten lässt; und wenn sie auch in den allermeisten Fällen in Folge der Elasticität ihrer Wandungen erfolgreich die plötzlichen Druckschwankungen auszugleichen vermögen, so ist es doch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass tatsächlich einmal die Entomerenwandungen durch eine besonders ungünstige Combination von Umständen zum Platzen gebracht werden.

Bildung des Rothen Körpers.

Wie die Thatsachen beweisen, tritt am häufigsten die theilweise Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das vordere Mesodäum ein. Die Zahl der hierher gehörigen Fälle ist außerordentlich groß im Vergleich zu den anderen Möglichkeiten. So zählte ich allein 35 Beispiele der ersteren Art, während nur in 10 Fällen die vollständige Entleerung einer Entomere festgestellt werden konnte.

Als Grund glaube ich anführen zu können, dass die Störung des normalen Entwicklungsgeschehens durch den Nahrungsdotter in den meisten Fällen eine noch nicht sehr bedeutende Höhe erreicht hat. Auf die entsprechende Weise ist die Entleerung größerer Dottermengen in das Mesodäum zu erklären. Auch die Entleerung sämmtlicher 4 Entomeren in den Mitteldarm, wie wir es in einem Falle kennen gelernt hatten, bereitet dem Verständnis nunmehr keine Schwierigkeiten. Offenbar waren die Entomeren so fest aneinander gepresst, dass ihre Innenwände mit einander verschmelzen mussten und zu schwinden begannen. Es blieb, wie an anderer Stelle bereits auseinandergesetzt, nur mehr die äußere Peripherie übrig, welche gleichzeitig den eindringenden Mucosazellen als Unterlage diente und gleichsam die Gussform für das sich bildende Epithel abgab.

Der Zeitpunkt der Bildung des Rothen Körpers.

Die Bildung des Rothen Körpers wurde vom 3-Segmente-Stadium ab auf allen möglichen Altersstufen bis zum 8-Segmente-Stadium beobachtet. Die meisten fertig gebildeten und durch ihre Farbe auffallenden Rothen Körper wurden in übereinstimmender Weise von HEMPELMANN und mir bei 6- bis 7-segmentigen Thieren festgestellt. Da nun, wie bereits erörtert, eine gewisse Zeit verstreichen muss, ehe der Dotter unter dem Einflusse der Darmfermente die characteristische Rothfärbung annimmt, so muss man die Bildung der letztgenannten Rothen Körper um ein beträchtliches Stück zurückdatiren. Es ist sicher kein Zufall, dass die meisten in Bildung begriffenen Rothen Körper von mir auf dem 3- und 4-Segmente-Stadium beobachtet wurden, einer Alterstufe, welche durch die auf p. 544 eingehend erörterten Gründe, nämlich Ausbildung der Wurmgestalt, Verschiebung der Entomeren, beginnende Beweglichkeit des Körpers und Peristaltik des Schlundkopfes, geradezu als Bildungs-alter des Rothen Körpers prädestinirt ist.

Eine weitere Stütze der Verlegung der Rothen-Körper-Bildung auf die genannten Entwicklungsstufen bildet eine Beobachtung HEMPELMANN's, auf die bei der Besprechung der Entstehung des Gelben Körpers auf p. 625 näher eingegangen werden wird. Sie besteht kurz darin, dass der Autor auf dem 1 + 4-Segmente-Stadium das Auftreten eines Gelben Körpers ohne augenscheinliche Bildung eines Rothen Körpers beobachtet hat.

Während der im vorderen Mitteldarmabschnitt befindliche Dotter dem genannten Forscher höchstwahrscheinlich entgangen war, weil wegen des noch nicht eingetretenen Farbenumschlages seine Unterscheidung von dem in den Entomeren enthaltenen Dotter im Leben kaum möglich ist, musste natürlich der im hinteren Mitteldarmabschnitt an solch ungewöhnlicher Stelle befindliche Dotter sofort als »Gelber« Körper bemerkt werden.

Bevorzugung bestimmter Entomeren.

Die Frage liegt nun nahe, ob bestimmte Entomeren etwa in Folge gewisser correlativer Beziehungen besonders zur Bildung des Rothen Körpers begünstigt sind. Diese Frage ist zu bejahen, wenigstens was jüngere Stadien anlangt. Wie erinnerlich, berühren sich die Entomeren B_4 und D_4 mit breiter Fläche und bilden dadurch die bekannte Brechungslinie. Wenn nun zwischen den Entomeren der Spaltraum des Mesodäums aufzutreten beginnt, so ragen die genannten Entomeren

unter Abrundung der vormals plattgedrückten Fläche weit in die Höhlung hinein, eine Thatsache, von der man sich leicht auf jedem Querschnitt durch die in Betracht kommenden jüngeren Stadien, etwa 3- und 4-ruderige Thiere, überzeugen kann.

In guter Übereinstimmung mit der eben geäußerten Ansicht stehen die Befunde auf dem 3- und 4-Segmente-Stadium, wo thatsächlich in einer Reihe von Fällen der Übertritt von Dotter aus den Entomeren B_4 und D_4 entweder einzeln oder zusammen beobachtet werden konnte. Auf älteren Stadien ist es schwer, genau die Identität der Entomeren zu ermitteln. Auch waltet hier eine so große Mannigfaltigkeit vor, dass man kaum die für die jugendlichen Zustände abgeleiteten Erfahrungssätze auch auf die höheren Alterstufen übertragen darf. Zudem sind die correlativen Beziehungen der Entomeren untereinander annähernd die gleichen geworden, da sie sich in regelmäßiger Ringe angeordnet haben und eine ebenso regelmäßige und geräumige Mitteldarmhöhle zwischen sich fassen. Wenn nun die eine oder die andere Entomere theilweise oder vollständig in das Innere des Mesodäums hineingedrängt wird, so wird dies von den verschiedensten Ursachen abhängig sein, die nicht mehr mit Sicherheit erkennbar und unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zu ordnen sind.

Immerhin ist es auffallend, dass in sehr vielen Fällen eine der beiden ventralen Entomeren in das Mitteldarmlumen hineingepresst wird. Die Vorgänge, die sich hierbei abspielen, sind so gewaltsamer Art, dass sie kaum anders als mittels eines durch Raumknappheit hervorgerufenen Druckes erklärt werden können. Als classisches Beispiel sei der auf p. 582 eingehend beschriebene Fall zum Beweise herangezogen (Textfig. 15, p. 583).

Gelber Körper.

Der Beweis für die Entstehungsweise des Gelben Körpers nur in Abhängigkeit vom Rothen Körper wurde bereits p. 595 erbracht.

Es bleibt nur noch übrig, auf eine scheinbare Differenz zwischen den Beobachtungen HEMPELMANN's und meinen Befunden einzugehen. Der genannte Forscher berichtet nämlich von dem Auftreten eines Gelben Körpers auf dem 1 + 4-Segmente-Stadium, ohne aber irgend etwas von einem Rothen Körper zu erwähnen. Da nun andererseits nachgewiesen wurde, dass in sämtlichen von mir beobachteten Fällen der Gelben-Körper-Bildung ausnahmslos gleichzeitig ein Rother Körper vorhanden war, beide Erscheinungen somit in einem Abhängigkeitsverhältnis zu einander stehen, so liegt die Vermuthung nahe, dass der zugehörige

Rothe Körper von HEMPELMANN übersehen worden ist. Es ist dies um so leichter möglich, als, wie schon hervorgehoben, der in das Mesodäum entleerte Dotter erst nach einer gewissen Zeit, nämlich auf dem 6- oder 7-Segmente-Stadium, seine rothe Farbe erhält.

Auch diese Beobachtungen HEMPELMANN's sind also nur geeignet, die von mir bereits ausgesprochene Auffassung zu bestätigen, dass die Rothe-Körper-Bildung sich in den meisten Fällen auf dem 1+4-Segmente-Stadium oder kurz vorher vollzieht.

Entleerung des Dotters in das Cölom.

Weit seltener als ein Austritt des Dotters in das Mesodäum findet eine Entleerung der Entomeren in die Leibeshöhle statt. Eigenartig ist hierbei die Thatsache, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Entleerung des Dotters in das Cölom mit der Bildung eines Rothen Körpers vergesellschaftet ist. Es macht den Eindruck, als ob die Vorgänge, die die Entstehung eines Rothen Körpers veranlassen, oft so gewaltsamer Natur seien, dass gleichzeitig mehr oder minder große Dottermassen in das Cölom gelangen.

Überblickt man das hierzu zur Verfügung stehende Material, so macht man die interessante Beobachtung, dass die Größe des Rothen Körpers und die Menge des in das Cölom entleerten Dotters annähernd in umgekehrtem Verhältnisse zu einander stehen. Ist ein sehr großer Röther Körper vorhanden, so findet sich kein Dotter in der Leibeshöhle; man wird so z. B. bei einem Thiere, wo sämmtliche 4 Entomeren in die Bildung des Rothen Körpers aufgegangen sind, vergeblich nach irgend welchen Spuren von Dotter im Cölom suchen. Als den anderen Grenzfall brauche ich nur Thiere anzuführen, wo sich sämmtliche 4 Entomeren durch Schwund ihrer äußen peripheren Wandungen in das Cölom entleert haben. In diesem Falle findet sich keine Spur eines Rothen Körpers.

Zeitpunkt der Entleerung.

