

Die Embryologie von *Planaria polychroa*.

Von

Dr. Elias Metschnikoff.

Mit Tafel XV—XVII.

Erster Theil. Bildung des Embryo und seiner Haupttheile.

Nachdem die vergleichende Physiologie gezeigt hat, dass die Turbellarien ihre Nahrung intracellulär verdauen, musste die Embryologie entscheiden, in wie fern ein solcher Verdauungsmodus als ein primitiver zu betrachten ist. Da die älteren Angaben uns über diese Frage keine Auskunft geben konnten, unternahm ich im Sommer 1877 eine embryologische Untersuchung unserer Süßwasserplanarien und vorzugsweise der häufigsten unter ihnen, der *Planaria polychroa* von OSCAR SCHMIDT. Die dabei erhaltenen Resultate¹ haben mir zwar sofort gezeigt, dass die von mir gewählten Turbellarien keineswegs im Stande sind zur Entscheidung der angedeuteten Hauptfrage zu dienen; da sie aber auf andere Erscheinungen von allgemeinem Interesse hinwiesen, so hielt ich es der Mühe werth die Untersuchung weiter fortzusetzen. In den Jahren 1880 und 1881 wiederholte ich meine Beobachtungen, aber erst im verflossenen Sommer ist es mir gelungen diejenigen von ihnen, welche auf die allgemeineren Erscheinungen der Embryonalbildung sich bezogen, zu einem gewissen Abschluss zu bringen.

Die älteren Autoren, wie DUGÈS, v. BAER und v. SIEBOLD wiesen nach, dass die Süßwasserplanarien ihre Eier auf Wasserpflanzen, bei einigen Arten vermittels besonderer Stiele, befestigen, ferner, dass aus

¹ Ich publicirte seiner Zeit darüber eine kurze Mittheilung in russischer Sprache in den Schriften der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher in Odessa. Bd. V, 1877. Das darüber von Dr. MAYZEL gegebene Referat (in den Jahresberichten von HOFMANN und SCHWALBE, Bd. VII, 1879, p. 75) enthält viele Fehler und Missverständnisse, so dass ich vor dem Gebrauch desselben warnen muss.

einem solchen Eie mehrere junge Thiere ausschlüpfen, welche bereits fast sämtliche Merkmale erwachsener Planarien aufweisen, dass folglich die Süßwasserplanarien ihre Entwicklung ohne Metamorphose durchlaufen. v. SIEBOLD machte außerdem noch die wichtige Entdeckung, dass die sog. Dotterzellen der Süßwasserplanarien verschiedenartige Bewegungen ausführen, eine Entdeckung, welche bekanntlich eine große Rolle in der allgemeinen Zellenlehre spielte. Über die eigentlichen Embryonalerscheinungen belehrten uns dagegen die Beobachtungen älterer Forscher gar nicht, was offenbar in den großen technischen Schwierigkeiten der anzustellenden Untersuchungen seine Erklärung findet. Erst in den sechziger Jahren ist es KNAPPERT¹ gelungen einige Thatsachen aus der Embryonalgeschichte der *Planaria (Polycelis) fusca* zu ermitteln. So konstatierte er, dass die Eier eine regelmäßige totale Theilung erfahren, ferner, dass der Embryo noch ziemlich früh sich in eine peripherische und centrale Schicht sondert. Eine ausführliche Entwicklungsgeschichte konnte zu der Zeit jedoch nicht gegeben werden, weil damals die nöthigen technischen Methoden noch nicht genug ausgearbeitet waren und mit den gewöhnlich gebrauchten Mitteln konnte man im besten Falle nur die allgemeinsten Erscheinungen ermitteln. Beim Herauspressen des Eikapselinhaltes erhält man meistens nur eine rahmartige dicke Flüssigkeit, in welcher die Trümmer der Embryonalorgane suspendirt bleiben. Nur äußerst selten gelingt es mehr oder weniger unbeschädigte Embryonen zu erhalten und auch diese sind sehr wenig geeignet zur Untersuchung im frischen Zustande. Fast die ganze Arbeit muss deshalb an gehärtetem Materiale gemacht werden, was natürlich in mancher Beziehung seine üblen Folgen hat. Ganze Eikapseln wurden von mir zuerst im kochenden Wasser eine oder zwei Minuten gehalten, um dann möglichst vorsichtig an einem Pole aufgeschnitten zu werden. Die Eier wurden sodann in Chromsäure gelegt und am folgenden Tage in 70%igen Alkohol übertragen; nach längerer Behandlung in stärkerem, 96gradigen Alkohol, konnte man den nunmehr aus seiner Schale befreiten Inhalt leicht färben und in bekannter Weise in dünne Schnitte zerlegen. Zur Färbung brauchte ich früher die wässerige Indigokarminlösung; da diese Farbe aber nur kurze Zeit hält (so sind meine im Jahre 1877 angefertigten Präparate bereits sämtlich entfärbt), so habe ich sie durch Boraxkarmin ersetzt. Die jüngsten und die spätesten Embryonalstadien können zum Theil wenigstens auch ohne Schnittmethode untersucht werden; die Beschaffenheit der Eizelle und die Theilungsvorgänge derselben können am besten mit Hilfe schwacher Lösungen von Essigsäure erforscht

¹ Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien. in: Natuurkundige Verhandelingen. Utrecht 1865.

werden; dasselbe Reagens leistet auch bei der Beobachtung erwachsener Embryonen gute Dienste.

Planaria polychroa gehört zu den Arten, welche kugelförmige Eier, oder richtiger Eikapseln mit einem langen Stiele auf Wasserpflanzen befestigt. Am häufigsten fand ich solche Kapseln auf *Ceratophyllum*, auf der unteren Fläche der Blätter von *Hydrocharis morsus ranae* und auf der vorderen Fläche der schmalen Blätter von *Stratiotes aloides*. Die Periode des Eierlegens beginnt im Frühjahr und dauert bis zum Ende Juli oder Anfang August (so wenigstens in der Provinz Kiew, wo ich meine Untersuchungen anstellte). Die Ablage erfolgt meistens am Tage und hört noch vor dem Sonnenuntergange auf. Gleich nach dem Ablegen sind die Kapseln ganz blass oder leicht gelblich; nach einigen Stunden nehmen sie eine braunröthliche Färbung an, um später dunkel schwarzbraun zu werden. Diese Farbenverschiedenheiten können zur Orientirung bei der Wahl von Stadien dienen, freilich nur in einem beschränkten Maße.

