

## Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms (*Lumbricus agricola* Hoffm.).

Von

**Fritz Ratzel** und **Dr. M. Warschawsky.**

---

Mit Tafel XLI.

---

### 1. Die Eiablage.

Die Eier von *Lumbricus* werden in der Zahl von 2 — 6 in ein gemeinsames Cocon abgelegt, welches von dem sogenannten Gürtel gebildet wird. Dieser Gürtel ist das Product der Hautdrüsen mehrerer Segmente, welche denjenigen Segmenten, welche die samen- und eierbereitenden Organe einschliessen, nahe liegen. Sollen die Eier abgelegt werden, so wird dieser Gürtel durch heftige Bewegungen des Körpers nach vorn, also über den Kopf weg abgestreift und nimmt wohl auf sich, eingehüllt in der sehr zähen, gelbbraunen Eiweissmasse, die Eier und ein Bündel Samenfäden mit, welches aus einer der Samentaschen beigegeben wird. Ist der Gürtel vom Körper abgestreift, so schliesst er sich an den beiden offenen Enden durch Zusammenfaltung, wodurch an diesen eine Art Nabel entsteht, und umgibt nun gänzlich wasserdicht seinen Inhalt. Bemerkenswerth ist, dass der Wurm, nachdem er den Cocon gebildet, auf dessen jetzt noch weicher, weisslicher Masse mit den Lippen heruntupft, wahrscheinlich um dem Werk die letzte Vollendung zu geben. RATHKE<sup>1)</sup> berichtet ähnliches von *Nepheleis*, von welcher er auch die Bildung des Gürtels ähnlich beschreibt. Das so gebildete Cocon bildet nun einen meist ziemlich regelmässigen, eiförmigen Körper, an beiden Polen genabelt, von gelber Farbe und lederartiger Consistenz, dessen Grösse für die Art, welche

1) Entwicklung der Hirudineen. p. 5 und 6.

wir vorzugsweise im Auge haben, *Lumbricus agricola* Hoffm., den Durchmesser von 3 Mm. nicht überschreitet. — Alle Lumbriciden scheinen ihre Cocons am liebsten in Wasser oder an sehr feuchte Orte abzulegen; wo eine Pflanze in der Nähe ist, wird man in der Erde vergebens nach denselben suchen, während man auf dem Grunde der Gewässer sie nie vergebens sucht.

Ueber das oben erwähnte Bündel Samenfäden wäre noch zu bemerken, dass es in eine weisslich glänzende, gallertige Masse eingehüllt ist, mit welcher es einen Klumpen von 0,17 Mm. Durchmesser bildet; Reste solcher Gebilde, die man füglich Spermatophoren nennen kann, findet man oft noch neben dem schon weit entwickelten Embryo. Ob diese Samenmasse längere Zeit vor der Eiablage in die Samentasche eingebracht wurde, oder ob die Befruchtung derselben kurz vorhergeht, konnte nicht nachgewiesen werden; da man aber so häufig die Samentaschen von Samenfäden erfüllt findet, erscheint das Erstere wahrscheinlich.

## 2. Die Dotterzerklüftung.

Die Eier, welche man in einem solchen Cocon findet, sind aus einer grauweissen Körnchenmasse gebildet und von einer feinen Membran umgeben; sie umschliessen ein sehr deutliches Keimbläschen, das seinerseits einen Keimkern mit einem oder zwei Keimflecken enthält. Die Grösse der Eier ist nicht allein für dieselbe Art, sondern sogar für die gleichzeitig von demselben Individuum abgelegten verschieden; als mittlere Länge kann man 0,13, als Breite 0,1 Mm. annehmen; die Grösse des Keimbläschens ist dagegen constanter, es hat einen Durchmesser von 0,02 Mm., der Keimkern von 0,006 Mm. Von den Eiern eines Cocons entwickelt sich in der Regel nur eines; unter mehreren hundert Cocons die wir öffneten, wurden nur zwei Fälle beobachtet, in denen in einem Cocon zwei Embryonen sich befanden. Die Eier, welche nicht zur Entwicklung gelangen, behalten ihr Keimbläschen, das jedoch bald undeutlich im Umriss wird, als solches; aber sie sind an eigenthümlichen Faltungen der sie umgebenden Eihaut leicht als dem Untergange geweiht zu erkennen, obwohl man sie als geschrumpfte, blasse Körper oft noch in sehr späten Stadien des Embryonallebens antrifft; endlich werden sie dann vom Embryo aufgezehrt.

Was nun die Entwicklung des befruchteten Eies anbelangt, so beginnt diese mit dem Untergang des Keimbläschens, oder besser mit dem Aufgeben von dessen bisher so scharf umschriebener Form, ausserdem mit der Bildung eines helleren, nicht sehr breiten Streifens, welcher

in der Mitte des Eies auftritt und sich nach beiden Seiten hin verlängert, ohne den Rand zu erreichen. Fig. 1 stellt dieses Stadium dar. Das Keimbläschen ist als stark lichtbrechender, unregelmässig strahliger Fleck etwas excentrisch gelegen; nach unten von ihm der erwähnte Streif, dessen Ränder ziemlich parallel verlaufend, ihm ein regelmässig bandartiges Ansehen verleihen. Dieser Streif hat seiner ganzen Beschaffenheit nach eine eigenthümliche Masse zur Grundlage, und ist nicht ausschliesslich das Resultat des Auseinanderweichens der Dottersubstanz an dieser Stelle. Seine Bedeutung ist nicht klar geworden, er verschwindet nach dem in Fig. 2 dargestellten Stadium ohne Spur, wenn nicht vielleicht die in Fig. 5 angedeutete Zweitheilung des Zerklüftungsproducts auf ihn zurückzuführen ist, was den Grösse- und Lageverhältnissen nach nicht unwahrscheinlich ist.

Die weitere Veränderung stellt Fig. 2 dar. Sie besteht im Deutlicherwerden und der Verlängerung des erwähnten hellen Streifens und im Auftreten einer Anzahl von eben so hellen, runden Flecken, deren mittlerer Durchmesser 0,013 Mm. beträgt, und welche kugeligen Aussonderungen plasmatischer Masse im Innern des Dotters ihr Dasein verdanken. Die Lagerung dieser Bildungen zeigt eine gewisse Regelmässigkeit in der Hinsicht, als sie nicht in der Peripherie des Eies vorkommen, sondern drei deutliche Gruppen vor, über und unter dem hellen Streifen bilden. Das Keimbläschen ist in ähnlicher Erscheinung wie auf der vorigen Stufe vorhanden.

