Entwicklung der Trochophora ^{von} Eupomatus uncinatus, Philippi (Serpula uncinata).

Von

Dr. B. Hatschek.

(Mit 5 Tafeln.)

Einleitung.

Im Sommer des Jahres 1881 fand ich im "Pantano" am Faro bei Messina eine sehr kleine und durchsichtige Chaetopodenlarve, die in sehr schöner Weise den Lovén'schen Typus repräsentirt, und die mein besonderes Interesse dadurch erregte, dass sie ein Paar Gehörbläschen besitzt, die genau an jener Stelle liegen, wo sich dieselben Gebilde bei den Molluskenlarven finden. Die Gehörbläschen liegen auch noch bei älteren Larven, zu Ende der Metamorphose, in der postoralen Kopfregion und es erschien wahrscheinlich, dass dieselben bei dieser Annelidenart im entwickelten Thiere persistiren. Diese Verhältnisse deuten auf eine Homologie der Gehörorgane der Mollusken und Anneliden. Die Betrachtung dieser Larve begründet die Idee, dass die Gehörbläschen schon bei dem "Trochozoon" auftraten und von diesem sowohl den Mollusken, als auch den Anneliden¹) weiter vererbt wurden.

Die betreffende Larve, die ich in Fig. 52-54, Taf. V, abgebildet habe, besitzt eine eigenthümliche Ektodermblase am Hinterende, und ich vermuthete mit Berücksichtigung eines ähnlichen, von Stossich bei Serpulidenlarven beobachteten Gebildes, dass auch hier eine Serpulidenlarve vorliege. Dies veranlasste mich, gelegentlich in Triest durch künstliche Befruchtung die Stossich'sche

¹) Den ursprünglichsten Annelidenformen (Archi-Anneliden) fehlen wohl die Gehörorgane und sie kommen in dem Annelidenstamme überhaupt nur vereinzelt vor; ich mache aber die Annahme, dass diese Organe in allen jenen Fällen, wo sie vermisst werden, durch Rückbildung verloren gegangen sind.

Serpulidenlarve zu ziehen, und ich erhielt thatsächlich eine Larve, die mit der von mir am Faro beobachteten sehr nahe verwandt ist. Die Larve von Serpula uncinata (oder Eupomatus unc.)¹) zeigt sehr schön den Lovén'schen Typus, was man freilich nach der Darstellung von Stossich kaum vermuthen konnte.

Hier schien mir nun ein Object vorzuliegen, wie ich es zur Förderung gewisser entwicklungsgeschichtlicher Fragen, die mich seit längerer Zeit beschäftigten, für sehr geeignet hielt. Denn wenn auch der Bau der Lovén'schen oder Trochophora-Larve ziemlich genau bekannt war, so liessen doch unsere Erfahrungen über die Entwicklung einer solchen Larve aus dem Ei noch Manches zu wünschen übrig, und zwar besonders in Bezug auf jene Fälle, wo die Gastrulation durch Einstülpung (Embolie) erfolgt. Namentlich war es das Verhältniss der Gastrula-Achse zur Trochophora-Achse und die Veränderungen am Gastrulamunde, deren Beobachtung mir wünschenswerth erschien. In der That erwies sich bei näherer Untersuchung das Object zur Lösung dieser Fragen noch über Erwarten günstig. Ich fand meine früheren Anschauungen über diese Punkte in äusserst klarer Weise bestätigt und es ward auch manche neue Anregung durch die beobachteten Processe gegeben.

Die vorliegende Untersuchung über Entwicklung von Eupomatus wurde im Juni 1883 ausgeführt. In der Zwischenzeit ist nun über ein ähnliches Object eine schöne Arbeit vom Freiherrn v. Drasche veröffentlicht worden und es sind von ihm schon die groben Irrthümer Stossich's widerlegt.

Dennoch scheint mir die Publikation meiner unabhängig von dieser Arbeit angestellten Untersuchungen nicht ganz überflüssig geworden, da ja jeder Untersucher auf andere Punkte seine bebesondere Aufmerksamkeit lenkt, und auch weil mein Object gerade in einer kritischen Entwicklungsperiode für die Beobachtung viel günstigere Verhältnisse darzubieten scheint.

Beobachtungen über Eupomatus uncinatus.

Historisches.

Die Angaben von Stossich über die Entwicklung von Serpula uncinata²) sind zum grössten Theile unrichtig. Ich will die

⁴) Nach der von Dr. E. Graeffe freundlichst mitgetheilten Bestimmung des Wurmes.

²) M. Stossich, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Chaetopoden. Sitzb. d. Acad. d. Wiss. B. LXXVII, Wien 1878.

Aufzählung und Erklärung aller seiner Irrthümer unterlassen. Man wird finden, dass seine Abbildungen meist gänzlich unvereinbar mit den hier vorliegenden und sogar in Bezug auf die äussere Form ganz verschieden sind; ich will zur Erklärung dessen nur erwähnen. dass Stossich zumeist nur abnorm entwickelte Embryonen, wie sie in ganz kleinen Gefässen bei Mangel an Sauerstoff sich bilden (aber auch diese nicht richtig) beobachtete, und dass er, da er die Trochophora-Larve bei Mangel an Nahrung degeneriren und zu Boden sinken sah, glaubte, die Festsetzung beobachtet zu haben. In Wirklichkeit steht diese Larve erst am Anfang einer lange dauernden Larven-Periode, während welcher sehr wesentliche Neubildungen und Veränderungen in der Organisation und ein bedeutendes Wachsthum erfolgen. Dies wurde schon von Freiherrn v. · Drasche an dem nahe verwandten Pomatoceros nachgewiesen. 1) Auch hat derselbe jene Ansicht Stossich's, die oft citirt wurde, widerlegt, die Angabe nämlich, dass der Gastrulamund in den After übergeht. Drasche hat gezeigt, dass der letzte Rest des Gastrulamundes zur bleibenden Mundöffnung in Beziehung steht.

Die Untersuchungen v. Drasche's geben uns einen guten Ueberblick des ganzen Entwicklungsganges in seinen Hauptzügen. Ich werde auf seine Angaben weiterhin im Einzeluen zurückkommen.

Meine eigene Untersuchung betrifft nur die erste Entwicklung, vom befruchteten Ei bis zu dem typischen Trochophora-Stadium, welches den Ausgangspunkt der Larvenperiode bildet.

Untersuchungs-Methoden und Angaben über die Entwicklungsdauer.

Da Eupomatus uncinatus in Triest zu den häufigsten Röhrenwürmern gehört, da die künstliche Befruchtung seiner Eier leicht gelingt und die Entwicklung dann bei den einfachsten Vorsichtsmassregeln sehr gut und normal vor sich geht, so ist die Beschaffung des Untersuchungs-Materiales als eine sehr günstige zu bezeichnen. Im Mai fand ich die Geschlechtsproducte des Wurmes anscheinend reif, doch erwiesen sich die befruchteten Eier noch nicht als vollkommen entwicklungsfähig, denn sie ergaben meist abnorme Embryonen, die bald abstarben. Erst im Juni gelang die Züchtung vollkommen und bis zum Ende meines Aufenthaltes, nämlich bis Anfangs Juli, waren die Geschlechtsproducte von Eupomatus stets in reichlicher Menge und vollkommen entwicklungsfähig vorhanden.

Die künstliche Befruchtung wurde in kleineren Gefässen (Uhr-

¹) R. v. Drasche, Beitr. z. Entw. d. Polychaeten (I. Entw. v. Pomatoceros triqueter L.) Wien 1884.

schälchen) vorgenommen, wobei die Eier einer grösseren Anzahl von Weibchen mit einer kleinen Quantität Sperma im Seewasser gemengt wurden. Am besten ist es, solche Eier zu nehmen, die von den unverletzt aus der Röhre gezogenen Würmern durch die segmentalen Poren von selbst entleert werden. Sodann wurden die Eier in mässig grossen Glasgefässen von etwa 0.1 bis 0.2 Liter Inhalt, die mit gut durchlüftetem Seewasser gefüllt und einer Glasplatte geschlossen wurden, der Entwicklung überlassen.

Die Untersuchungs-Methode beschränkte sich auf Beobachtung des lebenden Objectes. Wo diese Methode ausreicht, ist sie für das Studium von derlei Entwicklungsvorgängen auch die sicherste. Es war mir nur noch die Erforschung einiger histologischer Details der jungen Larve mit Hilfe von Reagentien erwünscht. Doch war ich leider genöthigt, meine Untersuchung abzubrechen, ehe ich dies ausführen konnte.

Trotz der einfachen Methode ist die Untersuchung doch nicht ohne Schwierigkeiten. Es handelt sich um die genaueste Orientirung des Objectes. Ich bringe zu dem Zwecke an den Ecken des Deckgläschens Wachsfüsschen an; dieselben ermöglichen entsprechendes Niederdrücken und Verschieben des Gläschens; das Object kann auf diese Weise gewälzt werden, bis es die richtige Lage einnimmt. Da aber dasselbe dabei nicht gedrückt werden darf, so erfordert diese Operation — bei der geringen Grösse des Objectes einige Uebung.

Ich will hier Einiges über die Dauer der Entwicklung mittheilen. Die Entwicklung wird durch höhere Temperatur beschleunigt, durch niedere Temperatur verlangsamt. Die nachfolgenden Angaben sind Durchschnittszahlen, die aus mehrfachen Beobachtungsreihen gezogen wurden.

Innerhalb der ersten 24 Stunden ist die eigentliche Embryonal-Entwicklung vollendet. Nach Ablauf dieser Zeit bricht nämlich die Mundöffnung durch, oder genauer gesagt, es reisst die Eimembran, welche bis zu diesem Zeitpunkte die Oeffnung verschloss, an dieser Stelle ein. Die Larve kann wahrscheinlich von dieser Zeit an schon Nahrung aufnehmen. Es ist das Stadium der Fig. 41 (Taf. IV) erreicht, wo die Organe der Trochophora-Larve im Wesentlichen schon angelegt sind.