In einer frisch gelegten Kapsel findet man bekanntlich zweierlei Elemente: Eizellen, deren Zahl zwischen vier und sechs schwankt, und Dotterzellen, welche, nach Berechnung, in der Zahl von über zehntausend Stück in jeder Kapsel vorhanden sind. Die ersteren (Fig. 4 o) erscheinen in Form mehr oder weniger kugeligter Körper mit nicht ganz regelmäßigen Konturen; bisweilen sind sie etwas ausgezogen, so dass sie eher oval als kugelförmig aussehen. Eine wirkliche Membran lässt sich auf diesen Eizellen nicht nachweisen, obwohl man bei der Behandlung mit verdünnter Essigsäure eine hautartige peripherische Schicht an einigen Stellen der Oberfläche sich abheben sieht. Der Inhalt besteht aus einem hellen feinkörnigen Protoplasma und aus ganz blassen, rundlichen Deutoplasmakörnern; das erstere bildet eine dünne zusammenhängende Schicht an der gesammten Peripherie der Eizelle und erscheint außerdem in Form radiusartiger Linien, welche gegen den Eikern konvergiren. Die Deutoplasmakörner zeigen eine ähnliche regelmäßige Anordnung, welche übrigens nicht an jedem Ei mit derselben Deutlichkeit auftritt. In der Nähe des Eicentrums befindet sich der blasse undeutlich konturirte Eikern, welcher aus verdichtetem überall gleichförmigen Protoplasma zusammengesetzt erscheint. Von einer Differenzirung in Kernmembran, Kernsubstanz und Kernsaft, welche so scharf am Eierstocksei auftraten, findet man am frisch gelegten Ei keine Spur. Es muss angenommen werden, dass die Eizelle im beschriebenen Zustande bereits befruchtet ist. Dafür spricht unter Anderem auch der Umstand, dass ich im Inhalte der Eikapsel niemals Spermatozoiden antraf. Sog. Richtungskörper habe ich ebenfalls nicht finden können.

Die sog. Dotterzellen, welche seit Jahrzehnten durch ihre auffallenden Protoplasmabewegungen die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich zogen, sind auch weit besser bekannt als die Eizellen. Der durchaus unbestimmt konturirte Zellkörper (Fig. 4 v) entbehrt jeder Spur einer Membran und besteht aus sehr feinkörnigem Protoplasma, in welchem wir eine mehr oder weniger große Anzahl kugelförmiger fettglänzender Körner und meistens eine bedeutende Menge rundlicher wasserheller Vacuolen antreffen. Weit entfernt vom Centrum liegt gewöhnlich der charakteristische ovale, in selteneren Fällen nierenförmige Kern, an welchem wir eine ziemlich feste peripherische Cytoplasmasschicht, einen Nucleolus und den durchsichtigen Kernsaft mit vielen Körnchen unterscheiden. Die Dotterzellen sind bekanntlich im Stande zweierlei Protoplasmabewegungen zu vollziehen. Auf der einen Seite erfahren sie starke peristaltische Kontraktionen, welche rasch durch die ganze Länge der Zelle erfolgen; auf der anderen Seite aber schicken sie feine, oft verästelte langsam kriechende Protoplasmaausläufer aus. Die gleichzeitig an vielen Dotterzellen stattfindende Peristaltik bietet eine ganz eigenthümliche, einigermäßen an das Chromatophorenspiel der Cephalopoden erinnernde Erscheinung dar, wesshalb es nicht zu verwundern ist, dass sie die Aufmerksamkeit älterer Forscher auf sich zog. Solche Bewegungen, welche an den soeben aus der Eikapsel herauspräparirten Dotterzellen bei der Untersuchung derselben im schwach salzigem Wasser wahrzunehmen sind, dauern nur kurze Zeit, um viel konstanteren Pseudopodienbewegungen Platz zu machen. Zutreffende Bilder von in amöboider Bewegung begriffenen Dotterzellen hat in neuerer Zeit HALLEZ¹ von *Dendrocoelum angarensis* gegeben.

Die ersten Stunden nach dem Eierlegen werden namentlich von auffallenden Veränderungen des Eikerns begleitet. Es sondert sich an demselben eine scharf konturirte Membran ab (Fig. 2), der Inhalt wird wasserhell und der ganze Kern nimmt eine durchaus unregelmäßige gelappte Gestalt an, wobei er oft in zwei oder mehrere Stücke zerfällt. Die strahlenartige Anordnung des Protoplasma, resp. der Deutoplasma-körner verschwindet nunmehr vollständig, um später einer anderen ähnlichen Erscheinung Platz zu machen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung, welche noch einige Stunden andauert, wird die Kernmembran runzelig und der Kern erscheint in mehreren Punkten durchbrochen (Fig. 3). Es kommt zu gleicher Zeit an einem Ende der oval verlängerten Eizelle eine peripherisch liegende strahlenförmige Figur zum Vorschein, welche durch lange, am centralen Ende verdickte Linien gebildet wird.

¹ Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille 1879. Pl. X, Fig. 33 bis 35.

Während nun der alte Kern in seiner Rückbildung weiter fortschreitet, wobei derselbe in einzelne S- oder zickzackförmige Stücke zerfällt (Fig. 4), entsteht am anderen Ende der Eizelle eine der ersten ganz gleiche sternförmige Figur, in deren Centrum nunmehr ein kleiner Punkt bemerkt werden kann.

Die beschriebenen Vorbereitungsvorgänge nehmen so viel Zeit in Anspruch, dass der Anfang der Zweitheilung des Zellkörpers erst nach 8—11 Stunden nach dem Eierlegen erfolgt. Es ist mir nicht gelungen tiefer in die Detailprocesse einzudringen, was wohl zum Theil in der Beschaffenheit des untersuchten Materials seinen Grund hat; eben so wenig konnte ich etwas über die Befruchtung unserer Planarie erfahren. Während der Bildung der ersten Theilungsfurche (Fig. 5) sieht man an den Enden der Eizelle die beiden Asterisken und in deren Nachbarschaft unregelmäßig gelappte Körper, welche mit den neugebildeten Kernen so vieler Furchungszellen die größte Ähnlichkeit haben. Oft sind diese Körper in einer und derselben Eizelle verschiedenartig geformt, wie sie auch sonst sich durch große Mannigfaltigkeit auszeichnen. Die Eizelle theilt sich in zwei gleich große Blastomeren (Fig. 6), deren Kern den früher beschriebenen Kern der Eizelle bis auf die geringere Größe wiederholt. Mit schwachen Konturen versehen lässt er sich bisweilen gar nicht vom umgebenden Protoplasma unterscheiden. Solche in Segmentation begriffene Eizellen werden gewöhnlich dicht von Dotterzellen umgeben, was nicht selten das Auffinden der ersteren ganz besonders erschwert. Während ich die Zweitheilung mehrere Male zu beobachten Gelegenheit hatte, ist es mir nur ein einziges Mal gelungen eine in vier Blastomeren getheilte Eizelle zu finden (Fig. 8). In diesem Falle lagen die Furchungszellen von einer Anzahl Dotterzellen umgeben, dicht beisammen zu zwei Paaren, wovon eines aus etwas größeren Blastomeren als das andere bestand. Im Inneren solcher Zellen konnte ich gewöhnliche bläschenförmige Kerne mit Membran, Kernsaft und Kernkörperchen unterscheiden. Sowohl an diesem, wie an dem vorherbeschriebenen Stadium konnte man sich von der Abwesenheit einer Eihülle deutlich überzeugen, worin ein Unterschied zwischen der *Planaria polychroa* (und auch des in Hauptzügen von mir untersuchten *Dendrocoelum lacteum*) und der von KNAPPERT beobachteten *Polycelis* (*Planaria*) *fusca* zu notiren ist. Bei der letztgenannten Art konnte der holländische Forscher nicht nur ein in drei Blastomeren getheiltes Ei, sondern auch einen aus 32 Zellen bestehenden Embryo von einer scharf gesonderten Eihülle umgeben finden (a. a. O. Taf. I, Fig. 5, 6).