Fig. 3 stellt Keimbläschen und hellen Streif als gänzlich verschwunden dar, dagegen haben sich die hellen Kugeln im Innern des Eies sehr stark vermehrt, sind in demselben nach allen Richtungen hin verbreitet und geben seinem Umriss ein welliges Ansehen. Das äusserlich hervortretendste Moment der Unterscheidung von den vorhergehenden Stufen ist die Bildung eines ziemlich beträchtlichen Zwischenraumes zwischen Ei und Eihaut, welche durch die Ausdehnung der letzteren vorzüglich, in sehr geringem Grade durch eine Zusammenziehung, welche das Ei erleidet, zu erklären ist. Die Flüssigkeit, welche diesen Raum ausfüllt, ist von gallertiger Consistenz, sie stammt ohne Zweifel von dem Eiweiss, das das Ei umgiebt, ab, unterscheidet sich nunmehr aber von ihm durch vollkommene Farblosigkeit. In dieser Flüssigkeit schwimmen ein oder zwei Körperchen, offenbar dem Ei ursprünglich angehörig, die man als Gallertklümpchen bezeichnen kann, welche mehrere Dotterkörnchen einschliessen; ihr Durchmesser ist nie mehr als 0,01 Mm. Diese Körperchen sind ohne Zweifel identisch mit dem, was man nach FRITZ MÜLLER'S Vorgang Richtungsbläschen genannt hat; wir stimmen in Bezug auf ihre Entstehung vollkommen mit dem

überein, was RATHKE über sie sagt, dass sie nämlich einen aus der Dottermasse durch Zusammenziehung dieser ausgetriebenen flüssigen Bestandtheil darstellen.<sup>1)</sup> Fig. 4 stellt einen dem eben beschriebenen ganz ähnlichen Embryo, aber in etwas anderer Lage dar, was in Fig. 3 dem Beschauer entgegenseht, das ist hier nach oben gewendet; es stellt sich dadurch die Keilform des Eies klar vor. Offenbar hat die Zusammenziehung hier in einer Richtung vorwiegend gewirkt und wurde dadurch eine Seite des Eies gleichsam abgeschrägt. Der mittlere Durchmesser des Dotters ist nunmehr 0,12 Mm. in der Länge und 0,08 Mm. in der Breite; der Durchmesser des ganzen Eies dagegen ist nun ziemlich constant bis zum Verschwinden der Hülle 0,16 Mm.~

Die vierte Stufe (Fig. 5) zeigt die Dottermasse in der Bildung der »hellen Kugeln« untergegangen. Nun ist das Ganze ein Haufe von Ballen, oder vielmehr zwei Haufen, nämlich ein kleinerer einem grösseren gleichsam aufsitzend, von ihm durch eine leichte Abschnürung getrennt, das ganze annähernd einer Kugel von 0,072—0,09 Mm. Durchmesser entsprechend. Die Ballen messen 0,01—0,015 Mm. und entbehren, obwohl gegen Druck sehr resistent, offenbar einer Hülle, wie ihr durch Grübchen und Einschnitte unregelmässiger Umriss anzeigt; sie erscheinen im Gegentheil wie aus einer festen Gallertmasse herausgeschnitten und schliessen je einige Dotterkörnchen ein. Trotz der anscheinend lockern Zusammensetzung hat das ganze Conglomerat eine constante Form; eine Zwischensubstanz, die die einzelnen Ballen verbände, ist nicht vorhanden. Wohl schwimmen einige Ballen losgelöst in der farblosen Eiweissmasse, aber bei der festen Form des Dotters darf man wohl annehmen, dass sie in die Kategorie der Richtungsbläschen, d. h. von bei Zusammenziehung ausgestossenen Theilen gehören.

Die vier nun folgenden Entwicklungsstufen zeigen den Zerfall des Dotters in seine Elemente und die Bildung gänzlich neuer (d. h. was die Form anbelangt) Dinge. Fig. 6 zeigt das Dotterballenconglomerat aufgelöst und theilweise zerfallend; es sind einzelne Ballen nicht mehr zu unterscheiden, sondern das Ganze ist eine ziemlich blasse Masse von wenig scharfem, unregelmässigen Umriss, welche mit Dotterkörnchen erfüllt ist; einige Stücke sind im Begriff sich abzulösen. Im Innern des zerfallenden Dotters aber bemerken wir zwei neu gebildete Körper, gebildet durch kugelförmige Ansammlung dunkler Körnchen; die dunkle Farbe dieser Kugeln und der Umstand, dass sie durch einen sie umgebenden, hellen Raum wie durch einem Hof von der übrigen Masse abgegrenzt sind, macht sie aus dieser scharf sich abheben. Indessen

1) RATHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. S. 8, 9.

sind sie wohl kaum als von Bedeutung zu erachten, sondern als Erscheinungen, die in besonderer Weise den Zerfall des Dotters begleiten. Die nächste Figur (7) zeigt uns den Zerfall fortgeschritten. Die helle Eiweissmasse, welche zwischen Dotter und Eihaut sich befindet, ist von einzelnen Dotterkörnchen ganz erfüllt, der Umriss des Dotters ist noch viel unregelmässiger und zerrissener, als vorhin, er erscheint wie ein Gerüst aus ziemlich fester Masse, aus dem der Inhalt (die Körnchen) ausgefallen ist, denn unter Druck entfernen sich die Körnchen von ihm und entblößen seine zerrissenen Contouren; das Ganze ist dabei in zwei ungleich grosse Theile zerfallen, welche jedoch zusammen einen grösseren Durchmesser haben (wie das auch für die vorige Stufe gilt), als das ursprüngliche Ballenconglomerat. Der kleinere Abschnitt zeigt einige Gruben, wie wenn aus ihm grössere Körper ausgefallen wären, sollte dieses auf die vorhin erwähnten kugelförmigen Anhäufungen von dunkeln Körnchen zu beziehen sein?