Der wichtigste Theil der Entwicklungsvorgänge ist also in den ersten 24 Stunden zu beobachten. Innerhalb der ersten fünf Stunden erfolgt die Furchung, welche auf Taf. I abgebildet ist. — In den nächsten 4 Stunden, also von der 5.—9. Stunde, (124) findet die Sonderung des Mesoderms und die Gastrulation statt; diese Stadien sind auf Taf. II abgebildet. — In den folgenden 9 Stunden, nämlich von der 9.—18. Stunde, wird die Schliessung des Gastrulamundes vollendet (Fig. 25, Taf. III), der Oesophagus gebildet und der Urdarm sondert sich in Magen und Dünndarm (Taf. III, Fig. 29—36). — Von der 18.—24. Stunde werden besonders die primären Mesodermgebilde weiter entwickelt (Taf. IV, Fig. 37—42).

Im Verlaufe des zweiten Tages sind die Fortschritte der Organisation relativ unbedeutend (Taf. IV, Fig. 43, 44). Die Larve gewinnt nur ausgeprägtere Form und wird durch Resorption der feinen Dotterkörnchen ganz durchsichtig.

Am dritten Tage bilden sich die Gehörbläschen und die Kopfniere beginnt zu functioniren (Taf. V, Fig. 48, 49). Damit ist das Trochophora-Stadium zur vollkommenen Ausbildung gelangt.

Man kann die Larven in den Gläsern wohl noch eine Reihe von Tagen am Leben erhalten, doch sind nur noch geringe Fortschritte der Organisation zu beobachten, und es zeigen sich bald Folgen des Nahrungsmangels (wie bei der in Fig. 50, Taf. V, abgebildeten Larve vom vierten Tage).

Furchungsperiode.

Das Ei von Eupomatus uncinatus ist kuglig (Pomatoceros besitzt linsenförmige Eier, und auch die Larve vom Faro entwickelt sich wahrscheinlich aus einem sehr kleinen linsenförmigen Ei) und misst 0.09 Mm. im Durchmesser. Das Protoplasma des Eies ist mit kleinen Dotterkörnchen erfüllt und ziemlich durchsichtig. Die Farbe desselben ist blass-ziegelroth und betrifft sowohl die durchsichtige Substanz des Plasmas, als auch besonders die feinen Dotterkörnchen. Das reife Ei besitzt ein grosses Keimbläschen und eine dicke, homogene Eimembran (Zona pellucida).

Das Verschwinden des grossen Keimbläschens, die Ausstossung der Richtungskörperchen, die Befruchtung, die Bildung des Kernes in der "ersten Furchungskugel", die Vorgänge der Zelltheilung alle diese, soweit von mir beobachtet, typisch verlaufenden Processe sollen hier nicht näher erörtert werden.

Die Richtungskörper bleiben an ihrer Austrittsstelle liegen und bezeichnen — wie dies nun als allgemein giltige Regel erkannt ist — den animalen Pol. Beim Austritt der drei Richtungskörper wird oberhalb derselben die Eihaut buckelförmig ausgebuchtet, und diese Ausbuchtung, welche einen mit Flüssigkeit er-

(125)

füllten Hohlraum einschliesst, bleibt bis nach Ablauf der Furchungsperiode bestehen. In Taf. I, Fig. 1 ist das Stadium nach vollendeter Ausstossung der Richtungskörper dargestellt; der neue Kern ist am lebenden Objecte noch nicht sichtbar.

Die Furchung verläuft sehr ähnlich derjenigen von Pomatoceros, die uns durch die Untersuchungen v. Drasche's bekannt geworden ist. Nur ist aus seinen Angaben nicht ersichtlich, ob sie in den letzten Stadien in demselben Grade inäqual wird, wie es in unserem Falle zu beobachten ist.

Die erste Furche geht vom animalen Pole aus (wie dies allgemeine Regel ist) und umgreift rasch die ganze Peripherie; sie theilt das Ei oder die "erste Furchungskugel" in zwei gleiche Hälften. Während der Zweitheilung bildet sich in den meisten Fällen am vegetativen Pole eine zweite Ausbuchtung der Eihaut, die oft bis zum Ende der Furchungsperiode sich erhält (Taf. I, Fig. 2).

Auch die zweite Furche nimmt vom animalen Pole ihren Ausgang. Von dieser Theilung werden beide Zellen gleichzeitig betroffen; die Theilungsebene liegt meridional und senkrecht zur ersten, so dass dadurch vier gleiche Zellen entstehen, welche regelmässig im Kreuz um die Hauptachse angeordnet sind (Taf. I, Fig. 3, 4).

Durch eine äquatoriale Furche werden nun gleichzeitig alle vier Zellen je in zwei ungleiche Theilstücke getheilt. Es resultiren vier kleinere obere und vier grössere untere Zellen. Nachdem die Theilung vollendet ist, vollzieht sich rasch eine Lageveränderung der Zellen, welche für den weiteren Gang der Furchung von Bedeutung ist. Das obere Zellenkreuz verändert seine Lage gegen das untere durch eine Drehung, ähnlich wie sie bei der Furchung der Gastropoden etc. beobachtet wird. Aber der Drehungswinkel beträgt nicht wie bei den Gastropoden 45°, sondern nur die Hälfte von 45°. Die Drehung erfolgte so, dass bei Ansicht vom animalen Pole die oberen Zellen gegen die unteren von links nach rechts (also im Sinne des Uhrzeigers) verschoben sind. Bei Ansicht von der Seite (Taf. I, Fig. 5) sehen wir, dass dabei die früher horizontale Grenzebene, in welcher je eine obere und untere Zelle einander berühren, sich der Verschiebung entsprechend schief gestellt hat. Man kann, um die Umlagerung der Zellen zu charakterisiren, auch sagen, dass sich je eine obere und zugehörige untere Zelle ohne gegeneinander ihre Lage wesentlich zu verändern zusammen zur Hauptachse schief gestellt haben, und zwar in der Weise, dass (vom Beobachter aus) die obere Zelle nach links, die untere nach rechts verschoben erscheint. Am besten wird die Abbildung (Taf. I, Fig. 5), in welcher (126)

auch die hinteren Zellen mit punktirten Linien angedeutet sind, diese Verschiebung der Zellen erläutern. In diesem Stadium tritt auch schon die Furchungshöhle, anfangs nach beiden Polen offen, auf.

Der nächste Theilungsprocess betrifft alle acht Zellen gleichzeitig und führt zum 16 zelligen Stadium. Die Theilung sämmtlicher acht Zellen wäre in Bezug auf ihre ursprüngliche Lage eine meridionale zu nennen, doch da die Zellen eine schiefe Lage eingenommen haben, so sind auch die neuen Theilungsebenen entsprechend schief gestellt und die Theilstücke kommen nicht nebeneinander. sondern schief übereinander zu liegen (Taf. I, Fig. 6). Jede der vier oberen Zellen theilt sich so, dass das rechtsseitige Theilstück gegen den animalen Pol, das linksseitige gegen den Aequator zu liegen kommt. Jede der vier unteren Zellen theilt sich so. dass ihr rechtsseitiges Theilstück gegen den Aequator, das linksseitige (etwas grössere) gegen den vegetativen Pol liegt. Es bilden je vier Zellen eine Zone. Wir unterscheiden vier solcher übereinanderliegender Zonen. Jede Zone ist von der nächsten nur ungefähr eine halbe Zellbreite entfernt und die Zonen greifen daher ineinander. Von oben gesehen, erscheint, wenn wir die oberste Zone als die fixe betrachten, die zweite um etwa 221/2º nach rechts, die dritte um 221/0° nach links gedreht, und die Zellen der untersten Zone stehen wieder genau unter jenen der obersten (Fig. 6). -Die vier untersten Zellen sind etwas grösser als die übrigen zwölf, die untereinander ungefähr gleiche Grösse besitzen. Diese vier untersten Zellen repräsentiren, wie aus der weiteren Ent wicklung hervorgeht, das Endoderm plus Mesoderm (man kann beides zusammen auch als primäres Endoderm bezeichnen), während die übrigen Zellen nur Ektoderm liefern. In Bezug auf die geschilderte Lage der Zellen muss noch besonders auf die Abbildungen verwiesen werden. Am wichtigsten ist die Seitenansicht (Fig. 6), die besonders mit der gleichen Ansicht der früheren Stadien (Fig. 5 und 3) verglichen werden möge. Die charakteristische Lagerung der Zellen ist unmittelbar nach der Theilung, wo die Zellen eine mehr sphärische Form besitzen, am besten ausgeprägt, so z. B. bei dem in Fig. 6 abgebildeten Stadium, wo der Theilungsprocess eben vollendet ist, so dass die neuen Zellkerne noch nicht einmal sichtbar sind. Der optische Durchschnitt (Taf. I, Fig. 7) zeigt die allseitig geschlossene Furchungshöhle. Auch die Ansicht vom animalen Pole (die vom vegetativen bietet ein ganz ähnliches Bild) ist sehr instructiv (Taf. I, Fig. 8).

Im weiteren Verlaufe der Furchung erfolgt nur eine Ver-

(127)

mehrung der Ektodermzellen. Zunächst theilen sich die vier oberen Zellen; die regelmässige Anordnung der hieraus resultirenden acht Zellen wird in den meisten Fällen durch Verschiebung alsbald gestört. Die acht Zellen, welche den zwei äquatorialen Zonen angehörten, ordnen sich in eine Ebene, so dass jetzt nur eine und zwar achtzellige, äquatoriale Zone vorliegt (Taf. I, Fig. 9).

Die Zellen am animalen Pole erfahren sodann noch weitere Vermehrung. Es ist möglich, dass dabei Theilstücke der äquatorialen Zellen nach oben rücken. Auch gegen den vegetativen Pol geben die äquatorialen Zellen Theilstücke ab, und zwar beobachte ich anfangs vier (wie dies in Taf. I, Fig. 11, abgebildet ist), später acht solcher Zellen. Ich betrachte dieses Stadium als Schluss der Furchungsperiode, da sich die Zellen nun epithelartig enger aneinander zu schliessen beginnen. Die Zahl der Zellen, die wegen der nicht mehr vollkommen regelmässigen Anordnung schwer ganz genau zu bestimmen ist (die bei tiefer Einstellung sichtbaren Zellen der anderen Seite sind schwer zu zählen), beträgt dann ungefähr 32. nämlich: 4 Zellen am animalen Pole, hierauf ein Kreis von ungefähr 8 Zellen, von welchen wahrscheinlich 4 von den oberen und 4 von den äguatorialen Zellen abstammen, dann 8 äguatoriale Zellen und 8 (anfangs, wie in Fig. 11, nur 4) untere Abkömmlinge derselben, und endlich am unteren Pole die vier grossen Zellen.