Sämmtliche von mir bis jetzt beschriebenen Stadien und Erscheinungen können bei Untersuchung des aus lebenden Eikapseln heraus-

genommenen Inhalte in neutralen oder schwach sauren Reagentien wahrgenommen werden. Mit jedem Schritte der weiteren Entwicklung giebt diese einfache Methode immer geringere Resultate, da die fortwährend kleiner werdenden und mit einander nicht fest zusammenhängenden Blastomeren in der Masse viel auffallenderer Dotterzellen sich leicht den Augen des Beobachters entziehen. Nach langem Suchen findet man unter diesen Verhältnissen kaum einige vereinzelt Furchungszellen. Um eine bessere Einsicht zu gewinnen, muss man deshalb von nun an zur Schnittmethode schreiten und den auf die vorher beschriebene Weise bereiteten Kapselinhalt in ganze Serien zerlegen. Man überzeugt sich leicht, dass die an Zahl stets zunehmenden Blastomeren sich ziemlich lose und unregelmäßig neben einander befinden, wobei sie, von keiner Eihülle umschlossen, in die nächste Nachbarschaft der sie umgebenden Dotterzellen zu liegen kommen. Der Mangel einer festen Verbindung zwischen den Abkömmlingen einer und derselben Eizelle kann uns bei den kapselbereitenden Planarien um so weniger wundern, als wir analoge Erscheinungen sogar bei den sich im Freien entwickelnden Eiern finden. So sah ich z. B. bei *Turritopsis armata* die Blastomeren so wenig fest mit einander verbunden, dass sie nicht selten ganz aus einander gingen; in normalen Fällen bildeten sie einen durchaus unregelmäßigen, von keiner Eihülle umgebenen Zellenhaufen. Die Fig. 9 stellt uns ein solche Blastomeren enthaltendes Stück eines durch eine 17stündige Kapsel gemachten Durchschnittes und zeigt uns sechs Embryonalzellen, von denen zwei noch unter sich zusammenhängen. Die umgebenden Dotterzellen zeigen sehr verschiedene Formen, welche sich ziemlich genau an die Blastomeren anpassen, und erscheinen außerdem noch ganz unverändert, durch deutliche Konturen von einander getrennt. Bei weiterer Entwicklung, welche sich durch Vermehrung von Blastomeren auszeichnet, verlieren dagegen einige der benachbarten Dotterzellen ihre frühere Selbständigkeit: ihre Konturen verschwinden, das Protoplasma fließt zusammen und nur die Kerne behalten ihre Unabhängigkeit, so dass sie zur Bestimmung der Zahl der verschmolzenen Dotterzellen verwendet werden können (Fig. 10). Gegen die Vermuthung, dass diese Verschmelzung nur als Resultat der complicirten Behandlungsweise der Kapseln, namentlich des Erhitzens derselben erscheint, muss ich folgende Gründe anführen: erstens den Umstand, dass die mehr peripherisch liegenden, folglich der Temperatur mehr ausgesetzten Dotterzellen unverschmolzen bleiben, ferner, dass auf den betreffenden Stadien konstant nur die Blastomeren unmittelbar berührenden Dotterzellen ihre Selbständigkeit einbüßen und endlich auch

die Erscheinungen der späteren Entwicklungsstadien, welche unten von mir hervorgehoben werden.

Die beiden notirten Haupterscheinungen dauern noch während mehrerer Stunden der Embryonalentwicklung weiter fort. Die Blastomeren vermehren sich ziemlich rasch, was durch die Häufigkeit der Zelltheilungen an Präparaten dokumentirt wird (Fig. 11, 12). Solche Embryonalzellen bilden einen mehr oder weniger unregelmäßigen Haufen, welcher von nunmehr ganz verschmolzenen Dotterzellen allseitig umgeben wird. Auf Durchschnitten bemerkt man sofort ganze Packete, welche leicht aus dem übrigen Kapselinhalte herausfallen und 1) aus einigen ihre Selbständigkeit bewahrenden Dotterzellen, 2) aus verschmolzenen Dotterzellen und 3) aus Blastomeren oder Embryonalzellen zusammengesetzt erscheinen. Die Fig. 11 und 12 repräsentiren uns solche Packete, wobei die erstere ein Stück des Durchchnittes einer 24stündigen und die zweite einen solchen einer 28stündigen Kapsel wiedergibt. Bei genauerer Durchmusterung findet man zwischen den Embryonalzellen solche, welche alle Hauptstadien der Theilung aufweisen. So sieht man sog. karyolytische Figuren, Kernspindel und neugebildete Kerne, deren Spindelfasern bereits eine körnige Metamorphose erlitten haben. Es ist bemerkenswerth, dass die sog. Kernplatte oder die BÜTSCHLI'schen Körner vollständig fehlen. Nur wenige unter den Kernen weisen die gewöhnliche Form eines ruhenden Kernes auf; die meisten von ihnen zeigen durchaus unregelmäßige Gestalten, welche etwa auf Vorbereitung zur Theilung oder auf einen eben abgeschlossenen Vermehrungsprocess zurückzuführen sind.

Als Resultat des Zerklüftungsprocesses, welcher im Ganzen ungefähr zwanzig Stunden in Anspruch nimmt, erhalten wir eine unbestimmte Anzahl Embryonalzellen, welche im Allgemeinen unter sich die größte Ähnlichkeit zeigen und sich nur durch etwas verschiedene Dimensionen auszeichnen. Anfangs liegen diese Elemente ganz unregelmäßig neben und über einander, bald aber fangen sie an eine gewisse Anordnung zu zeigen. Während nämlich ein Theil der Embryonalzellen sich in einen rundlichen, aus einigen mehr oder weniger vollständigen Kreisen bestehenden Zellenhaufen gruppirt (Fig. 13), gehen andere Zellen aus einander, um sich in einer gewissen Entfernung zu fixiren. Die Kerne des Zellenhaufens zeigen zum größten Theile schon die bekannte ruhende Form, was auf das Ende der raschen Vermehrung hindeutet. Der Zellenhaufen selbst stellt nunmehr auch bereits die Anlage eines Larvenorganes, des Schlundkopfes, dar und erleidet von nun an nicht sowohl eine Vermehrung als die histologische Differenzirung der ihn zusammensetzenden Elemente. Sowohl die Schlundanlage, als auch

die übrigen Embryonalzellen bleiben in der verschmolzenen Masse der Dotterzellen eingebettet, in welcher man wie früher eine gewisse Zahl vollkommen erhaltener Zellenkerne wahrnimmt.