In Figur 8 haben wir zugleich mit dem Bild des Zerfalls das der Neubildung. Der Dotter ist hier völlig Ruine geworden; alle seine Umrisse sind zerrissen und zerklüftet, seine Oberfläche von Höhlen und Schründen durchsetzt, er geht der völligen Auflösung entgegen, während um ihn her und noch mehr gegen die Peripherie des Eies hin die Neubildung in vollem Zuge ist. In der den Dotter umgebenden Eiweissmasse sind nämlich die Dotterkörnchen fast gänzlich aufgelöst, so dass sie eine zwar trübe aber ziemlich homogene Masse darstellt; dagegen sondern sich in ihr hellere Kugeln von geringem Durchmesser ab, welche zwar in ihrer Form schon zu erkennen, aber von schwachem Umrisse sind, so dass sie mehr den Eindruck hellerer Flecken in der dunkleren Grundmasse machen. Gegenüber dieser beginnenden Neubildung ist die weitere Auflösung des Dotterrestes nur noch eine untergeordnete Sache, und scheint von Zufälligkeiten abzuhängen, wenigstens fand derselbe sich in einem Falle in dem Stadium, welches der Fig. 44 entspricht, während auf der gleich zu erwähnenden, diesem vorhergehenden Stufe er sich meist nicht mehr nachweisen liess.

In Fig. 9 ist die Neubildung weiter fortgeschritten und giebt dem Ei ein eigenthümliches Ansehen. Dieses ist nämlich ganz erfüllt von einer grossen Anzahl kleinerer und grösserer, hell weissglänzender Kugeln, die ohne Spur von Kern oder Hülle nur von geringer Menge feinkörniger Masse umgeben sind; ihr Durchmesser steigt von 0,006 bis 0,05 Mm., sie beharren in ihrer Form auch bei gelindem Druck einige Zeit, fliessen aber dann bald in einander.

Von der nun folgenden Fig. 10 an haben wir den endgültigen Embryo als deutlich umschriebene Bildung; es ist der mit *E* bezeichnete,

eben sowohl durch die scharfen Contouren seiner ganzen Gestalt als die der ihn bildenden Elemente ausgezeichnet. Seine Form lässt sich am besten bezeichnen als eine Kugel, aus der eine kleinere Halbkugel sich heraushebt; seine Länge ist 0,07, die Breite etwas weniger. Die Elemente, die ihn zusammensetzen, sind scharf contourirte, kern- und hüllenlose Plasmakugeln von durchschnittlich 0,008 Mm. Durchmesser, deren Inhalt hell ist, wie die verschwindend geringe Masse, in der sie eingebettet sind. Neben diesem designirten Embryo liegen nun noch einige ähnliche Kugelconglomerate, und zwar in diesem Fall zwei von 0,035 Mm. Durchmesser und eines von 0,02 Mm.; aber die sie zusammensetzenden Kugeln sind öfters bedeutend grösser und in jedem Fall blässer und viel weniger scharf umschrieben als die des Embryo; auch sind die Conglomerate immer ohne Spur von Differenzirung. Sie sind offenbar nichts weiter als einfache Reste der Plasmamassen von der vorigen Stufe und wir treffen sie, immer undeutlicher werdend, auch noch auf den folgenden Stufen der Entwicklung. Die ganze Masse endlich, in welche diese Bildungen eingelagert sind, scheint sich deutlich als Zerfallproduct eines Theils der in Fig. 9 abgebildeten hellen Kugeln zu charakterisiren; wir sehen nämlich eine Anzahl kreisförmiger Contouren, welche gebildet werden durch Anordnung der dunkleren Masse um hellere, kreisrunde Flecken, die wohl die Reste der früheren Kugeln darstellen.

Die nun folgenden Formen des Embryo folgen deutlich aus der eben beschriebenen. Die wesentlichen Veränderungen sind folgende: Der Embryo ist in Fig. 41 bis zu einem Durchmesser von 0,082 Mm. gewachsen; die grössere der Kugeln, welche auf der vorigen Stufe ihn zusammensetzten, hat sich in zwei gleiche Hälften getheilt; eine weitere Differenzirung ist nicht zu bemerken. In Fig. 42 dagegen sehen wir den Embryo noch bedeutender gewachsen, so dass sein Durchmesser 0,11 Mm. beträgt; eine weitere Theilung hat nicht stattgefunden, aber in jedem der drei Abschnitte sehen wir eine Zelle mit deutlichem Kern, von 0,024 Mm. Durchmesser, diese drei Zellen liegen sehr nahe bei einander und treten mit scharfen Contouren aus der Masse hervor, bei Anwendung leichten Druckes, während sie vorher nur undeutliche Flecken zu sein schienen: Ein Anzeichen, dass sie in der Tiefe der Masse ruhen. Auf der folgenden und letzten Stufe der Dotterzerklüftung, welche in Fig. 43 dargestellt ist, ist der abgesonderte, kleinere der drei Klüftungsballen seinerseits in drei keilförmige Abschnitte zerfallen, von denen jeder eine Zelle von 0,01 Mm. Durchmesser umschliesst, während die früher vorhandene grössere Zelle verschwunden, allem Anscheine nach in diese drei kleineren zerfallen ist. Nachträglich möge hier

noch bemerkt werden, dass auch auf den drei letzterwähnten Stufen der Entwicklung noch stets die Reste der Plasmakugeln in verschiedenen Graden von Grösse und Schärfe des Umrisses neben dem Embryo getroffen werden, und dass die Masse, auf welcher der Embryo in Fig. 11 zu ruhen scheint, offenbar in die Classe der Dotterruinen gehört, wie wir sie in Fig. 7 und 8 gesehen haben.

Werfen wir einen Blick auf die im Vorhergehenden geschilderte Entwicklungsreihe zurück, so lassen sich die Vorgänge in ihrer Gesamtheit zusammenfassen als Auflösung des Dotters zu einer Plasmamasse und Bildung des Embryo aus dieser durch eine Art von Zusammenballung von Theilen derselben. Wenn wir nun auch alle der Neubildung vorangehenden Prozesse als auf diese Auflösung des Dotters hinzielend erachten, so geben wir doch damit nicht den Begriff der Furchung für dieselben auf. So betrachten wir ganz besonders das Dotterballenconglomerat von Fig. 5 als ein Product der Furchung des gesammten Dotters, da es uns im Grunde dasselbe zu sein scheint, ob die Veränderungen, welche man als Zerklüftung bezeichnet, schrittweise oder mit einem Male eintreten. Ferner ist auch im Begriff der Dotterfurchung nicht mit inbegriffen, dass aus dem Furchungsproduct unmittelbar der Embryo sich zu bilden habe, hat man doch den Process, welcher im Säugethierei der Auflösung des Dotters vorhergeht, stets Furchung genannt, ohne Rücksicht auf das, was nachfolgt. So können wir also wohl sagen: der Dotter erfährt eine totale Furchung und löst sich dann in eine Plasmamasse auf, aus der der Embryo sich bildet. — Was die Bildung des Embryo angeht, so dürfen wir wohl unbedenklich vor der in Fig. 10 dargestellten Stufe eine annehmen, auf welcher der Embryo ebenfalls blos eine kugelförmige Anhäufung kleinerer Plasmakugeln ist, wie sie in abgeblasster Weise die um ihn liegenden derartigen Conglomerate zeigen. Waren aber diese Bildungen einander gleich, wie kam es, dass gerade die eine davon zum Embryo wurde? Die am Schluss unserer Darstellung beschriebene Missbildung scheint zu beweisen, dass eine ursprüngliche Gleichberechtigung dieser Bildungen zur Entwicklung vorhanden ist, denn sie kann wohl nur durch frühe Verwachsung zweier Embryonalkugeln entstanden sein. Eine solche Embryonalkugel also wird zum Embryo; aber durch einen Process, den wir mit der Dotterfurchung nicht analogisiren zu können glauben. Für diese Meinung haben wir vorzüglich folgende Gründe: 1. Eine totale Furchung ist schon vorausgegangen; 2. Ein Zerfall der Embryokugel in neue Elemente ist nicht die Folge der Erscheinungen, welche ihre Entwicklung bietet.