Periode der Blastula.

Die Zellen schliessen sich nun auch an der Oberfläche enger aneinander und legen sich dabei dicht an die Eimembran. Nur am animalen Pole bleibt ein kleiner Hohlraum, und zwar innerhalb jener Ausbuchtung der Eimembran, die von der Bildung der Richtungskörper herrührt (Taf. II, Fig. 13-16). Die Richtungskörper, die früher dort lagen, sind verschwunden; dieselben sind entweder zerfallen oder in den Embryo aufgenommen; ich habe keine directe Beobachtung über ihr Schicksal gemacht. Etwas später verflacht sich aber auch diese Ausbuchtung der Eimembran und der kleine Hohlraum verschwindet (Taf. II, Fig. 17).

Die bedeutsamste Formveränderung zeigen die vier unteren Zellen; sie erscheinen von den Seiten her zusammengedrückt und daher im Frontalschnitt (Fig. 14) viel schmäler als im Medianschnitt (Fig. 13). Es wird dadurch möglich, von diesem Stadium an die Medianebene zu unterscheiden. Doch ist die orale und anale Seite ¹) noch nicht zu unterscheiden und die Form hat äusserlich (soweit die Beobachtung reicht) noch den "zweistrahlig symmetrischen" Bau.

Die vier Endodermzellen vermehren sich nun sowohl in der Richtung der Frontalebene als auch in der Richtung der Medianebene. Im Frontalschnitt sehen wir nun je vier Zellen nebeneinander (Taf. II, Fig. 16) und ebenso im Medianschnitt vier Zellen hintereinander liegen (Taf. II, Fig. 15). Bei der letzteren Ansicht sehen wir die zwei Zellen an dem analen Rande (je eine Zelle rechts und links von der Medianebene) durch besondere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet (Fig. 15, M); es ist nun Oral- und Analseite und damit auch rechts und links unterscheidbar. Von jetzt an erkennen wir also die Form als bilateral symmetrisch.

Von den ursprünglichen vier Endodermzellen (Taf. II, Fig. 13 und 14) gehören zwei der rechten, zwei der linken Körperseite an. Die beiden Ebenen, welche die kreuzförmige Zellgrenze dieser vier Zellen bilden, sind bis auf das vierzellige Furchungsstadium (Taf. I, Fig. 4) zurückführbar. Eine dieser beiden Ebenen — und aus theoretischen Gründen kann wohl vermuthet werden, dass es von Anfang an eine bestimmte ist — entspricht der Medianebene. Da wir dieselbe durch Beobachtung erst in einem viel späteren Stadium (Fig. 13, 14) bezeichnen können, so bleibt es unentschieden, ob die "erste Furche" der Medianebene oder der Frontalebene entspricht.

Jene zwei charakteristischen Zellen des Endodermfeldes, welche die anale Seite bezeichnen, sind leicht kenntlich, da sie durch Zusammenziehung eine mehr sphärische Form annehmen und sich dadurch von den übrigen Endodermzellen zu sondern beginnen; sie treten nach rückwärts ein wenig aus der Zellreihe des Endodermfeldes heraus (Taf. II, Fig. 15). Diese zwei Zellen repräsentiren die Anlage des Mesoderms, es sind die sogenannten "Ur-Mesodermzellen".

Obwohl man nun für alle Zellen ihre Bestimmung in Bezug auf die Keimblätterbildung schon angeben kann, so ist doch die Anordnung derselben noch eine solche, wie sie für das Stadium der Blastula (H a e c k el) charakteristisch ist. Schon in diesem frühen Stadium aber tritt ein, anfangs sehr zarter, äquatorialer Wimperkranz auf (Fig. 15); derselbe erweist sich durch die weitere Entwicklung als identisch mit dem präoralen Wimperkranze der Larve.

¹) Da die Termini "Bauch- und Rückenseite" für die Embryonen nicht ohneweiters in demselben Sinne anwendbar sind, wie für die Larve, so verwende ich für die frühen Stadien die Ausdrücke "Oral- und Analseite".

Claus, Arbeiten aus dem Zoologischen Institute etc. Tom. VI, Heft 1.

Der Wimperkranz liegt genau äquatorial zur primären Hauptachse; dies ist hier direct ersichtlich, da in diesem frühen Stadium die primäre Achse noch durch keinerlei Verschiebung gestört ist.

Etwas später, nämlich zu Beginn der Gastrulabildung, treten genau am animalen Pole, in der Mitte des vom Wimperkranze umsäumten Scheitelfeldes, einige, zunächst auch noch sehr zarte Wimpern auf (Taf. II, Fig. 19). Dieselben sind die ersten Anfänge des Wimperschopfes, welcher bei der Larve in der Mitte der Scheitelplatte wurzelt.

Alle diese Wimperbildungen durchbohren trotz ihrer grossen Zartheit die Eimembran, in welcher keinerlei vorgebildete Poren sichtbar waren.¹)

Periode der Gastrulabildung und Schliessung des Gastrulamundes.

In den folgenden Entwicklungsstadien findet die Einstülpung des Endoderms und die Sonderung der Ur-Mesodermzellen statt und sodann die partielle Schliessung des Gastrulamundes.

Betrachten wir zunächst die Einstülpung des Endoderms. Die Zellen des Endodermfeldes lösen sich wieder von der Eimembran los; sie heben sich von derselben ein wenig ab und es entsteht ein anfangs flacher, linsenförmiger, von Flüssigkeit erfüllter Hohlraum am vegetativen Pole. Dieser Hohlraum ist für die Stadien, wo die Einstülpung vor sich geht, charakteristisch und er verschwindet wieder mit der Vollendung der Einstülpung und Schliessung des Gastrulamundes.

Die Vertiefung der Einstülpung ist von allem Anfang an von einer Verengerung des Gastrulamundes begleitet. Diese beiden Processe stehen in innigstem Zusammenhang. Das Ektoderm nimmt vom Stadium der Fig. 15 an immer mehr an Dicke ab und an Flächenausdehnung zu und rückt daher gegen den vegetativen Pol vor; dadurch wird sowohl der Gastrulamund verengert, als auch das Endoderm tiefer nach innen gedrängt.

Das Vorrücken des Ektoderms beginnt an den beiden Seiten des Gastrulamundes viel früher als am vorderen und hinteren Rande. Der Beginn dieses Vorganges liegt schon in der seitlichen Comprimirung des Endodermfeldes in den Stadien der Fig. 13-16 vor. Man kann aus der Form der Zellen schliessen, dass das Endoderm dabei der passive Theil ist. Die Endodermmasse ist anfangs

¹) Als Curiosum ist zu erwähnen, dass Schenk (Wiener Sitzb. B. 70, 1874) die Wimpern auf Spermatozoen zurückführt, wogegen Stossich (l. c.) mit Recht polemisirt.

nach der Oberfläche zu noch breit, während der verschmälerte innere Theil und die eingebogene seitliche Begrenzung schon die Wirkung des seitlichen Druckes erkennen lassen (Fig. 14 und 16). Dann weicht auch an der Oberfläche die Endodermmasse den vorrückenden Ektodermzellen; sie wird aber in der Tiefe in Folge dessen wieder breiter (Fig. 18). Endlich rücken die Seitenränder des Ektoderms so weit vor, dass die Endodermmasse aussen schmal und innen breit erscheint (Fig. 20). Man beachte die Formveränderung, welche die Endodermzellen dabei erfahren. Sie sind anfangs keilförmig, wobei das äussere Ende der Zellen breiter ist (Fig. 14 und 16); dann werden sie cylindrisch (Fig. 18) und zuletzt wieder keilförmig, aber mit dem breiteren Ende nach einwärts (Fig. 20). Die Zellen erscheinen dann auf dem Querschnitte fächerförmig angeordnet. Erst später prägt sich die fächerförmige Anordnung auch im Medianschnitt aus (Fig. 21). Die Endodermzellen krümmen sich dann ein wenig nach der analen Seite (Fig. 23).

In den Stadien, wo der Gastrulamund schon bedeutend verengt ist, liegt er noch nahezu central am vegetativen Pole (Fig. 21, 23). Erst in den letzten Stadien der Gastrulaschliessung wird er merkbar excentrisch (Taf. III, Fig. 25).

Das Einstülpungslumen ist, so lange die Endodermzellen eine mehr passive Rolle spielen, nur wenig tief; es ist in diesen Stadien sogar nur selten so tief, wie es in Taf. II, Fig. 23 und 24, abgebildet ist. Es erfolgt aber alsbald eine, wahrscheinlich active Zusammenziehung der Endodermzellen; sie wandeln ihre hohe cylindrische oder eigentlich keilförmige Gestalt in eine kubische um; dabei wird nun das Einstülpungslumen zu einem längeren, aber sehr engen Canal ausgezogen (Taf. III, Fig. 25 und 27).

Nun ist der Gastrulamund zu einer kleinen Oeffnung verengt, welche bedeutend gegen die orale Seite verschoben ist (Fig. 25). Die excentrische Lage ist daraus zu erklären, dass der Gastrulamund sich spaltförmig von hinten nach vorne geschlossen hat und dass die kleine Oeffnung nur dem vordersten Theil des Spaltes entspricht. Für diese Auffassung ist der Nachweis von Wichtigkeit, dass hinter der kleinen persistirenden Oeffnung, dort wo das Ektoderm sich vom Endoderm schon vollkommen gesondert hat, noch ein deutlicher Spalt im Ektoderm, eine Naht oder "Gastrula-Raphe", zu beobachten ist (Taf. III, Fig. 26). Man kann diesen Spalt am optischen Frontalabschnitt selbst noch ziemlich lange Zeit nach der Schliessung des Gastrulamundes nachweisen (Taf. III, Fig. 30).