Es erweist sich somit, dass die Embryonalzellen auf frühen Stadien in eine sehr nahe Beziehung zur Masse der Dotterzellen treten, so dass es eine Zeit lang unmöglich ist eine Grenze zwischen dem eigentlichen Embryo und der umgebenden Zellenmasse zu ziehen. Dadurch wird es wohl erklärlich, dass man beim Herauspräparieren des Kapselinhaltes nur eine konfuse Masse von Dotterzellen, einigen wenigen Embryonalzellen und einer formlosen rahmartigen Substanz erhält. Bald jedoch fängt der Embryo an eine bestimmte Gestalt anzunehmen und sich zugleich von der peripherischen Masse der selbständig gebliebenen Dotterzellen abzusondern. Einige der in die Schlundkopfbildung nicht eingegangenen Embryonalzellen entfernen sich von ihres Gleichen am meisten, um sich an der Grenze zwischen der verschmolzenen Protoplasmamasse der Dotterzellen und der selbständigen Dotterzellen zu fixiren (Fig. 44). Es bildet sich somit ein Spaltraum, welcher die erste Grenze zwischen der Embryonalanlage und der peripherischen Zellenmasse andeutet. Ich erkläre mir den Process in der Weise, dass ich eine selbständige Bewegung einiger Embryonalzellen annehme, welchen somit die aktive Rolle bei der Darstellung der Embryonalgrenze zukommt. Die Thatsache, dass man nicht immer an der bezeichneten Grenze eine oder mehrere Zellen wahrnimmt, erklärt sich wohl durch die Annahme, dass an solchen Durchschnitten nicht die Zellen selbst, sondern der ihnen anliegende Spalt getroffen wurde. In den meisten Fällen sieht man die Grenze zugleich an zwei einander gegenüber liegenden Stellen entstehen, wie es in der Fig. 45 wiedergegeben ist; während man aber auf der unteren Grenze eine dreieckige Embryonalzelle findet, wird man auf der oberen Grenze keiner solchen Zelle gewahr. Bei weiterer Entwicklung wird die Grenze zwischen dem Embryo und der umgebenden Zellenmasse immer auf größeren Strecken sichtbar (Fig. 46); die die Grenze bildenden Zellen platten sich ab und erweisen sich deutlich als die ersten Epidermiszellen des Embryo. Die früher erwähnte Anlage des Schlundkopfes sondert sich noch weiter ab, wobei sie zugleich sich in eine periphere Zellschicht und eine centrale Zellenmasse differenzirt (Fig. 47). Mit dem weiteren Fortschreiten der Grenzbildung sondert sich schließlich der ganze Embryo von der umgebenden Dotterzellenmasse ab, so dass wir nunmehr mehrere (vier bis sechs) ovale Embryonen in einer Kapsel vorfinden (Fig. 48). Betrachten wir einen Längsschnitt durch einen aus einer 48stündigen Kapsel herauspräparirten Embryo, wie er auf der Fig. 49 wiedergegeben ist, etwas näher, so finden wir an ihm

folgende Hauptmerkmale. Der Embryo erscheint solid und besteht zum großen Theil aus der zusammengeschmolzenen Masse der Dotterzellen, deren Kerne unregelmäßig geordnet sind. In der Rindenschicht dieser Protoplasmamasse liegen einige wenige Embryonalzellen zerstreut, deren unregelmäßig geformte Kerne noch auf den regen Vermehrungsprocess hinweisen. Am unteren Pole befindet sich ferner der Larvenschlundkopf, an welchem wir eine dicke doppelschichtige Wandung erkennen, in deren Innerem radial angeordnete feine Fasern ausgespannt sind. An beiden Enden des Schundkopfes ist je eine Gruppe Embryonalzellen zu unterscheiden, von denen die äußere eine Art Epidermislippen darstellt, während die untere ein nicht näher bestimmtes Gebilde (vielleicht ein Rudimentalorgan) repräsentirt. Sowohl diese beiden Zellengruppen, als der Larvenkörper insgesamt, zeigen überhaupt einen scharf ausgesprochenen radiären Bauplan, welcher jedenfalls eine phylogenetische Bedeutung hat. Ein auf der Fig. 49 fehlendes Organ unserer Larve ist die Epidermis; dieselbe besteht aus feinen stark abgeplatteten und den ganzen Körper bedeckenden Epithelzellen, welche früh mit überaus feinen Wimperhaaren versehen werden.

In der soeben beschriebenen Larve unterscheiden wir somit zweierlei Bestandtheile: eine Menge verschmolzener Dotterzellen und eine viel geringere Anzahl der in letzter Instanz aus der Eizelle entstandener Embryonalzellen, welche sich bereits in eine Epidermis (Ektoderm), einen Schlundkopf und in indifferentere unter der Epidermis liegende Zellen differenzirt haben. Obwohl viel unbedeutender in quantitativer Beziehung, spielen die Embryonalzellen doch qualitativ bei Weitem die Hauptrolle. Die verschmolzenen Dotterzellen, wie es bei Betrachtung späterer Stadien noch näher gezeigt werden soll, dienen nämlich ausschließlich als Nähr- und zum Theil Stützmaterial für die in aktiver Thätigkeit befindlichen Embryonalzellen.

Die in der angegebenen Weise gebauten Larven befinden sich unter normalen Verhältnissen inmitten einer großen Masse Dotterzellen, welche zum größten Theile noch ihre ursprüngliche Selbständigkeit behalten. Nur diejenigen von ihnen, welche in der nächsten Nähe der Larven liegen, binden sich fester zusammen, zum Theil fließen sie auch ganz zusammen, um eine Art Rinde um den Larvenkörper darzustellen (Fig. 48). Wenn man den gesammten Inhalt einer lebende Larven beherbergenden Kapsel nunmehr befreit, so gelingt es in einigen Fällen eine unversehrte Larve zu erhalten, an der man sowohl die Wimperbewegungen der Epidermiszellen als die starken Schluckbewegungen des Schlundkopfes beobachten kann. Die letzteren dienen zum Verschlucken der selbständig gebliebenen Dotterzellen, welche somit ins Innere des Larvenkörpers

übertragen werden. An durch solche Larven geführten Längsschnitten kann man auch deutlich die verschluckten Zellen unterscheiden (Fig. 20). Sie behalten in jeder Beziehung ihre früheren Eigenthümlichkeiten, so dass man keineswegs zu einer Vermuthung über die Abstammung dieser Zellen etwa aus vorhandenen Embryonalzellen geführt werden kann. Sie sind erstens um Vieles größer als die größten Embryonalzellen und zeigen auch den für die Dotterzellen so charakteristischen runden fein granulirten Kern wieder. Dazu verhalten sich diese verschluckten Dotterzellen, ganz eben so wie freiliegende ihres Gleichen, durchaus passiv, indem sie in keinem Falle eine Kern- resp. Zellentheilung aufweisen. Übrigens können auch die weiteren Embryonalstadien zum Beweise des Verschluckens von Dotterzellen angeführt werden. Bei direkter Beobachtung von lebenden Larven (Fig. 24) fallen die starken Schluckbewegungen des ohnehin sehr beweglichen Schlundkopfes sehr in die Augen, das Verschlucken der Dotterzellen konnte ich indessen nicht wahrnehmen, was bei der außerordentlichen Zartheit und Kürze des Lebens von Larven außerhalb der Kapsel nicht zu verwundern ist.

Mit jedem Schritte der weiteren Entwicklung finden wir eine immer größere Menge von Dotterzellen im Innern des Larvenleibes auf, womit gleichzeitig eine rasche Verminderung freier Dotterzellen konstatiert werden muss. Der ursprüngliche, ganz solide Larvenkörper enthält nunmehr (Fig. 22, welche einen Längsschnitt einer aus einer zweiundfünfzigstündigen Kapsel herausgenommenen Larve repräsentirt) einen umfangreichen Hohlraum, welcher zum großen Theile von verschiedenartig gestalteten, aber durchaus unveränderten Dotterzellen angefüllt ist. Der frühere Larvenkörper bildet somit eine dicke Rinde, an deren Peripherie wir eine feine, sehr leicht abfallende Epidermisschicht (auf Fig. 22 ist nur eine einzige Epidermizelle außer den beiden festeren Lippenzellen erhalten) unterscheiden. In der Rinde selbst finden wir die noch immer in geringer Zahl vorhandenen Embryonalzellen wieder, von denen einige in Theilung begriffen sind; zum größten Theile aber besteht die Rinde aus der verschmolzenen Masse von Dotterzellen, deren unveränderte Kerne noch immer sehr zahlreich sind.