RATKE hat am Eie von *Nephele* eine Reihe von Vorgängen als

Furchung desselben beschrieben, welche denen, die unsere Embryonalkugel in ihrer Entwicklung zum Embryo bietet, nicht ferne stehen. Der Dotter theilt sich in zwei Theile, wovon einer sich schneller vergrößert als der andere, und sich ebenfalls theilt, worauf endlich auch jener erste Theil sich halbt; es entstehen so vier Kugeln, welche nicht weiter zerfallen, sondern auf und in welchen die Ausbildung des Embryo statt hat, und in welchen auch helle, runde Flecke in der Mitte auftreten, die an die Zellen der Embryonalkugel erinnern. Ehe wir die Entwicklungsreihe des Regenwurmeies, welche der Bildung der Embryonalkugeln vorangeht (Fig. 4—9) genügend kannten, waren wir denn auch beständig bemüht, alle Erscheinungen auf die von Nephelis beschriebenen zurückzuführen, welche durch Forscher, wie RATHKE und LEUCKART, gestützt wurden; aber bald erkannten wir, dass eine weite Kluft die Entwicklung des Regenwurmeies von der des Nepheliseies trenne. Nun warf sich die Frage auf, ob die Veränderungen, welche das Nephelisei durchmache, wirklich mit einer Furchung im gewöhnlichen Wortsinn zu vergleichen seien. Dieses musste verneint werden. Zwar ist die Vermuthung stark, dass wohl auch der Entwicklung des Nepheliseies eine grössere Reihe von Veränderungen vorangehe, als RATHKE beschrieben hat. Indessen, da positive That-sachen uns nicht zu Gebote stehen, und wir keinen Grund haben, die Angaben so tüchtiger Forscher von vornherein zu bezweifeln, so begnügen wir uns, zu constatiren, dass auf dem jetzigen Standpunct der Kenntnisse die erste Entwicklung beider Thiere sehr weit verschieden ist.

Vom Ei der Clepsine kennen wir durch die RATHKE-LEUCKART'sche Darstellung und durch eigene Beobachtungen die ersten Entwicklungsstufen sehr vollständig. Die Furchung schreitet durch 2, 3, 4, 6 Theilung zur vollkommenen Zerklüftung des Dotters fort, auf welchem dann unmittelbar die Anlage des Embryo geschieht. Auch diese Erscheinungen stehen also weit ab von denen, welche das Regenwurmei bietet.

Ziehen wir zum Schluss noch die Entwicklungsgeschichte der Cestoden und Trematoden zur Vergleichung herbei, so scheinen sich hier die Erscheinungen weniger fremd gegenüber zu stehen. Aber das ist nur der Anschein, im Grunde ist auch hier eine Analogie nicht zu erkennen. Bekanntlich ist in den Eiern dieser Thiere der seiner Beschaffenheit und Function nach sogenannte Dotter von der Furchung ausgeschlossen, und ist es das Keimbläschen — oder wie Einige meinen eine an dessen Stelle tretende Neubildung die sogenannte Keimzelle — welches die Furchung erleidet und allein den Embryo bildet. Der Dotter bleibt unthätig und wird zu secundären Zwecken verwendet im

Laufe der Entwicklung. Nun haben wir aber deutlich das Keimbläschen als solches verschwinden gesehen, und erkannten gerade in diesem Vorgang die erste Stufe der Entwicklung des Eies, sahen auch nie von einer der Neubildungen einen Charakter annehmen, der uns berechtigt hätte, in ihr eine Keimzelle zu erkennen. Wenn man freilich die Abbildungen betrachtet, welche einen aus dem Keimbläschen entwickelten Cestodenembryo neben dem Reste ungefurchten Dotters darstellt<sup>1)</sup> und damit vergleicht das in unserer Figur 11 dargestellte Stadium, da könnte man wohl an eine sehr naheliegende Vergleichung denken, aber Alles, was vorausgegangen, widerspricht einer solchen Meinung; der Regenwurmembryo ist das Product des Dotters und des Keimbläschens.

Wenn es blos das Ziel der Wissenschaft wäre, die Erscheinungen unter einheitliche Begriffe zu bringen, so würden wir nun glauben müssen, dass unsere Arbeit bisher nutzlos gewesen; aber bis heute steht die Zoologie noch nicht auf diesem allerdings sehr wünschenswerthen Standpunct, und wird sich noch lange begnügen müssen, in den meisten Gebieten die Thatsache zu verzeichnen; wir wünschen, dass uns das hier gelungen sei, und hoffen, dass nunmehr begonnene vergleichende Untersuchungen der Entwicklung anderer Lumbriciden bald ein helleres Licht auch auf die verwandten Gruppen werfen werden.

### 3. Entwicklung der Leibesform und der Primitivstreifen.

Diejenige Entwicklungsstufe, mit welcher wir die Darstellung der Entwicklung des Dotters zum Embryo beendigt haben, steht dem Wurm wie er das Cocon verlässt noch so ferne, dass wir schon a priori eine Reihe bedeutender Veränderungen annehmen müssen, um diese Kluft auszufüllen. Aber bei den im Eingang erwähnten Schwierigkeiten der Untersuchung müsste die Reihe noch lückenhaft bleiben, wenn auch der Weg, welchen die Entwicklung nimmt, im Allgemeinen festgestellt werden konnte.