9* (131)

Die Sonderung der Urmesodermzellen findet schon bei Beginn der Endodermeinstülpung statt. Der Process erfolgt im Wesentlichen in derselben Weise, wie er schon mehrfach, bei Mollusken, Anneliden, Gephyreen, Bryozoen und Crustaceen geschildert wurde. Die Zellen ziehen sich zusammen und streben, die kugelförmige Gestalt anzunehmen (Taf. II, Fig. 15), sie verlieren dadurch ihren innigen Zusammenhang mit den anderen epithelartigen Zellen und werden dann, wenn durch das Vorrücken des Ektoderms der seitliche Druck sich steigert, aus der Reihe der epithelartigen Zellen gedrängt, so dass sie nach Innen in die Furchungshöhle gelangen. Die Mechanik dieses Vorganges wird bei Betrachtung der Taf. II, Fig. 15-20, wohl am besten ersichtlich werden.

Während der Gastrulabildung erhoben sich die Embryonen mittelst der immer kräftiger functionirenden Flimmerapparate vom Boden des Gefässes und sammelten sich allmälig dicht unter der Oberfläche des Wassers an.

Bildung der Larvenorgane aus den Keimblättern.

Rings um die kleine Oeffnung, welche als letzter Rest des Gastrulamundes übrig bleibt, zieht sich das Ektoderm zusammen und senkt sich trichterförmig ein (Taf. III, Fig. 27, 29). Die Ektodermeinsenkung wächst immer weiter nach Innen, das Endoderm vor sich herschiebend (Taf. III, Fig. 33). Sie bildet die Anlage des Oesophagus. Das Lumen dieser Ektodermeinwucherung ist nur durch einen centralen Spalt, um welchen sich die Zellen anordnen, angedeutet. Dieses zapfenförmige Gebilde verschiebt sich während seiner Entwicklung, es rückt immer weiter vom vegetativen Pole weg und nähert sich immer mehr dem oralen Rande des Wimperkranzes. Dies beruht darauf, dass zur Bildung des Oesophagus das Ektoderm der oralen Seite in überwiegendem Masse in Anspruch genommen wird; ferners darauf, dass das Ektoderm zwischen Oesophagus und analem Rande des Wimperkranzes, sich verdünnt und ausdehnt, während das Ektoderm zwischen Oesophagus und oralem Rande des Wimperkranzes sich verdickt und zusammenzieht. Später wird das letztere ganz in die Bildung des Oesophagus einbezogen, so dass derselbe dann unmittelbar an die Zellen des Wimperkranzes grenzt.

Während der Bildung des Oesophagus verändert sich auch die Endodermmasse. Sie verlängert sich zunächst und biegt nach hinten um (Taf. III, Fig. 27 und 29); das hintere verschmälerte Ende wächst sodann in einen anfangs soliden Fortsatz aus (Taf. III, (132) Fig. 33), welcher nach unten gegen das Ektoderm gerichtet ist und dasselbe an jener Stelle berührt, wo später der After durchbricht. Die Zellen dieses Gebildes sind anfangs locker angeordnet und nach aussen sphaerisch vorspringend (Fig. 33), schliessen sich aber alsbald enger aneinander, ein cylindrisches Gebilde zusammensetzend, welches die Anlage des Dünndarms bildet (Fig. 34). Der Darmcanal zeigt jetzt drei Abtheilungen, den ektodermalen Oesophagus und zwei endodermale Abschnitte, nämlich einen grösseren Abschnitt, den später kugelförmig aufgetriebenen M agen, und einen kleineren Abschnitt, den später schlauchförmig engen Dünndarm. Die nächste Veränderung ist die Bildung des Lumens aller drei Abtheilungen und das Auftreten von Wimpern zunächst im Magen (Taf. III, Fig. 36), später im Dünndarm und zuletzt erst im Oesophagus (Taf. IV, Fig. 41).

Durch jene früher erwähnte Ausdehnung des Ektoderms an der analen Seite der unteren Hemisphäre wird bewirkt, dass auch die Polzellen des Mesoderms sich verschieben (Taf. III, Fig. 29), so dass sie allmälig dem animalen Pole gegenüber zu liegen kommen (Taf. III, Fig. 33) und dann das Hinterende bezeichnen. Diese Verschiebung dauert sehr lange und ist erst an der jungen Larve (Taf. IV, Fig. 41) ganz vollendet.

Die Urmesodermzellen theilen sich jede alsbald, nachdem sie sich vom Endoderm gesondert haben, in eine grössere Polzelle, die an dem ursprünglichen Platze der Urzelle liegen bleibt, und eine oralwärts rückende, kleinere Tochterzelle (Taf. III, Fig. 26). Diese charakteristische Art der Theilung ist auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung immer von Neuem zu beobachten. Von den Polzellen theilen sich stets kleinere Tochterzellen ab, die sich weiter differenziren, während das grössere Theilstück als Polzelle an dem ursprünglichen Orte bleibt und im indifferenten Zustande verharrt. Die Polzelle wird während der Embryonal-Entwicklung durch die wiederholten Theilungsprocesse immer kleiner, aber sie ist in jedem Stadium die grösste der vorhandenen Mesodermzellen.

Die Polzellen geben nach zwei Richtungen Theilzellen ab, nämlich einerseits in der Richtung gegen die Mundöffnung und andererseits nach der analen Seite. Die letzteren Zellen sind nur von geringer Anzahl und liefern glatte Muskelzellen für den Dünndarm der Larve (mes * in Taf. III und IV, Fig. 34, 35, 37, 44 etc., man vergleiche auch Taf. IV, Fig. 38).

Die Bestimmung der oralwärts wandernden Theilzellen ist viel mannigfaltiger. Dieselben bilden zunächst jederseits eine einfache

(133)

Reihe von Zellen, die dem Ektoderm anliegend von den Polzellen bis gegen die Mundregion sich erstreckt. Vom Vorderende dieser Zellreihe lösen sich die Zellen, um zu verschiedenen einfachen Organen umgebildet zu werden, während von hinten her die Zellreihe immer erneuert wird. Schliesslich bleibt aber bei der jungen Trochophoralarve doch nur die einzige Polzelle (jederseits) zurück, während alle übrigen Zellen der Zellreihe durch Differenzirung umgewandelt sind. Wir werden diese beiden Zellreihen als "primäre Mesodermstreifen" bezeichnen, im Gegensatze zu den "secundären Mesodermstreifen", die später bei Entwicklung des Rumpfes von den zwei Polzellen aus neugebildet werden.

Wir wollen nun die Gebilde kennen lernen, die von den primären Mesodermstreifen aus ihren Ursprung nehmen. Zunächst lösen sich Zellen von denselben ab, die an den Oesophagus treten; ferner jederseits eine Zelle, die vorne auf die Magenwand sich lagert (Taf. III, Fig. 36); dieses Zellenpaar sendet später dünne Verbindungsfäden zum Scheitelfeld (vergleiche besonders Taf. IV, Fig. 45). Sehr frühzeitig bildet sich ein Ringmuskel an jener Stelle, wo der Oesophagus mit dem Magen zusammenhängt (Taf. III, Fig. 36). Dieser Muskel differenzirt sich am frühesten von allen Muskeln der Larve und ist auch alsbald functionsfähig. - In der Folge sehen wir den primären Mesodermstreif sich verlängern (Taf. IV, Fig. 37, 38, 39, 40) und von seinen Zellen aus bilden sich : Erstens der ventrale Längsmuskel, der aus zwei Zellen besteht, einer vorderen, die von der Scheitelplatte bis zur Hälfte des Scheitelfeldes sich erstreckt, und einer hinteren, längeren spindelförmigen Zelle, die von dieser Stelle des Scheitelfeldes bis in die postorale Mundregion hinzieht (Taf. IV, Fig. 41 etc.), zweitens in der postoralen Körperregion ein dem Ektoderm anliegender Ringmuskel, zu dem später noch ein zweiter sich gesellt (Taf. IV, Fig. 43, 44 R. musc.), drittens die Kopfniere, welche aus jener Zelle entsteht, die jederseits unmittelbar an die Polzelle grenzt, also nächst dieser die hinterste Zelle des primären Mesodermstreifens ist; diese Zelle zieht sich gegen den Oesophagus hin in die Länge (Fig. 41) und erweist sich in der weiteren Entwicklung als Anlage des primären Excretions-Organes oder der "Kopfniere" (Fig. 43, 44, KN). Am Vorderende dieser Zelle liegt eine andere rundliche (Fig. 43), die später die Endzellen des Organes liefert. Ausser diesen Gebilden finden sich nur noch einige Mesodermzellen von untergeordneter Bedeutung.

Auch in der Ektodermschichte treten in dieser Ent-

wicklungsperiode morphologisch bedeutsame Veränderungen auf. Das Ektoderm bildet in jenem Stadium, wo die Gastrulaschliessung beendet ist (Taf. III, Fig. 25, 26), eine allseitig nahezu gleich dicke Schichte kubischer Zellen. Nur am animalen Pole erscheint dasselbe schon jetzt merklich dicker.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung concentrirt sich das Ektoderm an gewissen Stellen und wird an den übrigen Stellen dünner. Jene Concentrirung, durch welche der Oesophagus gebildet wird, haben wir schon geschildert. Die Verdickung am animalen Pole, welche schon zu Ende der Gastrula-Periode bemerkbar wird, liefert die Scheitelplatte oder Anlage des oberen Schlundganglions. Eine sehr bedeutende Ektodermverdickung bilden auch die Zellen, welche den präoralen Flimmerkranz tragen. Diese colossalen Zellen setzen einen präoralen, ektodermalen Ringwulst zusammen (Fig. 33, 34 etc.). Ausserdem findet sich noch eine kleine Ektodermverdickung nahe am unteren Pole (Taf. III, Fig. 36), an jener Stelle, wo später die Afteröffnung entsteht, die wir daher anale Verdickung benennen. Unter den Zellen derselben ist eine durch den Besitz eines feinen starren Härchens ausgezeichnet (zuerst in Fig. 33 bemerkbar); dieses Härchen bezeichnet das spätere Hinterende der Larve. In derselben Zelle bildet sich zu Ende der embryonalen Periode eine mit Flüssigkeit erfüllte Vacuole (Fig. 41). Durch diese Vacuole wird der Zellkern alsbald zur Seite gedrängt und die Zelle bildet die schon von Stossich beobachtete Analblase, die bisher nur bei Serpulidenlarven beobachtet ist. Schon Freiherr von Drasche hat die Entstehung dieses Gebildes beobachtet und ich kann hier seine Angaben vollkommen bestätigen.