Im Laufe des dritten Tages der Embryonalentwicklung wird endlich der letzte Rest der freien Dotterzellen verschluckt, worauf schließlich auch die aus verschmolzenen Zellen bestehende, die Larven umgrenzende Rindenschicht wahrscheinlich aber durch Resorption verschwindet. Die Larven, welche früher durch eine Masse freier Dotterzellen und durch die eben erwähnte Schicht von einander abgetrennt waren, legen sich nunmehr dicht an einander, wobei sie sich gegenseitig drücken, was auf die äußere Form der Larve einen merklichen Einfluss

ausübt. Die früher regelmäßig ovalen Larven nehmen jetzt eine Pyramidengestalt an; einige von ihnen erhalten eine eigenthümliche, briefkouvertähnliche Form (Fig. 24), während andere dreiseitig bleiben (Fig. 23). Die konvexe Basis solcher Pyramidenlarven stößt an die Kapselwand, während die Pyramidenspitzen gegen das Centrum der Kapsel gerichtet sind.

Trotz der veränderten Körpergestalt und einer ansehnlichen Größenzunahme solcher Larven behalten sie noch immer ihre oben angegebenen Hauptmerkmale. Sie erscheinen als radiär gebaute Thiere mit Epidermis, Schlundkopf, einer Embryonalzellen enthaltenden Rindenschicht und einer nunmehr sehr bedeutenden Masse verschluckter Dotterzellen. Bei der raschen Größenzunahme und einer entsprechenden Veränderung der Körpergestalt wächst der Breiten- und der Tiefendurchmesser um ein Bedeutendes, während der Längsdurchmesser ungefähr seine frühere Größe behält und also verhältnismäßig kürzer wird. Die Epidermis und der Schlundkopf erfahren während der Zeit vom dritten bis zum fünften Tage der Embryonalentwicklung keine merkliche Veränderung; eine solche lässt sich namentlich in der Rindenschicht wahrnehmen, deren zellige Elemente einer regen Vermehrung unterliegen, wobei sie zugleich merklich und rasch an Größe abnehmen. Das Nährmaterial für ein so aktives Leben der Embryonalzellen wird offenbar durch die verschmolzene Masse der Dotterzellen geliefert, deren Kerne (Fig. 25 *n*) nunmehr in rückschreitende Metamorphose gerathen: sie ziehen sich bedeutend zusammen, verlieren ihren Nucleolus nebst den feinen Körnchen und verwandeln sich überhaupt in unregelmäßig konturirte homogene Klumpen. Diese Veränderungen weisen auf eine beginnende Atrophie der Dotterkerne der Rinde hin und beweisen zugleich, dass ihnen keine aktive Rolle bei dem Aufbau des Planarienkörpers zukommt. Die verschluckten Dotterzellen bleiben dagegen, wie früher, im Innern des Larvenkörpers liegen und behalten zum größten Theile ihre ursprünglichen Eigenschaften (Fig. 25 *v*) bei. Es fällt nur auf, dass in vielen solchen Zellen zwei oder auch drei Kerne beisammen liegen, ein Umstand, welcher eher durch das Verschmelzen einiger Dotterzellen, als durch ihre Vermehrung erklärt werden kann. Für diese Auffassungsweise spricht die Thatsache, dass unter Tausenden beobachteter Dotterkerne ich nie einen in Theilung begriffenen auffinden konnte, während es nichts weniger als schwierig war, den Vermehrungsprocess an den Embryonalzellen der Rindenschicht zu konstatiren.

Während des vierten und fünften Tages der Embryonalentwicklung erfolgt eine noch stärkere Vermehrung der Embryonalzellen der Rindenschicht, wobei man eine immer größere Anzahl solcher mit ruhendem

Kerne zur Ansicht bekommt. Einige wenige Rindenzellen verlassen ihre Bildungsstätte, um sich an der inneren Grenze der Rinde zu fixiren (Fig. 26 c); sie verlängern sich dabei und nehmen ein spindelförmiges Aussehen an. Während auf den ersten Larvenstadien die Rindenzellen noch so spärlich waren, dass man sie auf einigen Schnitten gar nicht auffinden konnte (auf dem auf der Fig. 20 abgebildeten Längsschnitte befinden sich im Ganzen nur drei solche Zellen), werden sie jetzt, während des vierten und fünften Tages, zu den zahlreichsten Elementen des gesammten Larvenkörpers. Das verschmolzene Dotterplasma, so wie die Dotterkerne treten mehr und mehr in den Hintergrund, obwohl man noch hier und da (Fig. 28 n) einige solcher intakten und ganz charakteristischen Kerne auffinden kann. Auf den uns jetzt interessirenden Stadien kommt eine Cuticularbildung zum Vorschein, ein feines über der Rindenschicht liegendes Häutchen, welches wahrscheinlich von Epidermiszellen (welche eben so leicht wie auf früheren Stadien bei der Behandlung der Embryonen abfallen) ausgeschieden wird. Die verschluckten Dotterzellen erfahren in so fern eine Veränderung, als sie eine stärkere Neigung zum Verschmelzen in größere Packete offenbaren. Wir finden nunmehr eine größere Anzahl zwei- und mehrkerniger Dotterzellen, obwohl noch sehr viele von ihnen in jeder Beziehung ihre ursprünglichen Eigenschaften behalten. Wenn man auf dem auf der Fig. 27 abgebildeten Durchschnitte durch einen fünftägigen Embryo nur wenige selbständige Dotterzellen und anstatt deren eine kompakte Masse vorfindet, so ist das wohl durch ein zu langes Kochen entstanden, welches nothwendig war, um einen ganzen Schnitt zu erhalten. Bei drei-, vier- und fünftägigen Larven ist es nämlich sehr schwer, Schnitte mit erhaltenem Schlundkopfe zu erlangen, weil der letztere in den meisten Fällen aus dem Embryo herausfällt. Um aber den Leser zu überzeugen, dass bei gewöhnlicher Behandlung auch die fünftägigen Stadien isolirte Dotterzellen in genügender Anzahl besitzen, habe ich die Fig. 28 beigegeben, welche ein Stück eines solchen Stadiums repräsentirt und an welcher man neben vier einkernigen drei zweikernige Dotterzellen bemerken kann.

Am sechsten Tage der Entwicklung erfolgt überhaupt eine sehr starke Wendung in der Gesammtheit der Embryonalerscheinungen unserer Planarie. Der pyramidenförmige Embryo verliert seine charakteristische Körperform und verwandelt sich in ein ovales plattwurmähnliches Wesen, wobei seine frühere Basis sich zum Rücken, seine Spitze zum Bauche gestaltet. Zu gleicher Zeit kommt der definitive Rüssel zum Vorschein, welcher den früher beschriebenen provisorischen Larvenschlundkopf ersetzt. Alle diese Veränderungen erfolgen nach einer Reihe

ganz langsam verlaufener Stadien so unerwartet schnell, dass man nur mit Mühe einige Zwischenstufen ertappen kann.