Über den Zeitpunkt der Entleerung lassen sich keine bestimmten Aussagen machen. Als frühestes Stadium ist vielleicht der Anfang des 3-Segmente-Stadiums oder eine noch frühere Alterstufe zu veranschlagen. Die jüngsten mir zur Beobachtung gelangten Thiere zeigten 1+3 borstentragende Segmente und bei ihrer Untersuchung auf den Schnitten einen in den meisten Fällen nahezu vollständig umgewandelten cölomatischen Dotter. Auch auf dem 7-Segmente-Stadium wurde die Entleerung von Dotter in das Cölom beobachtet. Die geringfügige Veränderung, die

Postembryonale Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii*. 627

hierbei der Dotter erlitten hatte, deutet darauf hin, dass der Vorgang nur verhältnismäßig kurze Zeit vor der Tötung des Thieres stattgefunden hatte.

Auch hier liegt natürlich die Frage nahe, ob aus bestimmten Gründen besondere Entomeren besonders leicht ihren Dotter in das Cölon entleeren. Nur auf älteren Stadien lässt sich diese Frage mit einiger Sicherheit beantworten. Besonders bei 7-Segment-Stadien wurde ein häufiges Platzen der beiden dorsalen Entomeren an ihrem rostralen Ende beobachtet. Bei einer Reihe von anderen Thieren fanden sich an dieser Stelle wenigstens mehr oder minder spärliche Reste stark umgewandelten Dotters. Auf älteren Stadien kommt also dieser Modus verhältnismäßig häufig vor.

Wenn überhaupt für diese eigenartige Thatsache eine bestimmte Erklärung möglich ist, so sehe ich sie in der besonderen Form der dorsalen Entomeren gegeben. Gerade auf älteren Stadien zeichnen sie sich durch eine keulenförmige Gestalt aus. Rostralwärts schwellen sie unförmig an und erfüllen mit Ausnahme der Kopfhöhle den gesammten vorderen Theil des Cöloms, während sie sich caudalwärts rasch verjüngen. Bedenkt man ferner, dass die Wandungen des caudalen Endes allseitig durch die Mucosa überwachsen und auf diese Weise verstärkt sind, dass weiterhin der Dotter nur in dünner Schicht vorhanden und reichlich mit plasmatischer Substanz untermischt ist, so liegt es nahe, dass bei plötzlichen Druckschwankungen zuerst die dünnen plasmatischen Wandungen des rostralen Endes reißen und den Dotter in die Kopfhöhle werden einströmen lassen. Gerade am rostralen Ende des Thieres sind derartige plötzliche Druckschwankungen sehr leicht möglich, denn der Schlundkopf hat eine gewaltige Ausbildung erfahren und wird auf diesem Stadium bereits ausgestoßen. Dazu kommt noch, dass die Darmdivertikel zu funktioniren und sich nach den Angaben von HEMPELMANN periodisch aufzublähen beginnen.

Verlauf der modifizirten Entwicklung.

Das Endresultat der verschiedenen Typen der modifizirten Entwicklung läuft im Prinzip überall auf das Gleiche hinaus: auf die völlige Aufarbeitung und Nutzbarmachung des Dotters. Aber je nach dem Orte, wo der Dotter sich befindet, und den dort wirksamen Fermenten sind die dabei auftretenden optischen Erscheinungen verschieden: Roth im vorderen, leuchtend gelb im hinteren Mitteldarmabschnitt und schmutziggelb im Cölon.

Verhältnis der normalen und modificirten Entwicklung zu einander.

Nach den Ergebnissen des vorigen Capitels kann das Verhältnis der modificirten Entwicklung zur normalen kurz folgendermaßen characterisiert werden:

Die modificirte Entwicklung ist aufzufassen als Folgeerscheinung des beginnenden Unvermögens des Organismus, mit den Mitteln der Normalentwickelung den gleichzeitig mit der sedentären Lebensweise und beginnenden Brutpflege¹⁾ im Laufe der Phylogenie gesteigerten Dottervorrath genügend rasch bewältigen zu können.

Da liegt denn zunächst die Frage nahe, ob wir es hier mit pathologischen Erscheinungen zu thun haben, mit Erscheinungen, die der Ausdruck für eine Schädigung der Entwicklungsfähigkeit des Thieres und seiner Dauerfähigkeit sind.

Vergegenwärtigt man sich das Aussehen (Fig. 5) jener Individuen, wo alle 4 Entomeren sich in das Cölon entleert hatten, so kann man sich nur schwer des Eindruckes erwehren, dass hier Erscheinungen der eben näher definirten Art vorliegen. Mit Ausnahme dieses speciellen Falles machen aber die meisten anderen Thiere durchaus keinen pathologischen Eindruck; ganz im Gegentheil! Man kann vielfach den schnelleren und günstigeren Ablauf der Entwicklung feststellen!

Den schwerfälligen Apparat der Normalentwickelung brauche ich kaum noch einmal näher zu characterisiren. Es genüge die Feststellung der Thatsache, dass selbst auf dem 11-Segmente-Stadium noch unverarbeitete Dotterreste verhanden sind, dass somit die rasche Herstellung des Darmepitheles auf erhebliche Schwierigkeiten stößt.

Dem gegenüber kann man gerade feststellen, dass sich der günstige Einfluss der modificirten Entwicklung zunächst in einer besonders raschen Herstellung des Darmepitheles geltend macht.

Aus der großen Fülle von Beispielen, die mir zur Stütze dieser Behauptung zur Verfügung stehen, seien nur einige wenige Fälle aufgeführt, die besonders schlagend die gegebenen Verhältnisse beleuchten. Schon durch einen Vergleich der Totalpräparate auf Fig. 1—4, welche Thiere von 6 und 10 Parapodien darstellen, kann man einen gewaltigen

1) Die »Brutpflege« besteht darin, dass das Mutterthier den in der Wohnröhre abgelegten Eiern durch schlängelnde Bewegungen seines Körpers ständig frisches Atemwasser zuführt.

Unterschied feststellen. Bei dem Thiere von 6 Segmenten auf Fig. 2 ist die ganze Darmwandung fast vollständig hergestellt. Der Grund liegt auf der Hand: man bemerkt im Inneren des Mesodäums einen umfangreichen Rothen Körper und gleichzeitig an verschiedenen Stellen den Austritt des Dotters in das Cölon. Die Schnitte, die durch dieses Thier angefertigt wurden, bestätigen die durch Betrachtung des Totalpräparates gewonnenen Resultate.

Nicht ganz so auffällig wie auf der eben genannten Abbildung 2 treten auf Fig. 4, die einen Wurm mit typischem Rothen Körper zeigt, die Folgen der modifizirten Entwicklung hervor.

Ein geradezu classisches Beispiel ist jenes Individuum, wo sich alle 4 Entomeren restlos an der Bildung des Rothen Körpers betheiligt haben. Obwohl das Alter dieses Thieres noch ein außerordentlich jugendliches ist, es zählt nämlich nur 3 definitive borstentragende Segmente, so ist bereits das gesammte Epithel des vorderen Mitteldarmabschnittes in vollkommenem Umfange lückenlos hergestellt (Textfig. 16, p. 585).

In der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle modifizirter Entwicklung kann man die Beobachtung machen, dass das dorsale Darmepithel (im Gegensatz zur Normalentwicklung! vergl. p. 550, 571), dem ventralen in der Entwicklung voraus ist. Es sei mir deshalb der Schluss gestattet, dass in sehr vielen Fällen eine oder beide dorsale Entomeren Theile ihres Inhaltes in die Hohlräume des Körpers entleeren.

Man kann also als Resultat der gemachten Beobachtungen den Satz aufstellen:

Je stärker sich die Entomeren an der modifizirten Entwicklung betheiligen, desto rascher wird das Darmepithel gebildet; desto rascher im Verhältnis besonders das dorsale Darmepithel, dessen Herstellung in der Normalentwicklung durch die späte Resorption der beiden dorsalen Entomeren gegenüber dem ventralen Epithele recht beträchtlich verzögert wird.

Es fragt sich nun allerdings, ob man die Vortheile der modifizirten Entwicklung allein von dem Gesichtspunkte der mehr oder minder raschen Herstellung des Darmepitheles bewerthen darf. Oder sollten noch andere Gesichtspunkte in den Kreis unserer Betrachtung einzubeziehen sein?

Den Vorzug verdient ohne Zweifel diejenige Combination, die außer einer raschen Herstellung des Darmepitheles gleichzeitig auch die Möglichkeit einer möglichst schnellen Dotterresorption gewährt.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, scheidet sofort die Entleerung aller 4 Entomeren in das Mesodäum aus. Wohl zeigt hier das Darmepithel eine Vollkommenheit der Ausbildung, wie ich sie bei keinem anderen Thiere auf so jungem Stadium jemals habe beobachten können. Beachten wir aber die ungeheure Größe des im Darm liegenden Rothen Körpers, so ergiebt (Textfig. 16 p. 585) sich ohne Weiteres die Thatsache, dass der große Vortheil auf der einen Seite durch einen mindestens ebenso großen Nachtheil auf der anderen Seite wieder zu nichts gemacht wird; denn aller Wahrscheinlichkeit nach dürfte die Nutzbarmachung und Aufarbeitung dieser mächtigen Dottermasse, die nach den bisherigen Erfahrungen in kurzer Zeit zu einem compacten Klumpen zusammengeballt wird, einem auf derartige Modalitäten noch nicht eingerichteten Organismus weit größere Schwierigkeiten bereiten als die Resorption des Dotters in den Entomeren mit den herkömmlichen Mitteln. Was wird die Folge sein?