Die Wimper-Apparate werden immer kräftiger. Die Wimpern des Wimperschopfes wachsen zu bedeutender Länge aus; die des Wimperkranzes sind nicht so lang, aber kräftiger. Hinter diesem bildet sich allmälig immer breiter werdend (Fig. 33, 36, 37) eine Wimperzone aus, welche gegen die anale Seite schmäler, gegen den Mund hin breiter ist — die adorale Wimperzone.

Die Körperform des Embryo ist nach beendeter Furchung, wenn sich die Zellen an die Eimembran anlegen, annähernd kugelrund. Durch den Einstülpungprocess wird die Vollkommenheit dieser Gestalt nur unbedeutend und vorübergehend gestört. Erst dann, wenn die Höhlen des Körpers, zunächst die primäre Leibeshöhle (Fig. 34) und etwas später auch das Lumen des Darmcanals (Fig. 36), sich erweitern und dadurch die Ausdehnung des ganzen Körpers eine grössere wird, beobachten wir eine gleichzeitige, zwar nur geringe

(135)

Veränderung der Form. Die Mundregion erscheint etwas abgeflacht und die Hauptachse, besonders zu Ende der Embryonal-Periode, etwas verlängert. Aber selbst in diesen Stadien ist die Abweichung von der Kugelform noch nicht bedeutend.

Wir wollen noch die allgemeinen histologischen Veränderungen, welche während der Embryonal-Periode auftreten, betrachten. Zellkerne und Zellgrenzen sind am Schlusse der Embryonal-Periode am lebenden Object nicht mehr überall wahrnehmbar. In den endodermalen Darmabtheilungen, Magen und Dünndarm, und am äquatorialen Ringwulst sind zu dieser Zeit wohl meist noch die Zellkerne, aber nicht mehr die Zellgrenzen sichtbar.

In dem Plasma der Zellen ist die Auflösung der Dotterkörnchen und im Zusammenhange damit die Veränderung der Färbung, ferners das Auftreten neuer Pigmentkörner zu beobachten. Wenn wir die Veränderung der Färbung ganz im Allgemeinen betrachten, so sehen wir, dass die röthliche Färbung, welche anfangs über das ganze Ei ausgedehnt war, sich allmälig auf die äquatorialen Zellen, welche den Wimperkranz tragen, concentrirt. Doch ist diese Erscheinung meiner Auffassung nach auf zweierlei Processe zurückzuführen. Die röthlichen Dotterkörnchen, die in allen Zellen des Ekto-, Meso- und Endoderms ziemlich gleichmässig vertheilt sind, werden resorbirt; später schwindet auch noch die diffuse. dem "homogenen" Plasma angehörende Färbung; erst in der Larve ist dieser Process beendet und dann ist das Protoplasma farblos und durchsichtig. Andererseits treten aber in den äquatorialen Zellen, genau unterhalb des Wimperkranzes, sehr frühzeitig (vergl. Taf. II, Fig. 23, 24 und 29) neue pigmentirte Körnchen auf, die meiner Ansicht nach mit den Dotterkörnchen nicht identisch sind, obwohl sie in der Farbe mit denselben übereinstimmen. Dieselben nehmen an Grösse und intensiver Färbung im Verlaufe der Entwicklung zu und bilden eine Pigmentzone, die um so auffallender hervortritt, je durchsichtiger und farbloser die übrigen Theile der Larve werden (Taf. IV, Fig. 44). - Auch die grösseren Pigmentkörner des Auges, welche eine ähnliche, doch intensivere Farbe besitzen, sind zweifellos Neubildungen. Sie treten zu Ende der Embryonal-Periode auf.

Vollendung der Differenzirungen und das Trochophora-Stadium.

In den ersten zwei Tagen nach vollendeter Embryonal-Entwicklung erfährt die Larve noch in sehr wesentlichen Punkten eine Vervollkommnung ihrer Organisation: Die äussere Körperform erhält erst in dieser Zeit den der Larve eigenthümlichen Charakter. In Bezug auf die Bewimperung wird der bekannte Typus vervollständigt, indem der postorale Wimperkranz und der ventrale Wimperstreif sich entwickeln (Taf. IV, Fig. 43, 44). Auch erfolgt erst in dieser Periode der Durchbruch des Afters und die Bildung des Hinterdarmes (Fig. 43, An). — Ferners fallen in diese Zeit sehr wesentliche histologische Differenzirungen, denn Organe, die schon zu Ende der Embryonal-Entwicklung in ihrer zelligen Anlage vorhanden waren, werden erst jetzt histologisch differenzirt und functionsfähig; die Bildung des präoralen Ringnerven gehört zu diesen neuen histologischen Erscheinungen. — Zuletzt ist in dieser Entwicklungsperiode noch das Auftreten der Gehörbläschen zu beobachten.

Betrachten wir zunächst die Ausbildung der Körperform. Die Erscheinungen schliessen sich ihrem Wesen nach den zu Ende der Embryonal-Periode beobachteten continuirlich an. Denn auch diese nächsten postembryonalen Veränderungen der Körperform sind noch von einer bedeutenden Vergrösserung des Volumens begleitet, die auf einer Vergrösserung der inneren Hohlräume, der primären Leibeshöhle und des Lumens des Darmcanales, beruht. Dabei werden die Wandungen dieser Höhlen, nämlich die Leibeswand und die Darmwand, bedeutend dünner. Hier wollen wir zunächst die Veränderungen der Leibeswand in Betracht ziehen. Wir sehen, dass jene Stellen des Ektoderms, welche sich als Verdickungen präsentirten, noch immer mehr hervortreten, und zwar dadurch, dass die dazwischen liegenden Ektodermpartien sich noch immer mehr ausdehnen und verdünnen, so sehr, dass sie zuletzt nur eine äusserst zarte Membran darstellen. Die Scheitelplatte und der präorale Ringwulst erscheinen dann, obzwar aus einer einfachen Zellschicht zusammengesetzt, als mächtige Ektodermverdickungen. Die kleine anale Ektodermverdickung wird zur Bildung eines kurzen Hinterdarmes aufgebraucht ; von einer Zelle derselben wird auch die "Analblase" gebildet, welche bei ihrer bedeutenden Ausdehnung auf die Körperform Einfluss nimmt und besonders die auffallend dorsale Lage des Afters bewirkt. Auch die sehr bedeutende Erweiterung der Mundöffnung wirkt formgestaltend. - Anfangs ist das Zunehmen der Längendimension überwiegend, wobei besonders der postäquatoriale Körperabschnitt sich kegelförmig streckt (Taf. IV, Fig. 43). Dieses Ueberwiegen der Längendimension wird später durch bedeutende Ausdehnung des äquatorialen Ringes wieder aufgehoben, obwohl sich namentlich das Hinterende des Kegels

17

(137)

zwischen postoralem Wimperkranz und After noch auszudehnen fortfährt (Taf. V, Fig. 49). — Wir beobachteten nämlich, dass der postorale Wimperkranz anfangs sehr weit hinten, ganz nahe am After, liegt (Taf. IV, Fig. 44); er ist von demselben nur durch eine sehr schmale Ektodermzone getrennt; diese Ektodermzone dehnt sich erst später mehr aus, so dass dann die Entfernung des postoralen Wimperkranzes vom Hinterende grösser wird (Taf. V, Fig. 49).

Am dritten Tage nach der Befruchtung (Taf. V, Fig. 49) ist die charakteristische Körperform der Larve schon gut ausgeprägt. Die Stütze des ganzen Körperbaues bildet der mächtige äquatoriale Ringwulst, der auch nach aussen sich kielförmig vorwölbt; an diesen schliesst sich der prääquatoriale Körpertheil — oder das Scheitelfeld —, welcher annähernd glockenförmig ist, und der postäquatoriale Körpertheil, der ungefähr die Kegelform besitzt.

Die Leibes wand besteht aus einer einfachen Ektodermschichte, der nur vereinzelte Mesodermgebilde sich anfügen. Die Ektodermschichte ist nach aussen noch von der als provisorische Cuticula fungirenden Eimembran umkleidet, die besonders am Scheitelfeld eine ziemlich dicke Schichte bildet, in der postäquatorialen Körperregion aber schon viel dünner geworden ist. Zellkerne und Zellgrenzen des Ektoderms werden bei der zunehmenden Durchsichtigkeit des Plasmas durch Ausgleichung der Lichtbrechungs-Verhältnisse am lebenden Objecte unsichtbar.

Die am vorderen Pole gelegene Scheitelplatte lässt am längsten noch ihre hohen cylindrischen Zellen erkennen (Taf. V, Fig. 49). Die Scheitelplatte trägt den Wimperschopf, der aus sehr langen, ziemlich kräftigen Wimpern besteht.

Der präorale Ring wulst besteht aus einer Reihe colossaler Zellen mit besonders grossen Zellkernen. Zuerst verschwinden die Grenzen dieser Zellen (Taf. IV, Fig. 38), und nachdem auch die Zellkerne unsichtbar geworden (Taf. V, Fig. 44 etc.), ist am lebenden Object die zellige Zusammensetzung nicht mehr ersichtlich. Die Zellreihe trägt den präoralen Wimperkranz, der aus einer Reihe überaus kräftiger Wimpern besteht. An diesen colossalen Wimpern kann man sehr gut das Wesen der Wimperbewegung studiren. Die Wimper ist in der Ruhe hakenförmig gekrümmt; man kann beobachten, dass die Bewegung auf Formveränderung und Contractilität der Wimper selbst beruht.