Die Epidermis verdickt sich merklich, obwohl sie noch immer aus platten Epithelzellen zusammengesetzt erscheint; sie wird auch viel fester, so dass sie nicht mehr mit der früheren Leichtigkeit abfällt. Vom alten Schlundkopf sehen wir nur Überreste in Form einer nach außen mündenden Röhre (Fig. 29 *p*), welche ihren früheren complicirten Bau bereits verloren hat: von den vorher erwähnten Radialfasern finden wir nunmehr keine Spur; dagegen finden wir hinter der Röhre einen mächtigen soliden Zellenhaufen, welcher die Anlage des künftigen Rüssels repräsentirt und welcher bereits von einer dünnen Epithelmembran — der Rüsselscheide — umgeben ist (Fig. 29 *vg*). Die früheren inneren Zellen, welche an dem Schlunde befestigt waren, konnte ich nicht mehr auffinden und weiß ich nicht, ob dieselben gänzlich verloren gegangen sind oder etwa bei der definitiven Rüsselbildung eingegangen sind. Die Detailvorgänge der Rüsselbildung habe ich aus den angegebenen Gründen nicht verfolgen können und hoffe bei der Bearbeitung der speciellen Organogenie unserer Planarie auch diese Lücke auszufüllen. Die Anzahl der Rindenzellen hat sich sehr bedeutend vergrößert; dieselben haben ihr Nährmaterial — das verschmolzene Dotterplasma — so weit verbraucht, dass von demselben nur einzelne inselförmige Stücke übrig geblieben sind. Die Kerne der verschmolzenen Dotterzellen der Rindenschicht sind wahrscheinlich gänzlich atrophirt, da man von ihnen keine Spur mehr findet. Die Rindenzellen haben sich aber so weit vermehrt, dass eine ansehnliche Anzahl von ihnen die Rindenschicht verlassen und zwischen derselben und den verschluckten Dotterzellen sich einen neuen Platz gesucht hat. Eine große Zahl solcher ausgewanderten Elemente hat sich in verlängerte Spindeln verwandelt, welche unzweifelhaft die ersten Muskelfasern des Körpers repräsentiren (Fig. 29). Durch dieses starke Wachsthum der zelligen Elemente der Rindenschicht wird nothwendigerweise auch die innere Masse der verschluckten Dotterzellen in so fern berührt, als durch Einwandern der ersteren diese Masse nicht mehr im Stande ist, ihre frühere Einförmigkeit zu bewahren. Sie zerfällt in mehrere Abtheilungen, welche ganz bestimmt und regelmäßig geordnet sind. So sehen wir auf dem auf der Fig. 29 abgebildeten Querschnitte durch die hintere Hälfte eines 127 stündigen Embryo zwei beinahe gleich große Zellenhaufen, welche durch das Einschalten eines Stranges von Rindenzellen entstanden sind. Die Dotterzellen bleiben zum Theil im früheren Zustande, zum Theil aber, namentlich in centralen Abtheilungen, bilden sie größere mehrkernige Packete. In ihrem Inneren bemerkt man, bei Untersuchung lebender Embryonen, eine

bedeutende Ansammlung von Fettkörnchen, welche der gesammten Zellenmasse ein (bei durchfallendem Lichte) dunkles körniges Aussehen verleihen.

Am Schlusse des sechsten Tages fand ich in so fern eine Veränderung, als ich keinen Rest des Larvenschlundkopfes mehr wahrnehmen konnte: die Rüsselscheide erschien wie blind geschlossen. Der Rüssel selbst nimmt eine seiner definitiven Gestalt bereits ähnliche Form an (Fig. 30) und erscheint als ein cylindrischer in die Scheidenhöhle vorragender Zapfen, welcher noch ganz solid mit einer Menge Rindenzellen angefüllt ist.

Am nächstfolgenden (siebenten) Tage wird unser Embryo bereits zu einer jungen Planarie. Die Rindenzellen haben eine bedeutende Anzahl Stränge geliefert, welche die Dotterzellenmasse in eben so viele Abtheilungen differenzirt haben. Am besten ist dieses Verhalten an frontalen Längsschnitten zu übersehen (Fig. 31, 32), wo man nun deutlich wahrnimmt, dass die »Rindenzellen« nebst den von ihnen gebildeten interstitiellen Strängen die Muskelfasern sammt dem Parenchym, kurz gesagt, die mesodermalen oder mesenchymatösen Gebilde repräsentiren, während die verschluckten Dotterzellen ein regelmäßig verästeltes, fast ganz solides Organ darstellen, welches in jeder Beziehung dem Darmkanale entspricht. Die Epidermis bildet, wie früher, eine dünne Schicht platter Epithelzellen und zeigt keine örtlichen Verdickungen, welche man etwa für Anlage des centralen Nervensystems in Anspruch nehmen könnte. Unterhalb derselben, zwischen der Masse der Mesodermzellen, findet man hier und da eigenthümliche, verschiedenartig gekrümmte Röhren (Fig. 32 s), welche als die Anlagen der stäbchenförmigen Körper gedeutet werden müssen. Die mesodermalen Elemente erscheinen sehr gleichförmig, was wohl, zum Theil wenigstens, durch die complicirte Behandlungsweise, welche so viele histologische Eigenthümlichkeiten vernichtet, erklärt werden muss. Außer den früher beschriebenen spindelförmigen Muskelzellen (Fig. 32 m) findet man im Mesoderm noch eine große Menge kleiner Zellen mit ovalen und kompakten, sich stark färbenden Kernen. Der Rüssel erhält eine cylindrische Höhle und ist mit einer Menge Mesodermzellen angefüllt, welche bereits eine regelmäßige Anordnung zur Schau tragen. Die verschluckten Dotterzellen (Fig. 32) behalten zum großen Theile ihre eigenthümlichen Kerne und erfüllen sich mit einer immer steigenden Quantität fettartig glänzender, rundlicher und unregelmäßig gestalteter Körner (Fig. 32 c).

Am achten Tage sah ich zum ersten Male das Nervensystem und die Augen. Während sich die letzteren dicht unter der Epidermis befinden (Fig. 35), liegen die Organe des eigentlichen Nervensystems tief

im Schoße des Mesoderms. Im oberen Körpertheile, am Niveau der Augen, beginnt das Gehirn (Fig. 35 e), an welchem man bereits die sich schwach färbenden Fasern deutlich unterscheiden kann. Die denselben unmittelbar anliegenden Zellen sind offenbar die Nervenzellen; der Umstand, dass sie nicht scharf von dem umgebenden Mesodermgewebe abgegrenzt sind, so wie, dass das Gehirn so tief in dieser Schicht eingelagert ist, spricht für die von den Gebrüdern HERTWIG¹ geäußerte Vermuthung, nach welcher das Nervensystem der Süßwasserplanarien mesenchymatösen Ursprungs sein soll. In Übereinstimmung damit steht auch die von LANG² hervorgehobene Thatsache, dass auch bei erwachsenen Süßwasserplanarien »die Zellen, welche den Fasermassen des Gehirns äußerlich anliegen, große Ähnlichkeit mit vielen Zellen des umliegenden Parenchyms zeigen«. Dem ektodermalen Ursprunge des Gehirns bei anderen Plathelminthen dürfte man gegen die angeführte Vermuthung kaum eine zu große Bedeutung beilegen können, zumal wir wissen, dass auch unter den Mollusken das Centralnervensystem bald aus dem Ektoderm, in anderen Fällen aber aus Mesoderm seinen Ursprung nimmt. Jedenfalls sind wir noch lange nicht im Stande uns jetzt schon ganz bestimmt über die Frage der Gehirnabstammung der Süßwasserplanarien auszusprechen.