Hier liegen nun Beobachtungen von HEMPELMANN vor, die sich vielleicht auf Rothe Körper von ähnlicher Größe beziehen: wenn die Mitteldarmlamelle von selbst zu zerreißen beginnt, wird der Rothe Körper aus dem Darme ausgestoßen, auch wenn er noch nicht völlig resorbirt ist (p. 577). Vielfach wird aber auch auf jüngeren Stadien die zarte, noch unverletzte Mitteldarmlamelle dem fortgesetzten Anprall eines großen Rothen Körpers nachgeben müssen, und auch die kleine Enddarmlamelle wird keinen nennenswerthen Widerstand leisten. In beiden Fällen aber geht dem Organismus eine große Menge werthvoller, in Form von Dotter aufgespeicherter Energie unbenutzt verloren.

Es ist klar, dass es unter der Fülle der möglichen Combinationen, die wir ja zum allergrößten Theil auch vom Organismus »ausprobirt« fanden, eine optimale giebt, wo sich sowohl möglichst schnelle Mucosabildung als auch möglichst schnelle Dotterresorption vereint findet. Die Optimale allein wird sich im Laufe der Phylogenie den anderen Modalitäten gegenüber behaupten können und sie mehr und mehr zu ihren eigenen Gunsten verdrängen.

An der Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii* erleben wir das interessante Schauspiel eines vor unseren Augen sich abspielenden Kampfes verschiedener Entwickelungsarten unter einander.

Nur von diesem Gesichtspunkte aus ist das bunte Nebeneinander einer Reihe von Entwickelungsmöglichkeiten zu verstehen; das, was wir ursprünglich als Störung der Normalentwickelung empfanden, ist in Wirklichkeit der Anfang zu einer ganz neuen Entwickelungsart.

Nun bin ich in der That in der Lage, eine Reihe von Gründen dafür anzuführen, dass sich aus der Fülle der Möglichkeiten bereits in der Gegenwart eine optimale modificirte Entwicklung — vermutlich auf dem Wege der Selection — heraus zu krystallisiren beginnt.

Künftige Normalentwickelung.

Aus der relativen Regelmäßigkeit und Häufigkeit des Auftretens bestimmter Modalitäten der modificirten Entwicklung kann man den Schluss ziehen, dass bereits eine der Entwicklungsarten sich einen dauernden Platz im Laufe der Phylogenie zu behaupten beginnt. Wie aus einer kritischen Betrachtung der einzelnen Fälle und ihrer Häufigkeit klar hervorgeht, findet sich eine theilweise Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum in der erdrückenden Mehrzahl. Auch der Zeitpunkt dieses Vorganges dürfte bereits eine verhältnismäßige Verfestigung im Verlaufe des Entwicklungsgeschehens gewonnen haben. Er beschränkt sich auf das 3- oder 4-Segmente-Stadium, wie dies im Genauerem schon auf p. 624 nachgewiesen worden war.

Auch noch eine Reihe von theoretischen Gründen macht es wahrscheinlich, dass wir es hier mit der Normalentwickelung der Zukunft zu thun haben. Es wird sich nämlich herausstellen, dass gerade diese Entwicklungsart der theilweisen Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum gegenüber den anderen Möglichkeiten die größten Vortheile aufzuweisen hat.

Zunächst ist die Complication hierbei außerordentlich gering. Wenn sich nur unbedeutende Theile einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum entleeren, so werden an das Regulationsvermögen des Organismus die denkbar geringsten Ansprüche gestellt. Man vergegenwärtige sich im Gegensatz hierzu die außerordentlichen Schwierigkeiten, welche z. B. bei der Entleerung des Dotters in das Cölon dem genannten Vermögen des Organismus bereitet werden.

Ohne Zweifel findet bei der optimalen modificirten Entwicklung die denkbar rascheste Nutzbarmachung der im Dotter aufgespeicherten Energie und damit zugleich eine möglichst schnelle Bildung des Darmepitheles statt: durch die Bildung des Rothen Körpers wird, ganz allgemein ausgedrückt, die Angriffsfläche des Dotters vergrößert.

Ein ganz besonderer Vortheil dieser Entwicklungsart liegt ferner darin, dass offenbar zwischen Masse des Rothen Körpers und des in den Entomeren zurückgebliebenen Dotters das günstigste Verhältnis getroffen

ist: die Mittel der Normalentwickelung können in der gewohnten Weise an einer nunmehr verkleinerten Entomeren-Dottermasse arbeiten, während die im Darm befindliche Menge gerade gering genug ist, um den von dem Regulationsvermögen des Thieres geschaffenen neuen Mitteln keine erheblichen Schwierigkeiten zu bereiten.

Hierbei ist überdies noch die muthmaßliche Wirkung der in den Rothen Körper einwandernden Mucosazellen, bezw. der in ihm bereits befindlichen Vitellophagen zu berücksichtigen.

Es wird jedenfalls die Garantie geboten, dass der Rothe Körper bereits resorbirt ist, wenn die Mitteldarmlamelle zu schwinden beginnt, und somit ein Ausstoßen von noch nicht vollständig abgebautem Dottermaterial, d. h. ein Verlust an Energie, verhindert wird. Das Letztere ist bei großen Rothen Körpern, die stets durch eine andere als die optimale Configuration der Entstehungsmöglichkeiten gebildet worden sind, möglich und kann auch wirklich eintreten.

Wie schon an anderer Stelle hervorgehoben, finden sich nicht allzu selten bei der eben erwähnten Art der Rothen-Körper-Bildung auch mehr oder minder deutliche Spuren von Nahrungsdotter im Cölon. Es ist also als sicher anzusehen, dass zuweilen neben der reinen Rothen-Körper-Bildung auch eine geringfügige Entleerung des Dotters in die Leibeshöhle eintritt. Doch stellt dies bereits eine Complication des einfachsten Falles dar, wie er eben als künftige Entwicklung wahrscheinlich gemacht worden war. Da dann außer den bisher wirksamen Faktoren der Dotterverarbeitung sich noch ein neuer hinzugesellen würde, so würde auf diese Weise die Umsetzung des Dotters noch rascher bewerkstelligt werden können. Ob aber diese Combination in absehbarer Zeit eine bedeutende Rolle zu spielen berufen ist, möchte ich noch dahingestellt sein lassen; sicher wird die Art der Dotterbewältigung, wie sie durch die theilweise Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum angebahnt ist, noch lange Zeit den Bedürfnissen des Organismus genügen. Denken wir zudem an das in der Natur überall erkennbare Gesetz der Sparsamkeit, so ist kein Grund einzusehen, weshalb auf einmal der Organismus sich einen vor der Hand noch gar nicht nöthigen Aufwand an Mitteln gestatten sollte.

Überhaupt macht es den Eindruck, als ob die Entleerung des Dotters in das Cölon für den Organismus nur von geringem Vortheil ist, wie aus dem relativ seltenen Auftreten und dem pathologischen Aussehen extremer Fälle zu erschließen ist.

Vergleich mit der Entwicklung einiger Arthropoden.

Die Ähnlichkeit der Crustaceen- und Insekten-Entwicklung mit der modifizirten Entwicklung von *Nereis Dumerilii* ist eine auffallende. Im ersten Augenblick freilich scheinen diese Anklänge, offensichtlich hervorgerufen durch die gleiche innere Ursache der Dotteranreicherung, entwicklungsgeschichtlich nicht auf einander zurückführbar zu sein und somit nur den Werth von Analogien zu besitzen. Bei einer genaueren Betrachtung aber, welche die in der Zugehörigkeit zu weit verschiedenen Thiergruppen begründeten Entwicklungseigenthümlichkeiten berücksichtigt, wird sich die Möglichkeit einer Homologisirung herausstellen, und zwar aus folgenden Gründen:

1) In grundsätzlicher Übereinstimmung mit *Nereis Dumerilii* findet bei den Arthropoden eine nachträgliche Überführung des Dotters in das Mesodäum statt.

Unterschiede bestehen nur in der Lage des Dotters und der Art seiner Entleerung.

Bei den Insekten und Crustern ist der Dotter zumeist in der primären Furchungshöhle enthalten, aber nur aus dem Grunde, weil in diesem Fall der Organismus zur Bildung von Blastomeren und Entomeren nicht mehr fähig ist. Ihr Platzen bei *Nereis Dumerilii*, ein erstes Zeichen solcher beginnenden Unfähigkeit, stellt eine noch ziemlich unvollkommene, rohe Methode dar im Gegensatz zu den bei Insekten und Crustern wirksamen verschiedenen Arten der Umwachung, Durchwandерung oder Infiltration (*Astacus*).

2) Wie bei den genannten Gruppen sind auch bei *Nereis* in dem in den Mitteldarm entleerten Dotter Zellen thätig, denen vielleicht in irgend einer Weise ein gewisser Anteil an der Resorption der von ihnen durchwanderten Dottermasse zufällt, und die vielleicht im Laufe der Phylogenie berufen sind, an Stelle ihrer augenblicklich noch etwas problematischen Bedeutung nach Art der Dotterzellen bei den Insekten eine wichtige Rolle im Haushalt des Thieres zu spielen.