Die Thätigkeit der Wimpern geht in geordneter Weise vor sich, sie macht vollkommen den Eindrack einer willkürlichen Bewegung. (138)

In dem Ringwulste verläuft nahe an der Basis der Zellen und genau unterhalb des Wimperkranzes ein ansehnlicher heller Strang; derselbe setzt sich continuirlich durch alle Zellen fort. er ist in sich selbst ringförmig geschlossen. Es ist dies der Kleinenberg'sche Ringnerv. Von diesem Ringnerven geht je eine senkrecht aufsteigende helle Faser bis an die Basis jeder einzelnen Wimper (Taf. IV, Fig. 43-45). Diese Faser ist eben so dick als die Wimper. Ich habe darauf geachtet, ob an diesen Fasern während der Thätigkeit der Wimpern active Bewegung zu beobachten sei, ob diese Fasern demnach eine Fortsetzung der contractilen Wimpersubstanz in das Innere der Zelle wären. Ich konnte an den Fasern keine active Bewegung wahrnehmen; in einigen Fällen sah ich eine schwache Bewegung, die ich ihrem Charakter nach für eine passive - nämlich für eine Zerrung der . Faser, die von der sich bewegenden Wimper ausging - halten musste. Ich halte die hellen, innerhalb der Zelle vom Ringnerven zu jeder Wimper aufsteigenden Fasern für Nervenendigungen. Dafür spricht die Continuität mit dem Ringnerven, die optische Uebereinstimmung mit der Substanz desselben und der Mangel der Contractilität. 1)

Eine speciellere histologische Untersuchung — namentlich mit Hilfe von Reagentien — der Nervenendigungen an diesem überaus interessanten und günstigen Objecte wäre sehr wünschenswerth. Ich musste diesmal leider meine Untersuchung abbrechen, bevor ich diese Absicht ausgeführt hatte.

Ich will an dieser Stelle hervorheben, dass es mir nicht gelang, ausser dem Ringnerven andere Nerven in der Larve nachzuweisen; man kann vermuthen, dass das Nervensystem sich ähnlich verhalte, wie bei der Polygordiuslarve, und dass nur die Schwierigkeit der Beobachtung es verhindert, alle Theile zu sehen. Es mögen diese Fragen künftigen Untersuchern überlassen bleiben.

Die Zellen des Ringwulstes sind mit Pigmentkörnern versehen, die sich vor und hinter dem Ringnerven anhäufen, die Region des Nerven aber freilassen (Taf. IV, Fig. 44). Gegen die Rückenseite zu nimmt die Pigmentirung ab.

Bei den Larven vom dritten Tage (nach der Befruchtung) treten

(139)

¹) Aehnliche Bilder hat Kowalevsky bei Dentalium gesehen. (Ann. d. Musée d. Marseille 1883.) Ich will hier aber besonders auf die wichtigen und grundlegenden Beobachtungen Engelmann's (z. Anat. u. Phys. d. Flimmerzellen, Pflüger's Arch. XXIII. B. 1880) verweisen. Weiters: C. Rabl über Zelltheilung Morphol. Jahrb. X. B. 1884, woselbst auch einschlägige Literatur.

am vorderen Rande des Ringwulstes im Ektoderm Vacuolen auf, die eine Reihe geschlossener wabenähnlicher Hohlräume darstellen (Taf. V, Fig. 49); an der ventralen Seite sind diese Hohlräume zahlreicher und dichter gedrängt, aber kleiner als an der Dorsalseite. Dieses vacuolisirte Gewebe scheint mir nur tektonische Bedeutung zu haben, es vermittelt den Uebergang von dem dicken Ringwulst zu der sehr dünnen Zellschicht des Scheitelfeldes. Man kann auch sagen, dass durch die Vacuolisirung eine Ersparung an Substanz bedingt ist.

Zu der ursprünglichen einfachen Wimperreihe des präoralen Wimperkranzes gesellt sich eine zweite zartere, vor derselben liegende Wimperreihe (Fig. 44 etc.), so dass der präorale Wimperkranz zweireihig wird.

Die adorale Wimperzone wird nach hinten von einer Reihe etwas stärkerer Wimpern, dem postoralen Wimperkranz, begrenzt. Derselbe ist zuerst nur an der Ventralseite bemerkbar, erstreckt sich aber alsbald bis an den Rücken (Fig. 44).

An der Ventralseite setzt sich die Bewimperung in Form eines schmalen Streifens vom Munde bis an's Hinterende fort (Fig. 43 etc., vergl. auch Taf. V, Fig. 51).

Gleich zu Beginn des Larvenlebens bricht der Hinterdarm an jener Stelle, wo er mit dem Ektoderm verwachsen ist, mittelst einer kleinen Oeffnung nach aussen durch. Das Ektoderm zieht sich an dieser Oeffnung trichterförmig nach innen und bildet so einen kurzen ektodermalen Hinterdarm (Taf. IV, Fig. 43). Die Afteröffnung ist durch die bedeutende Entwicklung der endständigen Ektodermblase ("Analblase" Stossich) stark dorsalwärts verschoben.

Die Analblase dehnt sich bedeutend aus, so dass sie auch nach innen gegen die Leibeshöhle stark vorspringt (Taf. IV, Fig. 44); sie erscheint später öfters gekammert, da beim Wachsthum derselben Nebenvacuolen auftreten (Taf. V, Fig. 49).

Das Auge, welches schon am Schlusse der Embryonal-Periode auftritt (Taf. IV, Fig. 41), besteht aus einer Anhäufung braunrother Pigmentkörner, die an Intensität der Färbung während der ersten Tage des Larvenlebens zunehmen. Diese Pigmentanhäufung liegt in einer Zelle des Scheitelfeldes, welche eine abgegrenzte, nach innen gegen die primäre Leibeshöhle vorspringende Verdickung bildet (Taf. IV, Fig. 45 oc). Sonderbarer Weise entwickelt sich nur ein Auge, welches asymmetrisch an der einen, und zwar stets an der rechten Körperseite liegt.¹)

¹) Vergl. Drasche, l. c., ferners Spengel, Biolog. Centralblatt 1884, 4. B., Nr. 9, p. 270.

Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus.

Dicht hinter dem postoralen Wimperkranze treten bei der Larve zwei Ektodermbläschen auf (Taf. V, Fig. 48 ot). Dieselben erscheinen am dritten Tage nach der Befruchtung, nachdem alle typischen Organe der Trochophora-Larve schon ausgebildet sind. Sie entstehen zu beiden Seiten des Körpers aus je einer Ektodermzelle, welche nach innen wuchert und durch eine Vacuole ausgehöhlt wird. Ob diese Vacuole etwa von der Oberfläche aus eindringt - sie wäre in diesem Falle nicht als Vacuole, sondern als Einstülpungslumen zu bezeichnen - konnte ich nicht entscheiden. Jedenfalls bleiben die beiden Bläschen mit dem Ektoderm im Zusammenhange. Später legen sich einzelne Mesodermzellen an dieselben. Die Natur dieser Bläschen wäre mir vielleicht bei Eupomatus uncinatus nicht klar geworden, denn diese Organe sind wohl auch in diesem Stadium noch nicht vollkommen entwickelt, aber bei der nahe verwandten Larve vom Faro, die ich weiterhin beschreiben werde, erwiesen sich diese Gebilde unzweifelhaft als Gehörorgane.

Der Darmcanal der Larve besteht aus vier Abtheilungen: Oesophagus, Magen, Dünndarm und Hinterdarm. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass mit der Ausdehnung des Lumens zugleich die charakteristische Formgestaltung des Darmes zur Erscheinung kommt. Auch am Darmcanal sind bei vollendeter Differenzirung am lebenden Objecte die einzelnen Zellen nicht zu unterscheiden.

Der Oesophagus, der sich zu Anfang der Larvenperiode bedeutend ausdehnt, beginnt mit der trichterförmig sich erweiternden Mundöffnung (Taf. IV, Fig. 44) und ist durch eine Verengerung gegen den Magen abgesetzt. Im Innern des Oesophagus bildet sich eine Cuticula. Die Bewimperung desselben wird immer stärker; sie ist alsbald kräftiger als in allen anderen Abschnitten des Darmes. Die Muskulatur des Oesophagus besteht aus einigen spindelförmigen quergelagerten Muskelzellen. Am kräftigsten ist der vollständige Ringmuskel, der an der Grenze von Oesophagus und Magen liegt. Als Dilatatoren wirken einige spärliche Fäden, die von Zellen ausgehen, die dem Scheitelfelde anliegen (Taf. V, Fig. 49, 50). Der Oesophagus verläuft schief nach vorne in der Richtung gegen die Scheitelplatte.

Dadurch kömmt die zweite Darmabtheilung, der weite sphärisch geformte Magen ganz in die vordere Körperhälfte zu liegen. Derselbe ist im Inneren mit sehr zarten Wimpern versehen. Vorne am Magen liegen zwei Mesodermzellen, die je einen Anheftungs-

21

(141)

faden zur Scheitelplatte senden (man sieht dieselben besonders in Taf. IV, Fig. 45 dargestellt).

Mittelst einer Knickung geht der Magen in den direct nach hinten gerichteten schlauchförmigen Dünndarm über; beide zusammen haben ungefähr die Form einer Retorte. An der Grenze dieser beiden Abtheilungen liegt ein schwacher Ringmuskel (Fig. 44). Der Dünndarm ist kräftiger bewimpert als der Magen. Er ist mit einzelnen spindelförmigen Längsmuskeln belegt.

Der kurze trichterförmig nach aussen sich öffnende Hinterdarm ist schief nach dem Rücken und nach hinten gerichtet. Der Hinterdarm ist dünnwandiger als der Dünndarm und mit zarteren Wimpern versehen. Im Inneren ist er von einer dünnen Cuticula ausgekleidet. An der dorsal von der "Analblase" gelegenen Afteröffnung tritt regelmässig ein einzelnes starres Härchen auf.¹) Ein ähnliches Härchen findet sich, wie früher erwähnt, am Hinterende.