Am achten Tage der Embryonalentwicklung findet man bereits auch die beiden großen seitlichen Nervenstämme, wie man es aus der Fig. 33 (n, l) entnehmen kann. In sonstiger Beziehung bietet das uns jetzt interessirende Stadium nichts Besonderes. Die Epidermis erscheint etwas dicker und enthält bereits viele stäbchenförmige Organe (Fig. 33 u. 34 s), welche auch unterhalb derselben Schicht in genügender Anzahl vorhanden sind. Die Kerne vieler Mesodermzellen fangen an sich zu verändern, indem sie, anstatt gleichförmig homogen zu bleiben, einen Unterschied zwischen Kernsubstanz und Kernsaft zeigen, wobei gleichzeitig der ganze Kern auch etwas an Größe zunimmt (Fig. 34 n'). In Folge dieser Differenzirung erscheint der Kern in seiner gewöhnlichen definitiven bläschenförmigen Gestalt, wobei er sich zugleich viel blasser färbt und überhaupt weniger als in der ursprünglichen Form auffällt. Es muss jedoch bemerkt werden, dass an achtägigen Embryonen noch bei Weitem die große Mehrzahl der Mesodermkerne ihre früheren Eigenschaften behält. Die verschluckten Dotterzellen, welche, wie man sich

¹ Coelomtheorie. Jenaische Zeitschr. Bd. XV. Neue Folge. Achter Band. Erstes Heft. 1881. p. 32.

² Untersuchungen zur vergl. Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. in: Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. III. 1./2. Heft. 1881. p. 58.

überzeugt, eine Art vikarirendes Entoderm repräsentiren (Fig. 33—35), erhalten eine noch größere Anzahl fettartiger Körper und verschieden großer kugelförmiger Vacuolen, als früher.

Wenn man solche achttägige Embryonen künstlich aus der Kapsel herauspräparirt, so erweisen sie sich als vollkommen lebensfähig und unterscheiden sich in ihrem Benehmen und in weiteren Erscheinungen gar nicht von den zur rechten Zeit ausgeschlüpften jungen Planarien.

Die wichtigste Veränderung, welche nach dem achten Tage hervortritt, ist eine allgemeine Umgestaltung der Mesodermkerne, welche ganz der oben beschriebenen gleich ist (Fig. 37). Bei den fertigen Embryonen sind auch die Kerne in mehreren Muskelfasern zu Grunde gegangen, obwohl man übrigens noch bei neugeborenen Planarien eine genügende Anzahl kernhaltiger Muskelfasern findet. Die Epidermis wird, namentlich an den Seiten, merklich dicker, so dass deren Zellen bereits kubikförmig erscheinen. Am vikarirenden Entoderm erkennt man ohne Mühe die oben mehrfach hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten. Bei Untersuchung lebender Zellen desselben erkennt man ohne Mühe die scharf hervortretenden fein granulirten Kerne und die verschiedenartigen fettähnlichen Körper (Fig. 38, 39). Die Fig. 36 repräsentirt einen vollkommen ausgebildeten, obwohl nicht selbständig ausgeschlüpften, sondern künstlich herausgenommenen Embryo. Er ist in jeder Beziehung identisch mit einer neugeborenen jungen Planarie. Man erkennt an ihm eine ziemlich scharf abgegrenzte wimpernde Epidermis, ein blasses muskelreiches Mesoderm und den genug bekannten dendritisch verzweigten Darmtractus, dessen Zellen, wie eben bemerkt wurde, mit glänzenden Fettkügelchen versehen sind.

Das spontane Ausschlüpfen findet am zehnten oder am elften Tage statt; im frühen Sommer dauert die embryonale Entwicklung etwas länger als in den heißeren Sommermonaten. So z. B. krochen die Jungen aus einer am 5./17. Juni um 4 Uhr Nachmittags abgelegten Kapsel um 10 Uhr Morgens des 16./28. Juni, so dass die ganze Entwicklung zehn Tage und einundzwanzig Stunden dauerte. Die Planarien werden in der größten Mehrzahl der Fälle als vollkommen farblose Würmchen geboren und nur selten kommen sie aus der Eikapsel bereits mit einer geringen Menge von dunkelviolettem Pigment auf die Welt. Gewöhnlich entwickelt sich dasselbe am zweiten oder dritten Tage nach dem Ausschlüpfen. Die Größe der Neugeborenen ist sehr verschieden: je mehr Planarien sich in einer Kapsel entwickeln, desto kleiner kommen sie auf die Welt; in einigen Fällen findet sich aber ein sehr bedeutender Größenunterschied auch zwischen den Jungen einer und derselben

Kapsel. In der Regel schlüpfen aus einer Kapsel sechs oder vier junge Planarien aus.

Obwohl ich die nachembryonalen Entwicklungsvorgänge keiner Untersuchung unterzog, so konnte ich mich nicht mit den Thatsachen begnügen, welche ich im Laufe der embryonalen Entwicklung des Verdauungstractus wahrnahm. Um das Schicksal der bis zum Ausschlüpfen der jungen Planarie verfolgten verschluckten Dotterzellen zu enträthseln, musste ich unbedingt bis zu den Stadien des funktionirenden Darmtractus gehen. Bald nach dem Beginne des freien Lebens kann man in den Dotterzellen, oder den Elementen des »vikarirenden Entoderms« eine mehr oder weniger große Menge verschiedenartiger in Vacuolen eingeschlossener Konkremeente wahrnehmen, womit gleichzeitig ein starker Verbrauch des Fettgehaltes konstatiert werden muss. Auf der Fig. 40 habe ich eine solche Zelle von einer zweitägigen jungen Planarie abgebildet, wo man neben dem vollkommen in seinen primitiven Eigenschaften erhaltenen Dotterkerne mehrere konkrementhaltige Vacuolen vorfindet. Ganz gleiche Vacuolen sind bekanntlich auch in den Darmzellen erwachsener Planarien vorhanden, so dass dieser Befund zu Gunsten der Annahme, dass die verschluckten Dotterzellen sich zu echten Epithelzellen der Darmäste umwandeln, verwerthet werden könnte. Entschiedener spricht dafür die Thatsache, dass vom dritten Tage nach dem Ausschlüpfen, wenn das junge Thier anfängt Nahrung zu sich zu nehmen, die verspeisten Körper ins Innere der »vikarirenden Entodermzellen« eindringen, um sich dort ganz gleich zu verhalten, wie in den verdauenden Darmzellen der erwachsenen Planarien. Solche junge Thiere habe ich mit kleinen, vorher mit Karmin gefütterten Naiden oder auch mit dem mit demselben Farbstoffe vermischten menschlichen Blute gefüttert und immer dabei gefunden, dass die eingenommenen Nahrungstoffe in reichlicher Menge in das Innere der aus den verschluckten Dotterzellen gewordenen Darmzellen eindrangten. Die Fig. 44 stellt uns den Hintertheil eines paarigen Hauptdarmastes einer auf angegebene Weise (mit Blut nebst Karmin) gefütterten, drei Tage alten Planarie dar. Die Skizze wurde zwei Stunden nach der Fütterung gemacht. Man sieht in der ganzen Wand eine Menge sowohl Blutkörperchen als Karminkörner neben Fettkugeln und konkrementhaltigen Vacuolen enthalten. Bei Untersuchung solcher vollgefressener junger Planarien mit stärkeren Vergrößerungen kann man auch die einzelnen Zellen nebst den in ihnen enthaltenen Kernen und verschiedenartigen Einschlüssen beobachten, wobei man eben sofort die mehrmals beschriebenen charakteristischen Dotterkerne vorfindet (Fig. 42 n). Beim Zerzupfen mit Nadeln werden die Zellen gewöhnlich in Bruchstücke zerlegt, wovon

einige die Kerne enthalten, die anderen dagegen kernlos sind, dafür aber viele Nahrungsstoffe in sich beherbergen (Fig. 43). An solchen Stücken kann man auch ohne Mühe die amöboide Protoplasmabewegung studiren. Die Fig. 44 a, b, c zeigt uns drei nach einander folgende Bewegungszustände eines mit Nahrung versehenen Zellenbruchstückes, in dessen Innerem ich noch eine ausgesprochene Körnchenbewegung wahrgenommen habe.