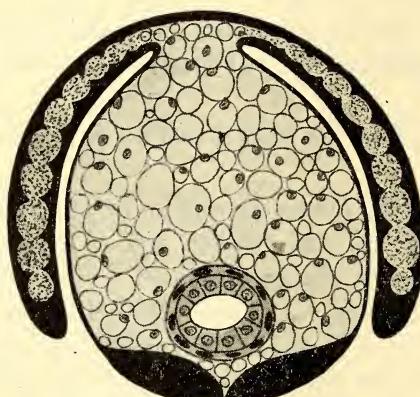
Auffällig sind die Übereinstimmungen mit den Dermapteren und Orthopteren nach HEYMONS. Den Dotterzellen dieser Thiere dürften die in den Rothen Körper hinein gerathenen Vitellophagen entsprechen, während die Paracyten ihr getreues Spiegelbild in den eingewanderten Mucosazellen bei *Nereis Dumerilii* finden. Interessant sind die außergewöhnlichen Ähnlichkeiten mit dem dottererfüllten Darm von *Gryllotalpa*, wo nach KOROTNEFF gleichfalls die verschiedenartigsten Zellen an der Aufarbeitung des Dotters thätig sind, ferner *Lasius flavus*, wo

der Dotter durch zahlreiche von der Darmwandung abgeschiedene cuticulare Hüllen förmlich encystirt wird, um nach völligem Abbau auf einer gewissen Alterstufe ausgestoßen zu werden (KARAWAJEW).

Interessant sind ferner die Beziehungen zu *Astacus*. Die Vorgänge, welche dort nach Bildung der secundären Dotterpyramiden Platz greifen und in einer Abstoßung des dotterhaltigen Pyramidenantheiles gipfeln, finden eine überraschende Homologie in der Bildung des Rothen Körpers.

Auf principiell die gleichen Vorgänge stößt man auch bei *Lepisma*.

Auch das Vorkommen von Dotter im Cölon scheint durchaus nicht selten zu sein. So machte mich Herr Prof. WOLTERECK auf Embryonen



Textfig. 19.

von *Daphnia magna* aufmerksam, wo der Dotter in der »Leibeshöhle« lag und besonders die Fortsätze des »Cöloms« in die Schalenduplicatur mit derselben fein granulirten Substanz erfüllt waren, wie es bei *Nereis Dumerilii* der Fall ist (Textfig. 19).

3) Bei zahlreichen Vertretern der Crustaceen, Arachniden und Insekten findet sich wie bei *Nereis Dumerilii* ein Vorauseilen der Ventralseite in der Ent-

wickelung gegenüber der Dorsalseite. Die gemeinsame *causa movens* ist in der anatomischen Beschaffenheit, in der ungeheuer starken, oft überhalbkugligen Anhäufung des Dotters über der Ventralseite gegeben. Allein schon durch die Thatsache, dass die von den Bildungszentren auswandernden Zellen bis zur Dorsalseite einen bedeutend weiteren Weg zurückzulegen haben, bedingt ein schnelleres Wachsthum der Ventralseite. Auf diese Weise werden die Längenunterschiede beider Seiten verhältnismäßig rasch ausgeglichen und die Herstellung der definitiven Gestalt nicht allein von der Schnelligkeit der Dotterresorption abhängig gemacht.

Auffassung der Rothen-Körper-Bildung in entwickelungsgeschichtlicher Beziehung.

Von großem Interesse ist das Problem der Auffassung der modifizirten Entwicklung, insbesondere der Rothen-Körperbildung in ent-

wickelungsgeschichtlicher Hinsicht, vor allem in ihrem Verhältnisse zu den bekannten Hauptentwickelungstypen dotterreicher Eier. In diesem Zusammenhange sei zunächst auf eine Thatsache der Normalentwickelung hingewiesen, die bis jetzt in ihrer theoretischen Bedeutung noch nicht gewürdigt worden war. Ich meine die Erfüllung des Mesodäums auf dem 1 + 2-Segmente-Stadium und früheren Stadien mit Dotter (Fig. 6, 7, Textfig. 2, p. 536).

Da die Furchung von *Nereis Dumerilii* eine streng totale ist, so kann der Dotter nur durch nachträgliche Filtration durch die unverletzte Entomerenwandung hindurch in das Mesodäum gelangt sein. Bei dieser Gelegenheit sei noch erwähnt, dass auch das Cölon auf jüngeren 2-Segmente-Stadien eine Erfüllung mit Dotter erkennen lässt, die bereits bei älteren 2-ruderigen Thieren größtentheils verschwunden ist (Fig. 6).

Jedenfalls drückt sich in dieser Thatsache der Anfang zu einer Rückläufigmachung der Resultate der totalen Furchung aus, welch letztere ja eben in einer Vertheilung des gesammten Zellmateriale, und damit auch des Dotters, auf die Entomeren besteht.

Wenn wir nun die modifirte Entwicklung in allen ihren Varianten näher ins Auge fassen, so ergibt sich auch hier die Thatsache, dass sich auf späteren Entwickelungstadien ein im Princip ganz ähnlicher Process wie der eben beschriebene wiederholt, allerdings im großen Maßstabe und auf eine radikalere Weise.

Das Gewaltsame dieses Vorganges äußert sich in einem Schwunde der Entomerenwandung und in einem förmlichen Platzen der Entomeren.

Bei der Bildung des Rothen Körpers wird also tatsächlich, zumeist allerdings auf verhältnismäßig spätem Stadium und nur vorübergehend, ein ähnlicher Zustand hergestellt, der bei der Entwicklung von *Capitella* bereits normal ist. Auch hier sehen wir ja die Entomerenwandungen schwinden und den Dotter zunächst eine einheitliche Masse bilden.

Im extremen Falle kann auch bei *Nereis Dumerilii* dieser Zustand ein dauernder sein. Er tritt höchstwahrscheinlich auf sehr frühen Stadien ein und zeigt in Folge dessen mit den Vorgängen bei *Capitella* principielle Ähnlichkeit: ich meine den Fall der Entleerung aller 4 Entomeren in das Mesodäum (vergl. p. 584).

Man kann also auch bei *Nereis Dumerilii* constatiren, dass hier das specielle Resultat der totalen Furchung, nämlich die Vertheilung und Einschließung des Dotters in Entomeren, rückgängig gemacht wird, und zwar theilweise oder vollständig, zeitweilig oder dauernd.

Die Vorgänge, die sich bei der Darmentwickelung von *Nereis Dumerilii* und *Capitella* abspielen, zeigen somit außerordentliche Ähnlichkeit mit der Eifurchung niederer Crustaceen, z. B. von *Cypris* nach WOLTERECK. Auch hier sehen wir eine totale, bald aber wieder rückgängig gemachte Eifurchung durchgeführt. Das Endresultat ist beiderseits eine einheitliche Dottermasse mit einem Zellüberzuge, welcher bei *Cypris* aus dem Blastoderm, bei *Nereis* und *Capitella* aber aus dem Entoderm besteht.

Obwohl diese Nebeneinanderstellung auf nichts anderes Anspruch erheben darf als auf eine bloße Analogisirung, so gibt sie doch einen Fingerzeig ab, wie man sich das Zustandekommen der superficiellen Eifurchung im Laufe der Phylogenie etwa vergegenwärtigen könnte.

Stellen wir uns vor, dass z. B. bei *Capitella* durch fortwährende Steigerung des Dottergehaltes der Schwund der Grenzmembranen im Laufe der Phylogenie immer vollständiger und in immer frühere Entwickelungsstadien verlegt werde, so werden ihre Eifurchungsbilder eine immer größere Ähnlichkeit mit der Eifurchung niederer Crustaceen gewinnen. Es würde z. B. die Micromerenabschnürung immer mehr eingeschränkt und auf immer frühere Stadien verlegt werden; Hand in Hand damit ginge eine Herabsetzung der Theilungsfähigkeit der Macromeren, die schließlich in einer unvollkommenen oder überhaupt nicht mehr durchgeföhrten Furchung der Eizelle enden würde.

Als Beispiel eines von der Hypothese geforderten Übergangsstadiums ist das Ei von *Cypris* zu nennen, welches tatsächlich einen freilich sehr bald wieder rückgängig gemachten Anlauf zur Bildung von Blastomeren nimmt.

Eine weitere Stütze findet unsere Vorstellung in der allgemeinen Thatsache, dass bei vielen niederen Crustaceen bei der Eifurchung sich noch mannigfache Anklänge an den Spiraltypus der Polychäten finden.

Wir dürfen also vermuten, dass die Vorfahren der heutigen Crustaceen in ihrer Entwicklung vielleicht einmal ähnliche Verhältnisse wie *Capitella* und *Nereis Dumerilii* durchgemacht haben, insbesondere, dass die Ursachen, welche später zur superficiellen Furchung führten, sich zunächst bei der Mitteldarmbildung in einer Störung des normalen Verlaufes geltend gemacht haben.

Zusammenfassung.

Meine Untersuchungen bestätigen die Angaben v. WISTINGHAUSEN's, dass die Abkömmlinge der Entomerenkerne sich als amöboide Zellen (spätere Vitellophagen) in den Entomerenwandungen unter Bevorzugung der ventralen Grenzfurche zum animalen Pole bewegen. Eine Mischung von primärem und secundärem Entoderm (Mesenteroderm), wie es WILSON an *Nereis limbata* bei der Bildung des »Zellpflockes« festgestellt hat, findet bei *Nereis Dumerilii* nicht statt; vielmehr bildet das Mesenteroderm allein eine dem »Zellpflock« von *Nereis limbata* entsprechende Anlage.

Aus dem »Zellpflock« geht der hintere Mitteldarmabschnitt hervor, der gegen den zwischen den Entomeren sich bildenden Spaltraum (Anlage des vorderen Mitteldarmabschnittes) durch die auf verschiedene Weise entstehende Mitteldarmlamelle abgeschlossen ist. Von dem rostralen Ende des hinteren Mitteldarmabschnittes, dem sog. hinteren Mitteldarmkeim, wuchern zwischen den Entomeren auf den Grenzfurchen 4 Zellstränge entlang, die sog. Mucosastränge; diese bilden an der Berührungstelle der Stomodäumanlage mit den Entomeren die vordere Mitteldarmplatte.