Die zuletzt beschriebene Form des Embryo war aus fünf Stücken zusammengesetzt, welchen die Zellen, die sie enthielten, an Zahl entsprachen; in dem nun folgenden Stadium der Entwicklung haben sich die Zellen der zwei grossen Abschnitte von zwei auf fünf vermehrt und sind dabei zugleich etwas kleiner geworden, zwischen diese Abschnitte aber und die drei kleineren schiebt sich ein neuer, sechster ein, welcher zwei kleine Zellen enthält; dabei ist die ganze Masse des Embryo, die die Zellen umgibt, dunkler geworden und hat die scharfen Con-

1) z. B. in LEUCKART'S Parasiten. Bd. 1 p. 185.

touren und das fettglänzende Ansehen gegen eine mehr körnelige, trübe Beschaffenheit vertauscht. Die Zellbildung schreitet im Laufe der nächsten Entwicklung fort, aber nicht mehr wie vorher in der Tiefe, sondern an der Oberfläche, wo die sie umgebende Masse sich in der Art um sie gruppirt, dass eine polygonale Aneinanderlagerung entsteht; dadurch entsteht ein den ganzen Embryo umgebendes Gebilde, das man für die Anlage der Epidermis und der epidermoidalen Bildungen nehmen kann. Unter dieser Hülle geht jedoch die Entwicklung der eigentlichen Organe stetig vor sich, und zwar in erster Reihe auf der Basis der sogenannten Primitivstreifen.

Die Primitivstreifen des Regenwurms gleichen im Allgemeinen denen von *Nepheleis* und *Clepsine*, unterscheiden sich aber von diesen durch ihre innige Beziehung zu zwei sehr grossen Zellen, welche die beiden Streifen an ihrem Hinterende verbinden, und durch die schon sehr früh, wahrscheinlich von Anfang an stattfindende Verbindung dieser Streifen in dem Kopfsegment vermittelt des Gehirnes und des Schlundrings. Wir werden auf diese Unterschiede noch zurückkommen. — Die erste Spur der Primitivstreifen sehen wir in den Zellen auftreten, welche später ihr Hinterende verbinden. Fig. 15 zeigt diese Zellen in einem Embryo von 0,085 Mm. Durchmesser, sie selbst messen 0,025 Mm., ihre Kerne 0,01 Mm., ihr Inhalt ist dunkel, körnig, so dass der Kern mit seinem Kernkörperchen sich scharf von ihm abhebt; die übrige Körpermasse des Embryo ist in mehrere polygonale Abschnitte, wenigstens auf der Oberfläche zerfallen, deren jeder eine Zelle umschliesst. Daneben tritt aber noch eine neue Bildung auf in Gestalt eines hellfettglänzenden Streifens, der die den Zellen entgegengesetzte Hälfte des Embryo im Halbkreis umzieht (Fig. 15 *h*), und welcher in der Flächenansicht sich als eine unter der allgemeinen Hülle des Embryo gelegene Schicht von unregelmässig fünfeckigem Umriss darstellt. Was die Verbindung dieses Entwicklungsstadiums mit dem vorhergehenden anbelangt, so weisen alle Thatfachen darauf hin, dass die Stelle, wo die beiden grossen Zellen liegen, dem Theil des vorher beschriebenen Embryo entspreche, welcher nach oben von der Linie *aa* liegt und in die drei Abschnitte zerfällt.

Auf der nächstfolgenden Stufe (Fig. 16) ist die Zerfällung der oberflächlichen Schicht des Embryo in polygonale, Zellen umschliessende Stücke weiter geschritten, die grossen Zellen sind durch Vermehrung ihres Inhaltes auf 0,035 Mm. gewachsen, wobei aber ihr Kern sich gleich geblieben, der halbkreisförmige Streifen endlich ist in eine Anzahl hellglänzender, kernhaltiger Zellen aufgelöst, und von ihm aus scheint der ganze Inhalt des Embryo in solche Zellen sich umzubilden, denn

bei Anwendung von Reagentien erscheint derselbe in Kugeln geballt, die diesen Zellen an Grösse gleichen, von welchen aber letztere durch stärkere Lichtbrechung und deutlichen Kern sich hinreichend unterscheiden. Dabei ist auch der Embryo selbst zu einem Durchmesser von 0,4 Mm. angewachsen.

Fig. 47 zeigt die Primitivstreifen gebildet. Man sieht nämlich bei Zusatz von Essigsäure deutlich zwei in ihrem Verlauf breiter werdende und divergirende Streifen von Zellen von den zwei grossen, vorhin beschriebenen Zellen ausgehen und sich über und unter einer Oeffnung vereinigen, welche man als Mundöffnung betrachten muss. Die einzelnen Zellen dieser Streifen sind 0,012 Mm. gross, ihre Kerne, die ein deutliches Kernkörperchen umschliessen, messen 0,008 Mm. Der ganze Körperinhalt des Embryo ist in die vorhin erwähnten hellen Kugeln von 0,02 Mm. Durchmesser umgewandelt und von ihm heben sich die Primitivstreifen sehr deutlich ab. Woraus hat sich nun diese Zellenmasse, die wir als Primitivstreifen bezeichnen, entwickelt? Die Annahme liegt am nächsten, dass die bei *aa* (Fig. 46) liegenden Zellen, welche im Halbkreis den Embryo umgaben und sehr nahe an die beiden grossen Zellen herantraten, welche wir in so naher Beziehung zu den späteren Primitivstreifen stehen sahen, den Stoff zu dieser eigenthümlichen Bildung geliefert haben. So lange wir wenigstens nicht die Gelegenheit haben, die einzelnen Vorgänge selbst zu verfolgen, wie sie sich auseinander ergeben, so lange ist diese Annahme diejenige, welche am meisten Wahrscheinlichkeit hat. Erwähnen wir nun, ehe wir die weitere Entwicklung der Primitivstreifen verfolgen, zweier symmetrisch gelegener Organe, welche kleine Hügel auf den Primitivstreifen, durch Vermehrung von deren Zellen gebildet, darstellen, und mit Wimperhaaren besetzt sind; sie liegen in einer Linie mit dem oberen Rand der Mundöffnung und können als Wimperlappen bezeichnet werden, welche ähnlich wie die Wimpersegel einiger Gastropoden als Ueberbleibsel eines freien Embryonallebens zu betrachten sind (Fig. 47 *w*).