Wir wollen nun die selbstständigeren Mesodermbildungen der Larve betrachten.

Die beiden postoralen Ringmuskeln liegen anfangs beide vor dem postoralen Flimmerkranze (Fig. 44); sie verschieben sich aber später ein wenig nach rückwärts, so dass der hintere der beiden Muskeln dann ziemlich genau längs des postoralen Flimmerkranzes verläuft (Taf. V, Fig. 49).

Der Längsmuskel der Larve (er entspricht dem ventralen Längsmuskel der Polygordiuslarve) besteht aus zwei gesonderten Theilen. Dieselben sind frei durch die primäre Leibeshöhle gespannt, nur mit ihren Enden an festen Punkten sich inserirend. Beide Theile, die sich aus je einer Zelle entwickeln (Taf. IV, Fig. 41, 43), zeigen in ihrem Bau den Typus der contractilen Faserzellen (Mesenchymmuskel, Hertwig). Sie bestehen aus einem fadenförmigen contractilen und einem verdickten protoplasmatischen Abschnitt, welcher letztere den Zellkern enthält. Der vordere Theil des Muskels inserirt sich mittelst seiner protoplasmatischen Anschwellung an der Scheitelplatte und sein fadenförmiger Abschnitt erstreckt sich bis zur Mitte des Scheitelfeldes, wo er wieder seine Insertion findet. Ursprünglich lag diese Insertion unmittelbar am Augenfleck (Fig. 43), entfernte sich aber allmälig ventralwärts rückend von demselben. Der hintere längere Theil des Muskels beginnt an derselben Insertionsstelle mit seinem fadenförmigen contractilen Abschnitt, die protoplasmatische Anschwellung bildet

¹) Bei Pomatoceros wurde ein Kranz von steifen Härchen rings um die Afteröffnung beobachtet (v. Drasche, l. c.). (142) sein Hinterende (Taf. V, Fig. 49). Dieselbe inserirt sich nicht direct an einer Stelle der Leibeswand, sondern heftet sich an die Kopfniere. Erst später wächst der Muskel auch nach hinten bis zur Leibeswand aus, und ist dann nur in seinem Verlaufe an die Kopfniere befestigt (Fig. 50).

Betrachten wir nun die Kopfniere selbst. Der Canal derselben wird von einer einzigen Mesodermzelle (jederseits) geliefert. Diese Zelle streckt sich zuerst spindelförmig (K N, Fig. 43, 44), dann zur Form eines kurzen spulrunden Fadens (Taf. IV, Fig. 46). Endlich tritt darin ein enges Lumen auf, in welchem etwas später eine nach rückwärts verlaufende Flimmerbewegung zur Erscheinung kömmt. Das Hinterende der Kopfniere reicht bis zu den Polzellen des Mesoderms, also bis in die nächste Nähe des Afters. Eine äussere Mündung konnte nicht mit Sicherheit erkannt werden. Das Vorderende der Kopfniere reicht anfangs bis an den Oesophagus (Taf. IV, Fig. 46, 47), an welchem es befestigt ist. An der vorderen Region der Kopfniere sitzen einige rundliche Zellen; von einer derselben (Taf. IV, Fig. 46, 47), und später von mehreren, bilden sich Anheftungsfäden, die zum Oesophagus ziehen. Nachdem diese Anheftungsfäden gebildet sind, löst der Canal selbst sich vom Oesophagus los und ragt, mittelst der Anheftungsfäden und durch den Längsmuskel fixirt, in die primäre Leibeshöhle hinein. Das Lumen erweitert sich, so dass der Canal ziemlich dünnwandig wird. Auch verläuft er nicht mehr geradlinig, sondern wellig gekrümmt (Taf. V, Fig. 50). Eine Oeffnung des Canales in die Leibeshöhle ist nicht vorhanden. Das Vorderende der Kopfniere ist mit jenen rundlichen Zellen besetzt, von welchen die Anheftungsfäden ausgehen. Achnliche Zellen fand ich am Ende der Canälchen bei Echiurus und, wie ich hinzufügen will, auch bei Phoronis.¹) Diese Zellen sind jedenfalls an der excretorischen Thätigkeit betheiligt; es ist zu vermuthen, dass dort der Beginn der Excretion stattfindet. Es ist auffallend und scheint mir von besonderem theoretischen Interesse, dass sich anfangs die hintere protoplasmatische Anschwellung des Längsmuskels genau ebenso verhält wie die anderen Endzellen der Kopfniere (Fig. 46, 47).

An der Larve beginnen sich schon in diesen Stadien, wo die Larvenorgane eben erst functionsfähig geworden sind, die se cundären Mesodermstreifen zu entwickeln. Zunächst ist eine

(143)

¹) Die Beobachtungen über den Bau der Kopfniere bei der Phoronislarve übergab ich seinerzeit Herrn Caldwell zur Publikation.

Zelle, welche von der Polzelle sich abspaltet und sich nach vorne dicht an den Kopfnierencanal und an das Ektoderm lagert, zu beobachten (Fig. 46); durch Längstheilung bildet sie zwei (Fig. 47), dann drei Zellen (Taf. V, Fig. 50), die nebeneinander liegen; an das Vorderende dieser Zellen schliesst sich dann unmittelbar der Längsmuskel der Larve. Bei weiterer Vermehrung der Zellen streckt sich der Mesodermstreifen, wobei sich die Zellen alternirend vor einander schlieben (Taf. V, Fig. 51, mstr). — Es ist hervorzuheben, dass in diesen Stadien die Kopfniere sich längs der secundären Mesodermstreifen noch nach hinten, bis zu den Polzellen des Mesoderms erstreckt.

Beobachtungen über die verwandte Larve vom Faro.

Ich habe, wie schon erwähnt, die ersten Beobachtungen an einer Larvenart gemacht, welche ich im "Pantano", in der Nähe von Faro bei Messina, pelagisch fischte. Jene Beobachtungen scheinen mir zur Vergleichung mit den bei Eupomatus uncinatus vorliegenden Verhältnissen nicht ohne Interesse. Vielleicht geben diese nur gelegentlich gemachten Beobachtungen Anregung zu weiteren Untersuchungen dieser schönen Larve.

Die Larve ist kleiner als die von Eupomatus uncinatus und noch schöner durchsichtig. Wie ich aus einigen, ebenfalls pelagisch gefischten Embryonen ersah, ist auch das zugehörige Ei bedeutend kleiner; die Embryonen sind linsenförmig mit verkürzter Hauptachse, wie jene von Pomatoceros; der grössere äquatoriale Durchmesser beträgt nur 0.06 Mm. Das Protoplasma ist schon bei den Embryonen sehr durchsichtig und farblos. Ich will die vereinzelten Beobachtungen über den Bau der untersuchten Embryonalstadien übergehen und mich der Beschreibung des genauer untersuchten Trochophorastadiums zuwenden.

An der Larve, die in Taf. V, Fig. 52 abgebildet ist, sind schon alle Charaktere des Trochophora-Stadiums ausgeprägt und auch schon die Gehörbläschen entwickelt. Bei der vorliegenden Larve sind in diesem Stadium im Ektoderm noch alle Zellen zu unterscheiden. Die Eihaut fungirt als provisorische Cuticula, so wie es bei Eupomatus uncinatus beobachtet wurde und wie es ja bei Annelidenlarven sehr allgemein vorkommt. Die Uebereinstimmung mit der Eupomatus uncinatus-Larve ist sehr gross, sie erstreckt sich nicht nur auf die allgemeinen Trochophora-Charaktere, sondern auch in vieler Beziehung bis auf minutiöse Details: Wir finden, wie erwähnt, die charakteristische ektodermale Analblase. (144)

Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus.

Der Augenfleck ist wie bei Eupomatus uncinatus nur an der rechten Körperseite entwickelt. Der beiderseitige Längsmuskel besteht aus je zwei Theilen, die rechterseits am Augenfleck, linkerseits an entsprechender Stelle zusammenstossen. Das Hinterende des Längsmuskels inserirt sich an das Vorderende der Kopfniere (Fig. 52, 54) und wächst erst später bis zum secundären Mesodermstreifen aus (Fig. 53). Die Kopfniere ist ausserdem mit einem zum Oesophagus ziehenden Anheftungsfaden befestigt. Der Canal der Kopfniere, die im Uebrigen mit jener von Eupomatus übereinstimmt, reicht aber nur bis zum Vorderende des Mesodermstreifens. Wir sehen, wie bei Eupomatus uncinatus zwei Mesodermzellen vorn auf der Magenwand liegen. Wir finden sogar jene einzelnen starren Härchen am Hinterende und an der Analöffnung hier wieder.

Bei der sonst grossen Uebereinstimmung scheinen mir folgende Abweichungen besonders interessant, da in denselben vielleicht ursprünglichere Charaktere, Eupomatus uncinatus gegenüber, sich ausprägen: Der präorale Wimperkranz besteht aus zwei gleich starken Reihen von Wimpern und es ist denselben entsprechend eine doppelte Reihe von Zellen vorhanden. Unterhalb des Ringwulstes finden sich zwei Ringmuskelfäden. Ein einziger kräftigerer und sehr reizbarer Ringmuskelfaden verläuft genau längs des postoralen Flimmerkranzes.

Die Deutung der Gehörbläschen liess bei dieser Larve keinen Zweifel zu; denn in das Innere des Bläschens ragen äusserst feine, starre Härchen, und in der Höhlung findet sich eine Anzahl sehr kleiner, stark lichtbrechender Concremente. Die einzelligen Gehörbläschen sind gegen die primäre Leibeshöhle zu von einer vollständigen Mesodermschichte umgeben.

An der etwas älteren Larve, Fig. 53, sind die Zellkerne des Ektoderms zum Theil nicht mehr sichtbar. Die secundären Mesodermstreifen sind bedeutend verlängert. Die "Analblase" ist in in diesem Stadium meist noch vorhanden, nur ausnahmsweise, wie in dem abgebildeten Exemplare, ist sie schon jetzt rückgebildet.