Bei dem weiteren Wachsthum erweitern sich die Stränge zu Mucosarinnen. Kurz vor dem 3-Segmente-Stadium setzen nun diejenigen Wachsthumsvorgänge ein, die die Herstellung der wurmähnlichen Gestalt zur Folge haben: durch stärkeres Wachsthum der Ventralplatte gewinnt diese sehr rasch etwa die Länge der ursprünglich überhalbkugelig gewölbten Dorsalseite; eine Streckung des ganzen Körpers ist die Folge.

Parallel dem Wachsthum der äußeren Körperwandung gehen entsprechende Vorgänge am Darmkanal. Auf den frühesten Stadien besteht sein Wachsthum nur in einer passiven Streckung der Entomeren; das Wachsthum des vorderen Mitteldarmabschnittes kommt aber bald zum Stillstande und wird mehr und mehr von dem hinteren Mitteldarmabschnitt übernommen, der vom 11-Segmente-Stadium ab schließlich allein für die Verlängerung des Verdauungstractus sorgt. Eine nothwendige Folge dieser Vorgänge ist eine geringe Lageveränderung der Entomeren: die dorsalen gleiten nach vorn, die ventralen ein wenig zurück.

Die Anlage des Enddarmes, der gegen den hinteren Mitteldarmabschnitt durch die zweischichtige Enddarmlamelle abgetrennt ist, erfolgt sehr spät in Gestalt einer rein ectodermalen Einstülpung. Auf Grund gewisser Indicien und eines Vergleiches mit anderen Polychäten (*Capitella*, *Polygordius* etc.) liegt die Wahrscheinlichkeit sehr nahe, dass

der eigentliche larvale Enddarm rudimentär geworden ist. Im Gegensatz hierzu stellt das Stomodäum eine mächtige Anlage dar. Auch diese erfährt bei den Wachstumsverschiebungen eine Lageveränderung, die in einer Drehung von über 90° um die künftige Mundöffnung als Angelpunkt zum Ausdruck kommt. Der caudale Auswuchs der Stomodäum-anlage ist der Ösophagus, der gegen die vordere Darmplatte durch die zweischichtige Vorderdarmlamelle abgegrenzt ist. Auf späteren Stadien reicht der Pharynx, der auf den Ösophagus rostral folgende muskelkräftige Abschnitt der Vorderdarmes, bis mindestens in das 4. Segment hinein, die als Ausstülpung des Übergangstheiles entstandenen Darmdivertikel sogar bis ins 6.

Der Dotter, der durch FLEMMINGSche Lösung als fast structurlose Masse fixirt wird, wird durch Sublimat in einzelne Körnchen zerlegt. Durch das Osmium werden die im Innern der Entomeren befindlichen größeren und kleineren Vacuolen mehr oder minder stark geschwärzt; sie lassen dadurch die fettartige Natur ihres Inhaltes erkennen. Erst auf späteren Stadien treten an Stelle zahlreicher kleiner Vacuolen die bekannten großen »Ölkugeln« auf.

Das erste Umwandlungstadium des Dotters ist durch seine starke Affinität zu Orange-G gekennzeichnet. Dann wird durch Zusammenfließen mehrerer Körner das sog. homogene Stadium erreicht, worauf sehr bald die ganze Masse in eine fein granulirte Substanz zerfällt.

Die Resorption des Dotters wird besorgt

1) durch die Vitellophagen, die dabei anschwellen und nach einer Reihe von akinetischen Theilungen zu Grunde gehen;

2) durch die provisorische Mucosa mittels ihrer Fermentwirkung auf den in den Entomeren enthaltenen Dotter oder durch unmittelbare Abkapselung und Aufnahme einzelner Dotterpartikelchen in das Darmepithel. Auch dies wird dabei hypertrophisch und wird von einem gewissen Stadium an abgestoßen, wobei es zur Bildung eines »schaumigen Körpers« kommt.

Der Ersatz erfolgt von embryonal gebliebenen Zellen vom caudalen und rostralen Abschnitte des vorderen Mitteldarmes aus. Nach dem Reißen der Mitteldarmlamelle werden vorderer und hinterer Mitteldarmabschnitt ein einheitliches Organ, dessen rostrales Ende allerdings noch längere Zeit seine besondere Entstehung zu erkennen giebt.

Eine eigenartige, nur selten beobachtete Erscheinung ist die Bildung von Nebendärmen; diese kommen durch die Verschmelzung der Ränder der Mucosarinnen zu Stande, was wiederum durch die enge Aneinanderpressung der Entomeren verursacht wird.

Durch unvollständige oder vollständige Entleerung einer bis aller 4 Entomeren in den vorderen Mitteldarmabschnitt wird der »Rothe Körper« gebildet, so von HEMPELMANN genannt nach der leuchtend rothen Farbe auf einer bestimmten Stufe seiner Resorption. In den Rothen Körper wandern in vielen Fällen auf verschiedenen Resorptionsstufen Mucosazellen ein, während die Vitellophagen bei der Entleerung des den Rothen Körper bildenden Dotters schon von vorne herein in ihm enthalten waren. Alle diese Zellen gehen rasch zu Grunde, ohne höchstwahrscheinlich einen nennenswerthen Einfluss auf die Resorption des Rothen Körpers ausgeübt zu haben, die allein vom Darmepithel besorgt wird.

Findet eine sehr starke Entleerung von Dotter in das Mesodäum statt, so reißt in manchen Fällen die Mitteldarmlamelle und es kommt zur Bildung eines »Gelben Körpers«, eines im hinteren Mitteldarmabschnitte gelegenen Dotterballens, an welchem sich ähnliche Processe wie am Rothen Körper abspielen.

Das Gegenstück der Dotterentleerung in das Mesodäum ist die Entleerung von Dotter in das Cölon, wobei sich eine ähnliche Stufenfolge wie oben feststellen lässt. Allerdings ist die Complication eine weit größere und die Deutung der Fälle eine viel unsicherere, da in der Regel gleichzeitig noch ein Rother Körper mitgebildet wird. Die Resorption des cölonatischen Dotters erfolgt unter ähnlichen Erscheinungen wie die Aufzehrung des im Mitteldarme liegenden Dotters, nur wird auf einer gewissen Stufe der Resorption seine Farbe in ein schmutziges Gelb verwandelt.

An der Hand eines Vergleiches mit einer Reihe von Polychäten wird die entwickelungshemmende Wirkung des Dotters parallel dem steigenden Dottergehalte der Eier nachgewiesen, wobei vielfach ganz ähnliche Erscheinungen wie bei der Entwicklung dotterreicher Arthropodeneier zu Tage treten; z. B. die Specialisirung des Entoderms zu Vitellophagen und sein Ersatz durch Elemente anderen Ursprungs, so durch Ectoderm oder Mesenteroderm (letzteres bei der nereidogenen *Nereis Dumerilii*). Bei einigen Polychäten findet sich wie bei den Insekten eine regelrechte Abstoßung und Erneuerung des Mitteldarmepitheles; während aber bei den letzteren vor allem der Enddarm zu einer außerordentlich mächtigen Bildung auswächst, ist er bei den meisten Würmern äußerst unansehnlich und vielfach rückgebildet; im Gegensatz hierzu erfährt bei ihnen das Stomodäum eine starke Ausbildung.

Im letzten Grunde ist die modifizierte Entwicklung auf eine mit der Brutpflege Hand in Hand gehende, allzu starke Anhäufung von

Dotter zurückzuführen, die ihrerseits einen Zustand innerer Spannung verursacht. Dieser wird u. a. bewiesen durch die Einengung des Mesodäums durch die Entomeren, die hieraus folgende Bildung der »Nebendärme« und durch die entwicklungshemmende Wirkung des Dotters auf die in seinem Bereiche befindlichen Segmente (vergl. Blutgefäße, Musculatur, Epineuraldrüsen etc.).

Die notwendige Folge ist eine vielleicht unter den äußeren Anlässen der Temperatur oder heftiger Bewegung des Thieres eintretende Entleerung des Dotters in das Mesodäum oder Cölon oder in beide Hohlräume gleichzeitig. Der Gedanke liegt nun nahe, dass sich unter diesen vielen Möglichkeiten eine optimale finden wird, wo sowohl für die Verarbeitung des Dotters als auch für die Herstellung des Darmepitheles sich die günstigsten Bedingungen finden. Diese optimale modifizirte Entwicklung wird sich höchstwahrscheinlich im Laufe der Phylogenie zur Normalentwicklung ausbilden. Sie erblicke ich in der theilweisen Entleerung einer oder mehrerer Entomeren in das Mesodäum, da diese jetzt schon in der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle modifizirter Entwicklung vorkommt und mit einem Mindestmaß von Complicationen verbunden ist.

Auf Grund der prinzipiell gleichen Vorgänge, die sich einerseits bei der Rothen-Körper-Bildung (*Nereis*) und bei der Darmbildung von *Capitella* und andererseits bei der Eifurchung niederer Crustaceen abspielen, wird geschlossen, dass bei den Vorfahren der Crustaceen vielleicht einmal ähnliche Processe wie bei den genannten Polychäten stattgefunden haben; mit anderen Worten: die Complicationen, die schließlich zur superficiellen Eifurchung führten, machten sich zuerst bei der Mitteldarmbildung bemerkbar.