Die Primitivstreifen entwickeln sich sowohl durch Wachsthum als durch Differenzirung. Das Wachsthum in der Längsrichtung bestimmt in der ersten Zeit, so lange nicht der ganze Embryo von den Primitivstreifen umwachsen ist, eine Hervortreibung der Bauchseite desselben, weil eben das Wachsthum hier vorwiegend vor sich geht; wenn jedoch eine Länge von 0,4—0,5 Mm. erreicht ist, hört diese Ungleichheit auf. In Fig. 48 sehen wir einen Embryo von 0,2 Mm. Länge von der Seite, wodurch wir auch nur einen der Primitivstreifen in seinem Verlaufe sehen. Von der am Hinterende gelegenen grossen Zelle an erstreckt sich verbreiternd der Primitivstreifen sich bis zum Mund, verschmälert

sich hier, um über demselben sich wieder auszubreiten und mit dem Gehirn abzuschliessen. Ueber dem Gehirn sehen wir einen hellen Raum zwischen der oberflächlichen Körperhülle und der Körpermasse des Embryo, welcher durch Contractionen des letzteren sehr erweitert werden kann. Die Zellen, welche den Primitivstreifen bilden, sehen wir genauer in Fig. 19; die grossen Zellen (c), von denen sie ausgehen, haben 0,03 — 0,04 Mm. im Durchmesser und sind noch ganz von der eigenthümlichen Beschaffenheit, welche wir bei ihrer ersten Beschreibung dargelegt; an sie reihen sich die Zellen der Primitivstreifen in der ebenfalls schon früher beschriebenen Gestalt, erst höchstens zu zwei neben einander, später bis auf sechs in einer Reihe sich vermehrend. Eine Differenzirung hat in diesem Stadium noch nicht stattgefunden, wenn etwa als solche nicht die ringförmige Einfassung der Mundöffnung durch Zellen des Primitivstreifens zu betrachten ist; sondern sie tritt erst in Embryonen von fortgeschrittenerer Entwicklung auf und zwar zuerst als Absonderung einzelner Bänder in der Querrichtung, als Segmentirung, welcher bald eine Absonderung in der Längsrichtung folgt, wodurch die gegeneinander gekehrten Ränder der Primitivstreifen abgeschnitten werden in einer Breite von 0,02 Mm., und wodurch auf jedes einzelne der Segmente ein Paar sich gegenüber liegender viereckiger Plättchen kommen, aus einer grösseren Anzahl Zellen zusammengesetzt. In Fig. 20 sind diese Plättchen mit *n* bezeichnet, die übrigen Theile der Primitivstreifen mit *m*. Aber in dieser Figur zeigt sich die Differenzirung bedeutend weiter geschritten, als wir sie eben geschildert; die Primitivstreifen haben in ihrer ganzen Länge sich so weit genähert, dass ein heller Zwischenraum von 0,02 Mm. Breite sich vom Kopfe zum Schwanzende zwischen ihnen auf der Bauchseite hinzieht und es beginnt nun auf der Fläche, welche diese Linie und die ihr zu beiden Seiten angrenzenden Längsbänder viereckiger Plättchen bilden, eine Scheidung, welche auf die Sonderung des Nerven- vom Muskelsysteme hinausläuft. Dieses Stadium sehen wir in Fig. 20 von der Innenseite dargestellt, von einem Embryo, welcher 0,5 — 0,6 Mm. lang war. Die Quermuskeln sehen wir deutlich ausgebildet, sie bestehen aus langen, bandartigen Fasern von 0,004 bis 0,006 Mm. Breite und haben zwischen sich häufige, länglich ovale Kerne, welche mit körnigem Inhalt erfüllt sind und ebenfalls in Fasern auslaufen. In den vorhin beschriebenen viereckigen Plättchen aber hat eine Zellvermehrung stattgefunden, welche an der Innenseite eines jeden dieser Plättchen einen Zellhaufen erzeugt hat, welcher die Form einer halben Ellipse bietet, indem er nach aussen (diese Bezeichnung mit Bezug auf die Figur gewählt) eine bogenförmige, nach innen aber

eine mit der Längsaxe parallele Begrenzung zeigt; diese Zellhaufen sind mit *g* bezeichnet und treten besonders nach Essigsäurezusatz sehr deutlich hervor, ziemlich viel dunkler erscheinend als ihre Umgebung, was wohl in der grösseren Zusammenhäufung seine Ursache haben mag. Gemeinsam mit dem zwischen ihnen verlaufenden hellen Bande (*h*) heben sie sich von den eigentlichen Primitivstreifen ab, welche mit ihrer Muskelschicht unter ihnen hinweg in der ventralen Mittellinie, wie in der dorsalen, zusammentreffen und so den Muskelschlauch vervollständigen. In Fig. 24, welche das Gehirn, den Schlundring und einen Theil des Bauchmarkes eines gegen 2 Mm. langen Embryo darstellt, nähern sich schon ganz die Verhältnisse des Baues denen des erwachsenen Wurmes. Indem wir die Zellhaufen *g* als Haufen von Ganglienzellen betrachten und der Masse *h*, über welche eine dünne Schicht Ganglienzellen stets hinwegzieht, eine zum grösseren Theil secundäre Bedeutung als einer Art Bindegewebe beilegen, gelangen wir zu Resultaten über den Bau des Nervensystems dieser Thiere, welche weit abliegen von dem, was in dieser Hinsicht CLAPARÈDE in seinen mit Recht berühmten, meisterhaften Arbeiten über die Oligochaeten gesagt hat. Er fasst dort seine Forschungen über das Nervensystem der Oligochaeten dahin zusammen, dass ausser den supraoesophagealen Ganglien nur noch in den ersten Segmenten ganglionäre Anschwellungen vorkämen und der Bauchstrang im Uebrigen ein Nervenstrang mit einem Axencylinder sei.<sup>1)</sup> Wir werden später auf diese Ansicht zurückkommen und wollten nur vorläufig feststellen, dass sie mit der Entwicklung des Nervensystems nicht in Einklang zu bringen ist; nach letzterer dürften Nervenstrang und Axencylinder als nebensächliche Theile erscheinen, gegenüber den in jedem Segmente in je einem Paar vertretenen Ganglienzellenhaufen. Die Gattung *Lumbricus* stimmt übrigens in Bezug auf das Nervensystem in den wesentlichsten Punkten mit den übrigen Oligochaeten überein. Bemerkenswerth ist es nun, dass unsere Untersuchungen zu Folge auch der Schlundring keine blossе Commissur ist, sondern dass jeder Bogen desselben ein Paar Ganglienzellenhaufen besitzt, welche ihn wesentlich als Fortsetzung des Bauchmarkes und nicht als blosses secundäres Verbindungsmittel charakterisiren, und dass fernerhin auch das Gehirn offenbar auf die Grundlage eines paarigen Ganglienzellenhaufens ebenfalls zurückzuführen ist. Uns scheint als ob aus diesen Thatsachen bedeutsame Schlüsse für das morphologische Verhältniss des Kopfsegmentes zu den übrigen Körpersegmenten zu ziehen seien, doch wollen wir an diesem Orte nur darauf hinweisen, dass die grosse

1) CLAPARÈDE, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. p. 9.