Spätere, um ein Vielfaches gewachsene Larven zeigten grosse Aehnlichkeit mit den von v. Drasche abgebildeten älteren Pomatoceros-Larven. Die Gehörbläschen persistirten in der hinteren Kopfregion; sie lagen am Vorderende des Bauchmarkes, an der äusseren Seite der Schlundcommissur.

Die Analblase war geschwunden; sie ist, wie dies v. Drasche auch für Pomatoceros nachwies, eine provisorische Bildung.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung der Figuren.

An After.	musc v der ventrale Längsmuskel der
E c Ectoderm.	Larve.
En Endoderm.	O Mund.
FH Furchungshöhle.	oc Auge.
J Dünndarm.	oes Oesophagus.
KN Kopfniere.	ot Gehörbläschen.
M Urmesodermzellen,	R Richtungskörper.
M P Polzellen des Mesoderms. mes Tochterzellen des Mesoderms, pri- märe Mesodermstreifen und auch ver- einzelte Mesodermzellen im Allge- meinen.	 R. musc. Ringmuskel der postoralen Körperregion. vent Magen. ves Analblase. Wkr äquatorialer od. präoraler Wimper-
mes* Mesodermzellen, die für den Dünn- darm bestimmt sind. mstr secundäre Mesodermstreifen. musc Muskel im Allgemeinen.	kranz. wkr postoraler Wimperkranz. Z primäre Eimembran (zona pellucida).

Figurenerklärung.

Sämmtliche Abbildungen sind Darstellungen nach dem lebenden Objecte.

Sämmtliche Figuren sind mittelst Camera lucida entworfen.
 Die Vergrösserung der Figuren ist durchwegs ⁴³⁵/₁ (bei den Figuren 52 und 53 ist neben der Lithographie unrichtiger Weise ⁴⁵⁰/₁ angegeben). Die Figuren 46, 47, 48, 51 und 54 sind bei stärkeren Vergrösserungen gezeichnet.

Taf. I.

Fig. 1. Stadium nach vollendeter Ausstossung der Richtungskörper.

Fig. 2. Vollendete Zweitheilung von der Seite gesehen.

Fig. 3. Vollendete Viertheilung von der Seite gesehen.

Fig. 4. Dasselbe Stadium vom animalen Pol gesehen.

Fig. 5. Achtzelliges Stadium von der Seite gesehen.

(146)

Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus.

Fig. 6. Sechzehnzelliges Stadium unmittelbar nach dem Theilungsacte. Die neuen Kerne sind noch nicht sichtbar geworden; die Zellen sind noch nicht im Zustande des Collapses, daher stark abgerundet. Je zwei Zellen, welche aus einer Theilung hervorgingen, sind, um ihre Zusammengehörigkeit zu bezeichnen, durch einen Pfeil verbunden.

Fig. 7. Dasselbe Stadium in gleicher Lage, im optischen Durchschnitte gezeichnet.

Fig. 8. Dasselbe Stadium vom animalen Pole gesehen.

Fig. 9. Ein weiteres Stadium (20 Zellen) von der Seite gesehen.

Fig. 10. Dasselbe im optischen Durchschnitt.

Fig. 11. Weiteres Stadium (ungefähr 30 Zellen) von der Seite gesehen.

Fig. 12. Dasselbe im optischen Durchschnitt.

Taf. II.

Fig. 13. Blastula im optischen Medianschnitt.

Fig. 14. Dasselbe Object im optischen Frontalschnitt.

Fig. 15. Ein weiteres Stadium mit äquatorialem Wimperkranz und vermehrten Endodermzellen im optischen Medianschnitt.

Fig. 16. Dasselbe Object im optischen Frontalschnitt.

Fig. 17. Ein weiteres Stadium im optischen Medianschnitt.

Fig. 18. Dasselbe Object im optischen Frontalschnitt.

Fig. 19. Beginn der Invagination des Endoderms und der Sonderung der Urmesodermzellen, Auftreten des Wimperschopfes. Optischer Medianschnitt.

Fig. 20. Dasselbe Object, optischer Frontalschnitt. Die ausserhalb der Schnittebene liegenden Urmesodermzellen sind eingezeichnet.

Fig. 21. Weiteres Stadium der Invagination im optischen Medianschnitt.

Fig. 22. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitt; die Mesodermzellen wie in Fig. 20.

Fig. 23. Weiteres Stadium im optischen Medianschnitt.

Fig. 24. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitt ; Mesoderm wie in Fig. 20.

Taf. III.

Fig. 25. Die Schliessung des Gastrulamundes ist beendet. Optisch. Medianschnitt.

Fig. 26. Dasselbe Object im optischen Frontalschnitt. Die Polzellen des Mesoderms, die ausserhalb der Schnittebene liegen, sind eingezeichnet. Auch die Tochterzellen desselben, die in der Schnittebene liegen, sind sichtbar.

Fig. 27. Weiteres Stadium; das Endoderm beginnt sich zu verlängern, die Oesophagus-Einstülpung wird eingeleitet: Medianschnitt.

Fig. 28. Dasselbe Stadium von der oralen Seite gesehen, in solcher Weise orientirt, dass die Mundöffnung genau nach unten zu liegen kommt. Der animale Pol ist ein wenig gegen den Beschauer gedreht.

Fig. 29. Ein weiteres Stadium im optischen Medianschnitt.

Fig. 30. Dasselbe im optischen Frontalschnitt.

Fig. 31. Dasselbe in solcher Weise orientirt wie Fig. 28.

Fig. 32. Dasselbe vom animalen Pol gesehen.

Fig. 33. Ein weiteres Stadium. Die Bildung des Oesophagus ist weiter vorgeschritten, der Dünndarm erscheint als solide Wucherung des Endoderms. Am Hinterende eine feine starre Borste. Die Polzellen sind eingezeichnet. 28 Dr. B. Hatschek: Entwicklung der Trochophora von Eupomatus unc.

Fig. 34. Ein weiteres Stadium im Medianschnitt. Doch sind hier sämmtliche Mesodermzellen der rechten Körperseite, auch diejenigen, welche ausserhalb der Schnittebene liegen, eingezeichnet.

Fig. 35. Ein ähnliches Stadium von der Analseite gesehen.

Fig. 36. Ein weiteres Stadium von der Seite gesehen. Das Lumen des Darmcanals erweitert sich. Die Mesodermgebilde der rechten Körperseite sind alle in der Zeichnung dargestellt.

Taf. IV.

Fig. 37. Ein weiteres Stadium von der Seite gesehen.

Fig. 38. Ein gleiches Stadium vom hinteren Pol gesehen. Die Mesodermzellen dieser Seite sind eingezeichnet. MP Polzellen des Mesoderms. mes primäre Mesodermstreifen und einzelne Zellen, die an den Oesophagus treten. mes* Mesodermzellen, die an den Hinterdarm treten.

Fig. 39. Ein etwas weiteres Stadium : Hinterende mit den primären Mesodermstreifen von der Seite gesehen.

Fig. 40. Dasselbe von einer anderen Larve.

Fig. 41. Larve, bei welcher die Eimembran an der Mundöffnung durchgebrochen ist, ungefähr 24 Stunden alt. Ende der Embryonal-Periode. Die Larve ist von der Seite dargestellt und alle Mesodermgebilde der rechten Körperhälfte sind eingezeichnet. Es fehlen in der Zeichnung nur die Zellen, die dem Dünndarm anliegen, welche zufällig nicht gut sichtbar waren.

Fig. 42. Ein etwas älteres Stadium von der Oralseite aus gesehen.

Fig. 43. Weiteres Stadium von der Seite gesehen. Der Hinterdarm ist gebildet.

Fig. 44. Weiteres Stadium von der Mitte des zweiten Tages (36 Stunden alt).

Fig. 45. Ein ähnliches Stadium von der Oralseite gesehen. Es ist das Object genau in eine solche Lage gebracht, dass das Auge an den Rand zu liegen kommt und im optischen Dnrchschnitt erscheint.

Fig. 46. Hinterende eines etwas älteren Stadiums, um die Mesodermgebilde dieser Region darzustellen.

Fig. 47. Stadium, um ein Geringes weiter entwickelt, als das vorhergehende.

Taf. V.

Fig. 48. Hinterende zur Darstellung der Entstehung des Gehörbläschens.

Fig. 49. Larve vom dritten Tag von der Seite gesehen. Sämmtliche Mesodermbildungen der rechten Körperseite sind eingezeichnet.

ingen der reenten korpersente sind eingezen

Fig. 50. Larve vom vierten Tag.

Fig. 51. Eine solche Larve vom hinteren Pol gesehen. Die Wimpern des präoralen Kranzes sind weggelassen; der Verlauf des postoralen Kranzes ist durch punktirte Linien angedeutet.

Fig. 52. Pelagisch gefischte Larve von Faro, von der Seite gesehen.

Fig. 53. Etwas älteres Stadium derselben Larve. Die Analblase, die in diesem Stadium meist noch vorhanden war, ist bei diesem Individuum ausnahmsweise schon rückgebildet. Die Mesodermstreifen erscheinen bereits verlängert.

Fig. 54. Hinterende einer Larve von ungefähr demselben Stadium, wie Fig. 52, bei stärkerer Vergrösserung gesehen. Im Gehörbläschen sind die starren Sinneshärchen und sehr kleine Otolithen sichtbar.



Hatschek. Entw. v. Eupomatus. Taf I.



Hatsches del.

Arbeiten aus dem zool Institut zu Wien.Bd.M. Heft I. Taf.X.

Hatschek. Entw. v. Eupomatus. Tal. II.



B Hatscheit del

Welay & Allord Holder, R. H. Hof-a Universitäts -Buchhandler 20 Man.

Lab. Aust & Wirnes & Manue, Frankfurt, MR

Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien.Bd.M. Heft I. Tal.M.

Hatschek. Entw. v. Eupomatus. Taf. M.



Arbeiten aus dem zool Institut zu Wien.Bd.M. Heft I. Taf XII.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der</u> <u>Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest</u>

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: 6_1

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus, Philippi (Serpula uncinata). (Mit 5 Tafeln) 121-148