Postembryonale Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii*. 641

Literaturverzeichnis.

- BIEDERMANN, Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. in: WINTER-STEIN, Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 2. Jena 1910—11.
- CLAPARÈDE, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples. Genf 1868.
- EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—68.
- EISIG, Entwicklung der Capitelliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel, Bd. 13. 1899.
- HEMPPELMANN, Zur Naturgeschichte von *Nereis Dumerilii*. in: Zoologica, Bd. 25, Heft 62. 1911.
- HEMPPELMANN, Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* und *Polygordius triestinus*. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 84. 1906.
- HEYMONS, Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
- HEYMONS, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 62. 1897.
- HOFFMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. ibid. Bd. 66. 1899.
- KARAWAIEW, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. ibid. Bd. 64. 1898.
- KARAWAIEW, Darmkanal der Larve von *Anobium paniceum*. in: Biol. Centralbl. Bd. 19. 1899.
- KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve des *Lopadorhynchus*. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 44. 1886.
- KOROTNEFF, Embryologie der *Gryllotalpa*. ibid. Bd. 41. 1885.
- KOROTNEFF, Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. in: Biol. Centralbl., Bd. 14. 1894.
- KORSCHELT, Über die Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung von *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 60. 1895.
- KORSCHELT & HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1890—93.
- LANGERHANS, Die Wurmfauna von Madeira. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 33. 1879.
- LILLIE, The structure and development of the nephridia of *Arenicola cristata* Stimpson. in: Mitth. Z. Stat. Neapel, Bd. 17. 1906.
- MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. ibid. Bd. 63. 1898.
- MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Dreissenia polymorpha*. ibid. Bd. 69. 1901.
- MEYER, ED., Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel, Bd. 7. 1886—87, Bd. 8. 1888.
- PIERANTONI, Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. ibid. Bd. 17. 1906. (S. auch Bd. 18.)
- VOM RATH, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea*. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 60. 1895.
- REICHENBACH, Entwicklung des Flusskrebses. ibid. Bd. 29. 1877.
- RENGEL, Über die Veränderungen des Darmepitheles bei *Tenebrio molitor*. ibid. Bd. 62. 1897.

- SALENSKY, Etudes sur le développement des Annélides. *Nereis cultrifera*. in: Arch. Biol. Tome 3. 1882.
- SCHNEIDER, Karl Cam., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. Jena 1902.
- SCHNEIDER, JOHS., Eine Doppelbildung bei *Nereis Dumerilii*. in: Arch. Entwickelungsmech. Bd. 34. 1912.
- SCHWARTZE, Zur Kenntnis der Darmentwickelung bei Lepidopteren. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 66. 1899.
- SOULLIER, Sur les premiers stades embryologiques de la Serpule. in: Mém. Acad. Montpellier (2) Tome 3. 1901.
- SOULLIER, Idem. in: Trav. Inst. Zool. Montpellier (2) Mém. 9. 1902.
- VEJDovsky, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1888—92.
- WILSON, The Cell-lineage of *Nereis*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6. 1892.
- WILSON, Considerations on Cell-lineage and ancestral reminiscence, based on a re-examination of some points in the early development of Annelids and Polyclades. in: Ann. New York Acad. Sc. Vol. 11. 1898.
- v. WISTINGHAUSEN, Untersuchungen zur Entwickelung von *Nereis Dumerilii*. Mitth. Z. St. Neapel, Bd. 10. 1891—93.
- WHITMAN, The Embryology of *Clepsine*. in: Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 18. 1878.
- WOLTERECK, Trochophorastudien. I. in: Zoologica. Heft 34. 1902.
- WOLTERECK, Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwickelung. in: Arch. Entwickelungsmech. Bd. 18. 1904.
- WOLTERECK, Zur Bildung des Ostracodeneies. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 64. 1898.
- ZIEGLER, Biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thiereiche. in: Biol. Centralbl., Bd. 11. 1891.
- ZIEGLER, Entwicklung von *Cyclas cornea*. in: Zeitschr. wiss. Z., Bd. 41. 1885.
- ZIEGLER & VOM RATH, Amitotische Kerntheilungen bei Arthropoden. ibid. Bd. 11.

Erklärung von Tafel 25 und 26.

Durchgehende Bezeichnungen.

<i>A</i>	= Anlage.
<i>aDr</i>	= Analdrüse.
<i>aH</i>	= Analhöhle.
<i>aK</i>	= Analkörper.
<i>aP</i>	= Analpapille.
<i>aPDr</i>	= Analpapillen-Drüsen.
<i>aS</i>	= Analsegment.
<i>B</i>	= Bauchmark.
<i>Bf</i>	= Borstenfollikel.
<i>Bm</i>	= Bauchmuskeln.
<i>BP</i>	= Bauchplatte.
<i>CI</i>	= Cirrus I.
<i>CII</i>	= Cirrus II.
<i>Cc</i>	= Cölomocyt.
<i>cD</i>	= cölomatischer Dotter.

Postembryonale Entwicklung der nereidogenen Form von *Nereis Dumerilii*. 643

<i>Cg</i>	= Cerebralganglion.
<i>D</i>	= Dotter.
<i>Dd</i>	= Darmdivertikel.
<i>dE</i>	= dorsale Entomere.
<i>defE</i>	= definitives Epithel.
<i>Di</i>	= Dissepiment.
<i>dMu</i>	= dorsale Längsmusculatur.
<i>DP</i>	= Dorsalplatte.
<i>Ds</i>	= Dotterscholle.
<i>E</i>	= Entomere.
<i>Ed</i>	= Epineuraldrüse.
<i>eE</i>	= abgestoßenes Epithel.
<i>EhMi</i>	= hinterer Mitteldarmabschnitt.
<i>Ek</i>	= Ersatzkerne.
<i>EvMi</i>	= vorderer Mitteldarmabschnitt.
<i>G</i>	= Ganglienzelle.
<i>GK</i>	= Gelber Körper.
<i>grD</i>	= granulirter Dotter.
<i>hD</i>	= homogener Dotter.
<i>hMi</i>	= hinterer Mitteldarm.
<i>hMiK</i>	= hinterer Mitteldarmkeim.
<i>L</i>	= Lumen.
<i>Le</i>	= Leibeshöhle.
<i>lMucR</i>	= laterale Mucosarinne.
<i>m</i>	= Mesodermstreif.
<i>Mit</i>	= Mitose.
<i>Ml</i>	= Mitteldarmlamelle.
<i>MucR</i>	= Mucosarinne.
<i>MucStr</i>	= Mucosastreifen.
<i>n</i>	= Nervensubstanz.
<i>Oe</i>	= Ösophagus.
<i>Pa</i>	= Palpus.
<i>Par</i>	= Parapodium.
<i>Pg</i>	= Parapodialganglion.
<i>Ph</i>	= Pharynx.
<i>Pi</i>	= Pigmentkörper.
<i>Pr</i>	= Proctodäum.
<i>Prl</i>	= Enddarmlamelle.
<i>provE</i>	= provisorisches Epithel.
<i>R</i>	= Rumpfkeim.
<i>Rf</i>	= Ringfalte.
<i>RK</i>	= Rother Körper.
<i>RKK</i>	= Rother-Körper-Kern.
<i>SDr</i>	= Spinndrüse.
<i>sK</i>	= schaumiger Körper.
<i>sMu</i>	= Seitenmuskeln.
<i>Stl</i>	= Vorderdarmlamelle.
<i>s Z</i>	= Splanchnopleura-Zelle.

<i>T</i>	= Tentakel.
<i>UG</i>	= Unterschlundganglion.
<i>V</i>	= Vitellophage.
<i>vac</i>	= Vacuole.
<i>vd</i>	= vas dorsale.
<i>vE</i>	= ventrale Entomere.
<i>vMi</i>	= vorderer Mitteldarm.
<i>vMiP</i>	= vordere Darmplatte.
<i>vv</i>	= vas ventrale.
<i>WZ</i>	= Wachsthumsszone.

Tafel 25.