Analogie im Bau des Schlundrings, Gehirns und Bauchmarkes im embryonalen Zustande, unserer schon oben ausgesprochenen Vermuthung, dass diese Theile gleichzeitig und zusammenhängend angelegt würden, zur Stütze reichen dürfte, dass also die Primitivstreifen nicht vor der Mundöffnung plötzlich aufhören, wie wir das von anderen Thieren, auch Würmern, wissen, sondern dass sie vorne über dem Mund an der Stelle, wo aus ihnen später das Gehirn entsteht, sich mit einander verbinden.

Wir kommen zum Schluss auf die grossen Zellen (c) zurück, welche wir als Ausgangspunct und hintere Verbindung der Primitivstreifen kennen gelernt haben. In der Beziehung, in der wir sie zu den Primitivstreifen stehen gesehen, glaubten wir ihre einzige nachweisbare Function erblicken zu sollen, im Gegensatz besonders zu RATHKE, welcher sie als Anlage des hinteren Saugnapfes in Nephelis und Clepsine deutete. LEUCKART hat diese Deutung als unrichtig nachgewiesen, hat dafür aber eine andere, auf seine Untersuchungen an Hirudo gestützte, an deren Stelle gesetzt, nach welcher er diesen Zellen die Function von Urnieren zuteilt. Auch mit dieser Deutung können wir uns nicht einverstanden erklären. Diese Zellen sind vor allem nichts weiter als einfache Zellen, und die eifrigsten Nachforschungen konnten uns nur in unserer Ansicht bestärken, dass man ihnen keine Drüsenfunction zusprechen könne, was doch die erste Anforderung von Urnieren sein müsste; ferner persistiren sie auch noch lange, wenn die Segmentalorgane die, wenn irgend ein Analogon der Nieren zu suchen ist, gewiss als solches gelten müssen, in den vorderen Segmenten schon längst entwickelt sind. Diese Umstände bestimmen uns, der jedenfalls nicht unbedingt zu verwerfenden Annahme LEUCKART's vor der Hand nicht zuzustimmen, sondern unsere Meinung über diese oft besprochenen Gebilde dahin zusammenzufassen, dass diese Zellen die hintere Verbindung der Primitivstreifen vermitteln, dass sie vor den Primitivstreifen schon vorhanden sind, und mit ihnen wahrscheinlich in einem ursächlichen Zusammenhang stehen, dass endlich das Längenwachsthum der Primitivstreifen von ihrem Rande her vor sich gehe, indem dort die neuen Zellen eingeschoben werden. — Als thatsächliche Ergänzung dessen, was wir über die grossen Zellen gesagt haben, möge hier nachgetragen werden, dass einige Mal eine derselben zwei Kerne umschloss, dass aber immer nur zwei wirkliche Zellen vorhanden sind; es ist das deshalb von Bedeutung, weil wir von RATHKE wissen, dass Nephelis drei, Clepsine sechs solcher »colossal« Zellen, wie er sie nennt, im embryonalen Zustande besitzt. —

Zur Entwicklung des Darmes haben wir die einfache Thatsache zu verzeichnen, dass das Lumen desselben lange Zeit, besonders so lange der After nicht durchgebrochen, sehr gering ist; in Fig. 48 ist es durch die helle, länglich ovale Stelle *d* bezeichnet; bei der Präparation sieht man, dass die Körpermasse sich schon um ihn verdichtet hat und offenbar im Begriff ist, ein festeres Gewebe um ihn zu bilden; wir glauben daher nicht, dass die Vermuthung RATHKE's, die Primitivstreifen nähmen Theil an der Darmbildung, begründet sei.

Wir haben oben ein Paar Wimperlappen beschrieben und tragen dem nach, dass dieselben bald verschwinden und einem medianen Wimperstreif Platz machen, der vom oberen Rande der Mundöffnung bis zum Hinterende der Primitivstreifen sich an der Bauchseite hinzieht; in dem Stadium, welches Fig. 48 darstellt ist dieser Streif recht deutlich entwickelt, verschwindet aber mit der fortschreitenden Streckung des Körpers.

#### 4. Entwicklung der Segmentalorgane.

Wenn der Embryo gegen 0,3 Mm. Länge erreicht hat und die Segmentirung deutlich zu werden anfängt, sehen wir in den dem Kopfsegment unmittelbar folgenden Segmenten Ansammlungen glänzender Zellen mit kleinem Kern, welche sich da, wo sie zuerst aufgetreten, stark vermehren und vergrössern und mit der gegen das Schwanzende fortschreitenden Segmentirung nach hinten in den neuen Segmenten ebenfalls auftreten. Die Grösse der einzelnen Zellen schwankt von 0,03—0,05 Mm., die Kerne aber messen constant 0,006 Mm. und enthalten je mehrere Körnchen, aber kein besonderes Kernkörperchen. Bei näherer Untersuchung zeigt sich nun, dass diese auffallenden Zellhaufen jeweils um einen schlingenförmigen Canal (Fig. 22 s) sich gruppieren, welcher auf der Bauchseite nach aussen mündet. Dieser Canal besteht aus zwei Zellreihen, welche durch ihr Zusammentreten den Canal an seinem der Mündung entgegengesetzten Ende schliessen. Die einzelnen Zellen enthalten je einen Kern mit deutlichem Kernkörperchen, ihr übriger Inhalt erscheint körnig. Die Breite des Canals ist 0,04 Mm., sein Lumen unbedeutend. Die Beschaffenheit des fertig entwickelten Segmentalorgans erlaubt den Schluss auf die weitere Entwicklung dieser Anlage; dort ist nämlich ein flimmernder Canal vorhanden, an welchen von Zeit zu Zeit eine Zelle von ähnlicher Beschaffenheit wie die das embryonale Segmentalorgan umlagernden sich anlegt; die dichte Aneinanderlagerung der den Canal bildenden Zellen macht später einem Auseinandertreten mit freierer Entwicklung Platz, es wird dadurch die bedeutende Verlängerung des Canals, welcher

sich zusammenknäueln, vorzüglich ermöglicht; endlich besitzt das fertige Segmentalorgan auch eine innere Mündung, welche dem embryonalen fehlte.