- Fig. 1. Ein Thier von $9\frac{1}{2}$ Segmenten, mitten in der Bewegung fixirt. Die Dotterentomeren reichen bis in das 6. Segment hinein. Die Mitteldarmlamelle liegt hier ausnahmsweise in der Mitte des 6. Segmentes (sonst in der Regel auf der Grenze vom 6. und 7. Segment); offenbar ist sie durch Bewegung des Thieres ein Stück rostralwärts verschoben worden.
- Fig. 2. Thier von 6 Segmenten mit fehlender Mitteldarmlamelle. Im hinteren Mitteldarmabschnitt liegt ein auf der Photographie kaum sichtbarer, fein granulirter Gelber Körper. Eingehende Beschreibung siehe p. 596, 602.
- Fig. 3. Thier von $7\frac{1}{2}$ Segmenten, mit FLEMMING fixirt, zeigt unmittelbar rostralwärts der Mitteldarmlamelle die letzten Reste eines kleinen, durch Osmium geschwärzten Rothen Körpers.
- Fig. 4. Thier von $6\frac{1}{2}$ Segmenten mit großem, homogenem und spindelförmigem Rothen Körper und mit einem Gelben Körper. In beiden viele Vacuolen.
- Fig. 5. Thier von $1 + 3$ Segmenten. Alle 4 Entomeren haben sich in das Cölon entleert. Besonders der caudale Abschnitt der Larve zeigt die weitgehende Granulirung des Dotters.
- Fig. 6. Sagittalschnitt durch ein älteres Trochophorastadium (FLEMMING) mit der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes (*AhMi*), dessen caudales Ende noch keine deutliche Trennung vom Mesodermstreifen (*m*) zeigt. Cölon (*Le*) und Lumen des hinteren und des vorderen Mitteldarmabschnittes, welche beide noch communiciren (*LhMi* und *LvMi*), sind mit Dotter erfüllt. Caudalwärts von der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes die Analhöhle (*aH*) mit einem Analkörper (*aK*), der einen degenerirenden Zellkern enthält.
- Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein $1+2$ -Segmenten-Stadium (FLEMMING). Die Ränder der Anlage des hinteren Mitteldarmabschnittes (*AhMi*) haben sich bereits zur Bildung der Mitteldarmlamelle (*Mi*) nahezu vollständig zusammengeneigt. An der Ventralseite ist unmittelbar rostralwärts der künftigen Mitteldarmlamelle eine Mitose (*Mi*) angeschnitten. Diese Stelle entspricht dem hinteren Mitteldarmkeim (*hMiK*). Trennung von Mesodermstreif und hinterem Mitteldarmkeim vollständig durchgeführt. In der Analhöhle ein kleiner, gelblicher Analkörper.
- Fig. 8. Querschnitt durch ein Thier von $8\frac{1}{2}$ Segmenten. Die 4 Mucosarinnen (*MucR*) sehr gut zu sehen; von der dorsalen ist ein förmlicher Zapfen provisorischen Epitheles in Abschnürung begriffen. Die Grenzen der übrigen Mucosarinnen gegen das Mesodäum zu sind verwischt, weil sich die Cuticula abgehoben hat

und das Plasma sich auflöst. Die dunklen Kerne in der dorsalen Mucosarinne sind die Ersatzkerne (*Ek*). Dicht neben ihr liegt in der linken dorsalen Entomere ein länglicher Vitellophage.

Fig. 9a. Dreieckiger Abschnitt des Mesodäums auf einem Querschnitt durch ein Thier von $9\frac{1}{2}$ Segmenten, unmittelbar caudalwärts der Einmündungstelle des Ösophagus in den Mitteldarm. Die Ventrale Seite wird durch die vordere Mitteldarmplatte (*vMiP*) gebildet. In dem dorsalen spitzen Winkel beginnt die Abstoßung des provisorischen Epitheles, das außerordentlich reich vacuolisirt ist und zum Theil schon der Kerne entbekt.

Fig. 9b. Thier von 10 Segmenten, ein wenig weiter caudalwärts quergeschnitten als 9a. Hier sind besonders schön die kettenförmig angeordneten Vitellophagen in der rechten Entomere zu sehen. Sehr deutlich sind auch die Erscheinungen bei der Abstoßung des Mitteldarmepitheles; von den Zellen in den dorsalen Winkeln sind nur noch wenige schaumige Reste erhalten geblieben. Beginn der Abhebung der Ränder der lateralen Mucosarinnen von den Entomeren.

Fig. 10. Querschnitt durch das 5. Parapodium eines 10-segmentigen Thieres (vergl. Fig. 1), wo die dorsalen Entomeren auf dem Schnitt nicht mehr getroffen sind. An der Dorsalseite ist schon das fein granulirte definitive Epithel, welches der dorsalen Mucosarinne entspricht, vorhanden; in dasselbe vorübergehend ein Vitellophage (*V*) aufgenommen; rechts und links grenzt es an die beiden lateralen Mucosarinnen an, in denen sich neben dunklen, definitiven Epithelkernen noch die schwachgefärbten Kerne der provisorischen Mucosa finden.

Fig. 11. Querschnitt durch ein vorderes Segment eines 11-rudigen Thieres. Dorsal finden sich die letzten Reste der Entomeren mit Vitellophagen in den Ecken. Die Ränder der Mucosarinnen (*MucR*) in der characteristischen Weise abgehoben; im Innern der schaumigen Körper (*sK*).

Fig. 12. Sagittalschnitt durch den Darm der Kopfblase einer älteren *Polygordius*-Trochophora, der vollständig erfüllt ist von granulirter Masse, die von den abgestoßenen Epithelzellen herrihrt (*eE*). Besonders in der Nähe des Rumpfkeimes (*R*) ist der Übergang der abgestoßenen Zellen in die granulirte Masse zu beobachten.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Thier von 11 Segmenten mit vollständig resorbirten Entomeren. Schaumiger Körper. Sehr gut ist noch die Zusammensetzung des Epitheles aus den 4 Mucosarinnen zu sehen.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch ein Thier von 11 Segmenten. Im vorderen Mitteldarmabschnitt Reste von abgestoßenem Epithel (*sK*), das zum Theil die eben gerissene Mitteldarmlamelle verstopft.

Tafel 26.

Fig. 15. Frontalschnitt durch ein Thier von 10 Segmenten. Analsegment mit Enddarm und der zweischichtigen Enddarmlamelle.

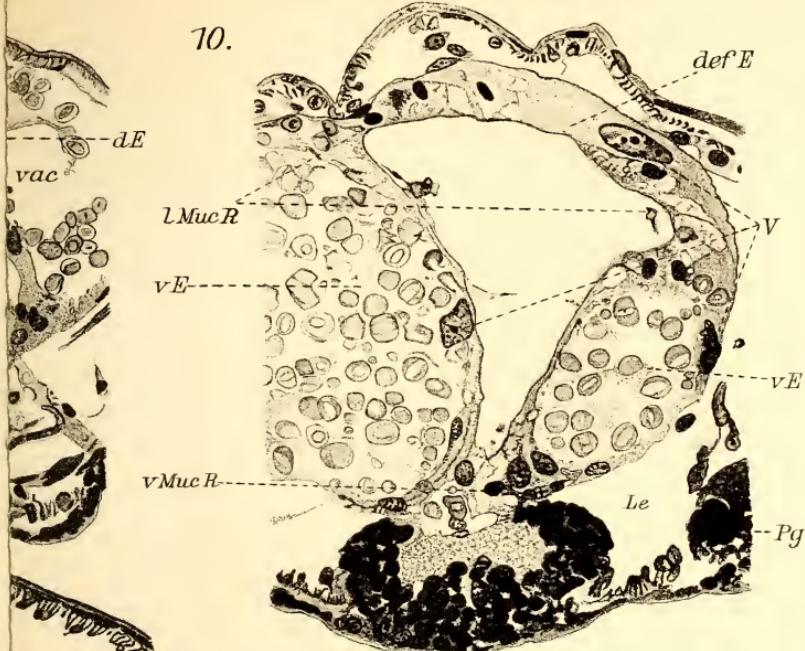
Fig. 16. Frontalschnitt durch ein Thier von 13 Segmenten (FLEMMING) mit Enddarm, Analdrüsen (*aDr*) und den Analpapillendrüsen (*aPDr*). Das auf das Analsegment folgende enthält die Wachsthumsszone (*W Z*).

Fig. 17. Sagittalschnitt durch ein Thier von $6\frac{1}{2}$ Segmenten mit durchgebrochener Mundöffnung und ziemlich weit vorgestoßenem Pharynx. Vorderdarmlamelle noch unversehrt. Im Mesodäum ein Rother Körper mit einigen wenigen Chromatinbrocken.

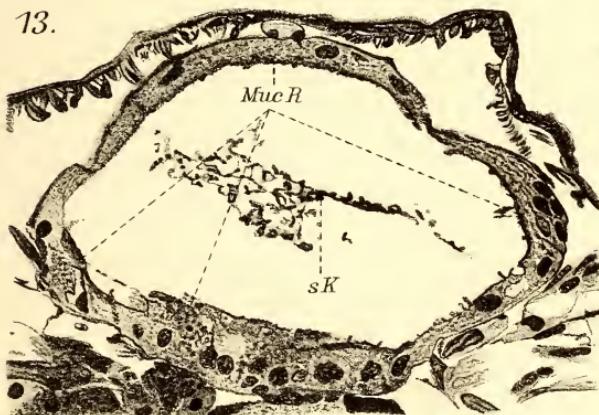
- Fig. 18. Querschnitt durch ein Thier von 3 Segmenten, das einen Rothen Körper durch theilweise Entleerung einer Entomere in das Mesodäum in Bildung zeigt.
- Fig. 19. Großer Rother Körper, außen homogen, im Inneren zahlreiche Vacuolen und noch unveränderte Dotterschollen; an verschiedenen Stellen Chromatinbrocken. Auf der linken Seite wird der Mitteldarm durch einen Borstenfollikel eingebult. ($7\frac{1}{2}$ -Segmenten-Stadium.)
- Fig. 20. Sagittalschnitt durch ein Thier von $9\frac{1}{2}$ Segmenten (FLEMMING). Sehr gut die zweischichtige Vorderdarmlamelle zu sehen. Auffallender Gegensatz zwischen den hellen Zellen des vorderen Mitteldarmabschnitts und den compacten Zellen des Ösophagus und Pharynx; letztere beiden Anlagen durch eine Ringfalte (Rf) von einander abgesetzt.
- Fig. 21. Querschnitt durch ein Thier von 7 Segmenten; zeigt die Bildung des Rothen Körpers durch Hineingerathen einer ganzen Entomere in das Mesodäum. In der linken Entomere zusammengeflossene homogene Dotterschollen.
- Fig. 22. Querschnitt durch ein Thier von $8\frac{1}{2}$ Segmenten mit vollständig hergestelltem Darmepithel und großem Rothen Körper, in dem sich noch ziemlich lebensfähige Mucosazellen befinden.
- Fig. 23. Querschnitt durch ein Thier von 10 Segmenten mit beginnender Abstoßung des Darmepitheles und Abhebung der Ränder der Mucosarinnen von den Entomeren. Im Inneren die letzten Reste eines Rothen Körpers in Gestalt von Chromatintropfen der allein noch übrig gebliebenen Rothen-Körper-Zellen. Außerdem zeigt der Schnitt, wie die linke Seite des Darmes durch einen Borstenfollikel eingebult wird.
- Fig. 24. Querschnitt durch ein Thier von $8\frac{1}{2}$ Segmenten mit großem Rothen Körper, der oben wie unten durch das dorsale und ventrale, bereits fertig hergestellte Darmepithel in characteristischer Weise verändert worden ist. Die homogenen Ränder durch Wirkung der Fermente ausgefranst. Rechts und links im Cölon Dotter auf allen möglichen Stufen der Umwandlung.
- Fig. 25. Thier von 3 Segmenten. Beschreibung vergl. p. 603.
- Fig. 26. Querschnitt durch das 3. Segment eines Thieres von 10 Segmenten mit einem stark veränderten, feinkörnigen Rothen Körper, in welchen sich Theile der Mucosa hineinschnüren.
- Fig. 27. Sagittalschnitt durch ein Thier von $9\frac{1}{2}$ Segmenten (FLEMMING) mit den letzten Resten eines stark abgebauten, zum Theil geschwärzten Rothen Körpers und einem ebenfalls in fettartige Substanz umgewandelten Gelben Körper. In der Vorderdarmlamelle ist sehr gut die schwache Stelle in der Mitte zu sehen.
- Fig. 28. Querschnitt durch den caudalen Abschnitt eines Thieres von 1+3 Segmenten, bei welchem sich alle 4 Entomeren in das Cölon entleert haben; dorsale und ventrale Grenzfurchen noch vollständig erhalten, die Ansatzstelle der rechten und linken nur angedeutet. Die von den Entomerenwandungen begrenzte Darmhöhle hat noch eine annähernd rhombische Form.
- Fig. 29. Querschnitt durch das 1. Segment eines Thieres von 7 Segmenten. Die Leibeshöhle vollständig mit Dotter auf allen möglichen Umwandlungsstufen erfüllt. Vom Schnitt ist gerade die Ansatzstelle des Ösophagus am Pharynx und das rechte Darmdivertikel getroffen.



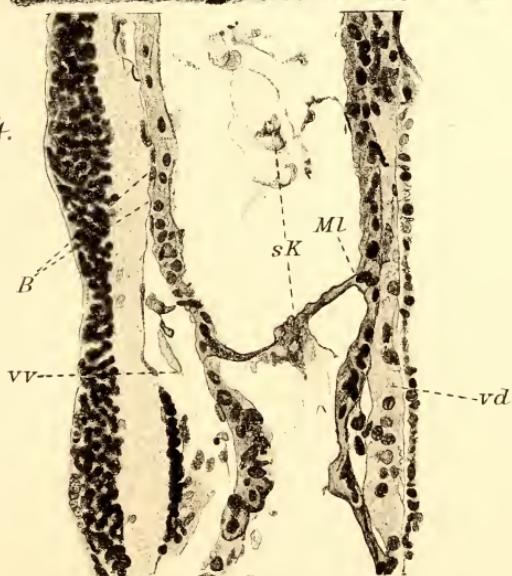
70.

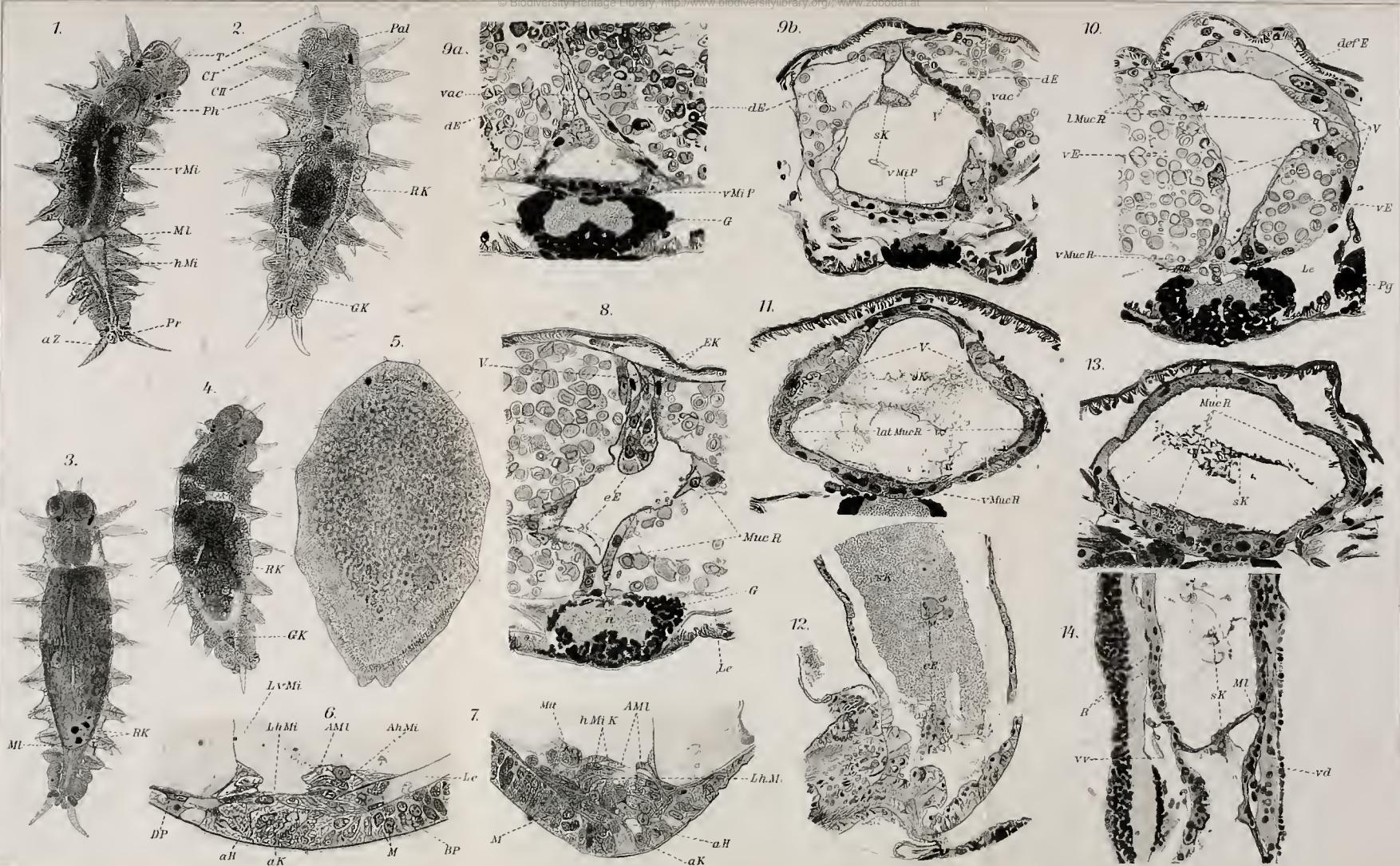


73.

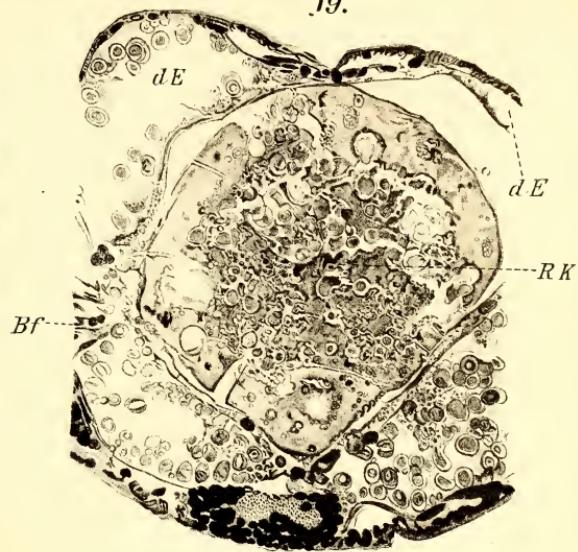
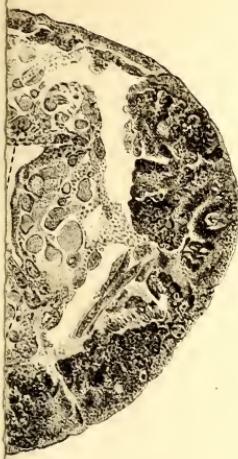


74.

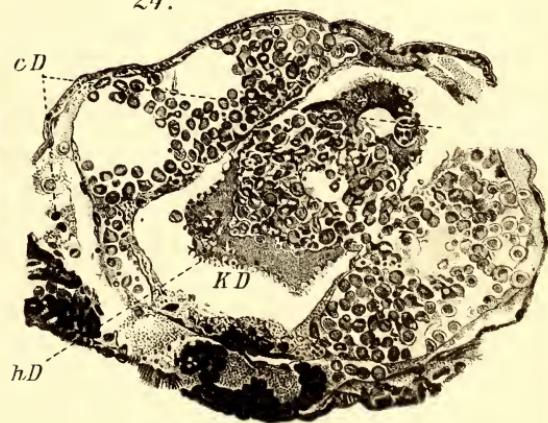




19.



24.



29.