### 5. Entwicklung der Borsten.

In Fig. 20 sehen wir in einer Entfernung von 0,085 Mm. resp. 0,1 Mm. von der Mittellinie der Primitivstreifen eine Doppelreihe heller Bläschen, von welchen auf jedes Segment zwei kommen, herabziehen, jedes Bläschen hat 0,015 Mm. Durchmesser und ist von einer scharf umschriebenen, dunkelkörnigen Masse erfüllt. Sehen wir diese bei starker Vergrößerung in ihrer Regelmässigkeit cocardenartig erscheinenden Gebilde näher auf ihren Inhalt an, so zeigt es sich bald, dass die der Mittellinie zu gelegenen jedes Paares eine Differenzirung des Inhaltes zeigen in der Art, dass dem dunkelkörnigen Ballen eine helle Spitze aufsitzt, dieses führt uns auf die Spur: Wir haben es mit den Anlagen der ventralen Borstenreihen zu thun. Fig. 23 zeigt eine etwas weiter entwickelte Borste. Die dorsalen Borstenreihen sind zu der gleichen Zeit auch gleich weit entwickelt wie die ventralen: ein Beweis der Unabhängigkeit dieser Bildungen von den Primitivstreifen.

### 6. Eigenthümliche Missbildung.

Fig. 24 stellt ein vollkommenes Doppelthier dar. Die Verhältnisse der einzelnen Theile desselben sind so zu denken, dass eine Linie *oo*, die ursprünglich zu einem Thiere gehörigen Stücke von denen des andern trennte, so dass also jedes Dreieck *oco* ein einzelnes Thier darstellt. Wir sehen also die Primitivstreifen beider Thiere an ihren vorderen Enden zu zwei Gehirnen zusammentreten, deren jedes zur Hälfte einem, zur Hälfte dem anderen derselben zugehört; so sind auch zwei Mundöffnungen vorhanden. Dieses Wesen hat die schon beträchtliche Länge von 0,55 Mm. erreicht und bewegte sich ganz wie ein normaler Embryo.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XLI.

Fig. 4—9. Furchungsprocess. Vergr. 200.

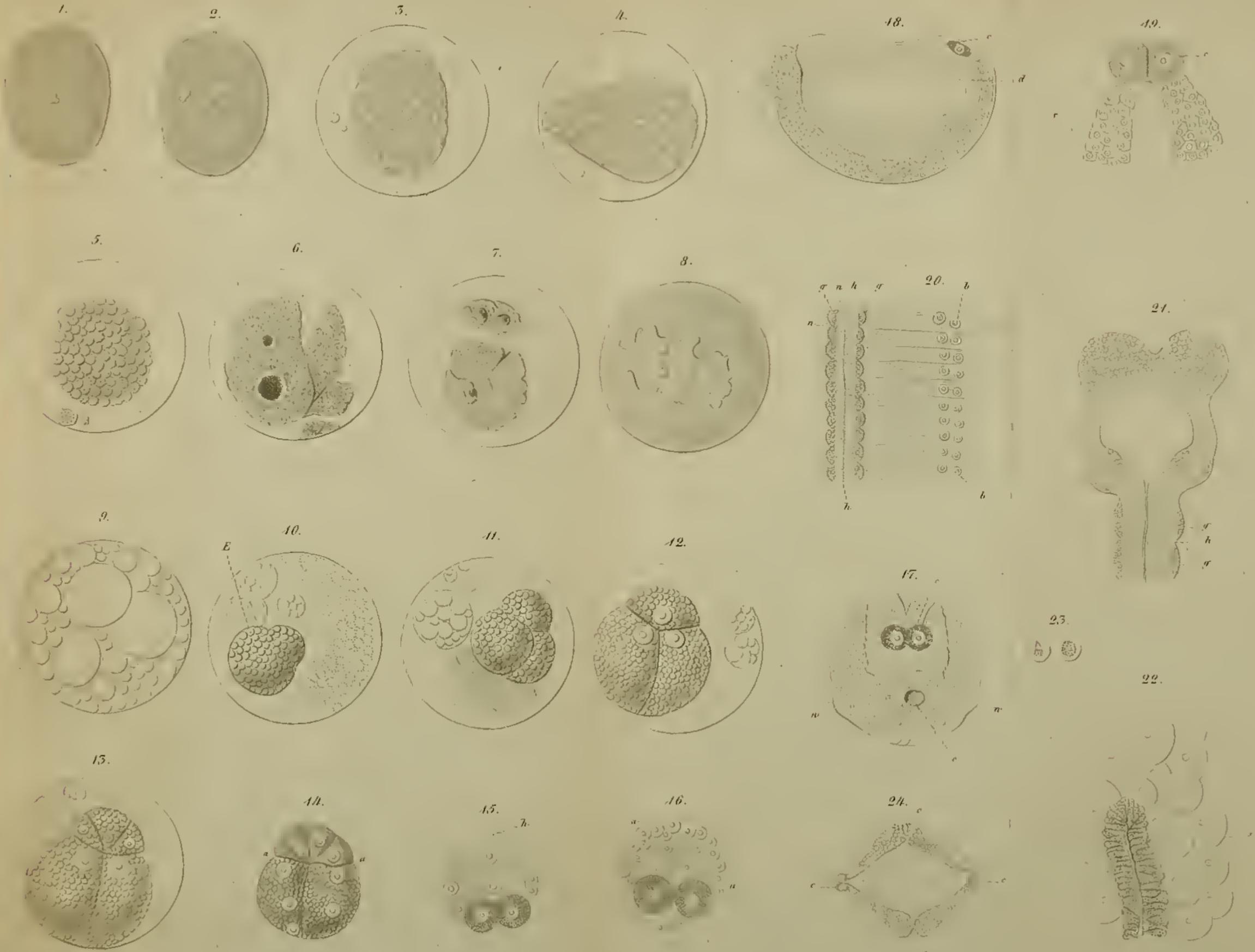
Fig. 10—14. Bildung und früheste Veränderungen des Embryo. Vergr. 200.

Fig. 15—21. Entwicklung des Primitivstreifen und des Nervensystems. Vergr. 200.

Fig. 22. Entwicklung der Segmentalorgane. Vergr. 200.

Fig. 23. Entwicklung der Borsten. Vergr. 400.

Fig. 24. Missbildung. Vergr. 50.



12-A

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1867-1868

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Ratzel Fritz, Warschawsky M.

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms \(Lumbricus agricola Hoffm.\). 447-562](#)