Nachdem es mir gelungen ist, nachzuweisen, dass beim Aufbau des Larvenkörpers, resp. des Mesoderms, den Dotterzellen obwohl eine bedeutende, jedoch immerhin eine passive Rolle zukommt, dass sie demnach im Grunde nur ein Nährmaterial für Embryonalzellen liefern, glaubte ich einen ähnlichen Schluss auch auf die verschluckten Dotterzellen ermitteln zu können. Ich ging dabei von der Vermuthung aus, dass diese Dotterzellen auf einem gewissen Stadium der Embryonalentwicklung von etwaigen echten Embryonalzellen aufgefressen werden, ähnlich wie in der bekannten Geschichte der Urzeugung von Monaden die Stärkekörner von den Schwärmern der *Monas amyli* umhüllt und ihnen einverleibt waren. Bei der darauf gerichteten Untersuchung konnte ich indessen keinen Beweis für eine solche Vermuthung auffinden. Ich war wohl im Stande zu konstatiren, dass mehrere von den verschluckten Dotterzellen sammt ihren Kernen zu Grunde gehen, aber der ganze Vorgang stimmte vollkommen mit der Atrophie centraler und überflüssiger Entodermzellen während des Vorganges der Darmhöhlenbildung vieler Thiere überein. Dotterzellen, welche von anderen Zellen umhüllt wären, wie es die hervorgehobene Vermuthung postulierte, habe ich jedenfalls nicht beobachten können.

Ich will hier noch auf eine eigenthümliche Gewohnheit junger Planarien hinweisen, welche ich einige Male in meinen Versuchsaquarien beobachtete. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen gelangen die jungen Thiere auf die Rückenfläche erwachsener Planarien derselben Species und saugen vermittels ihres Rüssels den Inhalt der letzteren aus.

Bevor ich die Darstellung der von mir gewonnenen Ergebnisse schließe, will ich noch mit ein paar Worten eines wichtigen Organsystems gedenken, über welches ich keine Gelegenheit fand in den obigen Zeilen zu sprechen. Ich meine das exkretorische Gefäßsystem, welches von einigen Autoren (wie z. B. MINOT) sogar bei erwachsenen Süßwasserplanarien in Abrede gestellt wurde. Bei zum Ausschlüpfen fertigen Embryonen findet man an lebenden Exemplaren ohne Mühe wasserhelle Gefäßschlingen nebst den an den Enden mancher Zweige befindlichen Schlusszellen mit der starken Geißel. Man gewahrt somit das Organ in seiner Ausbildung, ohne im Stande zu sein, eine Auskunft über seine

Entstehung und Entwicklung zu geben. Wie es bereits von LANG¹ bemerkt worden ist, ist nichts schwieriger, als das Exkretionssystem der Planarien auf Schnitten aufzufinden, selbst bei solchen Formen wie seine *Gunda segmentata*, wo dieses System sehr stark entwickelt ist und ohne Mühe am lebenden Thiere untersucht werden kann. Da ich nun aber, bei der embryologischen Erforschung unserer Planarie, zum größten Theile auf Schnitte angewiesen war und nur dann lebende Embryonen untersuchen konnte, als bereits sämtliche Organe angelegt waren, so war ich außer Stande, etwas über den Ursprung des Exkretionssystems zu erfahren. Auch in anderer Beziehung erwies sich die Schnittmethode zur Untersuchung der Organogenie und Histogenie für durchaus unzureichend. Ich meine die Differenzirung der überhaupt so complicirten Schicht wie das Mesoderm, dessen Zellen bei Untersuchung lebender Embryonen viel verschiedenartiger aussehen als auf Schnitten.

Da nach den Mittheilungen von KNAPPERT zu schließen, die von ihm untersuchte *Polycelis fusca* sich in mancher Hinsicht anders entwickelt, als die *Planaria polychroa*, so musste ich die Frage aufstellen, in wie fern der von mir aufgefundene Entwicklungsmodus im Kreise der Monogonophoren oder, wie sie von LANG bezeichnet werden, Tricladen verbreitet ist. Die von mir in embryologischer Beziehung untersuchten zwei in Smela (Provinz Kiew) vorkommenden Arten der Gattung *Dendrocoelum*, und zwar *D. lacteum* und eine andere nicht bestimmte braune Species, welche viel größere abgeflacht kugelförmige Kapseln legt, stimmen mit den für *Planaria polychroa* angegebenen Verhältnissen sehr überein. Bei ihnen habe ich ganz dieselbe Larvenbildung und die nämlichen Erscheinungen der Darmentwicklung wahrgenommen, wie bei der letztgenannten Art. Von marinen Tricladen habe ich nur die Kapselbildung der sogenannten *Planaria ulvae*, welche wohl zur Gattung *Gunda* gehört, beobachtet. Ich konnte leicht konstatiren, dass die Kapseln eine große Ähnlichkeit mit denen der Süßwassertricladen haben; die Embryonalentwicklung konnte ich dagegen, wegen der unüberwindlichen technischen Schwierigkeiten, gar nicht untersuchen. Bei ferneren Beobachtungen müsste ganz besonders auf die Embryologie der *Polycelis*arten geachtet werden.

Wie ich am Eingange zu diesem Aufsätze bereits erwähnt habe, blieb meine Hoffnung, in der Embryologie der Süßwasserplanarien eine Auskunft über die Urgeschichte des intracellulär verdauenden Darm-

¹ Der Bau von *Gunda segmentata*. in: Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. III. p. 209.

kanales dieser Thiere zu erlangen, ohne Erfüllung. Es hat sich vielmehr gezeigt, dass wir gerade in der Entwicklungsgeschichte dieses Organes auf ganz eigenthümlich modificirte Embryonalerscheinungen stoßen, welche überhaupt so sonderbar sind, dass sie noch einer, an anderen Formen (namentlich an Polycelis) vorgenommenen Revision bedürfen. Wenn es sich aber ganz unanfechtbar bestätigen sollte, dass die verschluckten Dotterzellen sich unmittelbar in Entodermelemente verwandeln, so erhielten wir ein Beispiel von einer sehr merkwürdigen Substitution der Organe. Denn meiner Meinung nach muss die Sache so aufgefasst werden, dass die Dotterzellen zu vikarirenden Entodermzellen in Folge einer Abkürzung des Entwicklungsprocesses, so wie einer Benutzung fertiger, in genügender Menge in der Kapsel vorhandener, geformter Elemente geworden sind. Ursprünglich müsste sich ein echtes primäres Entoderm gebildet haben, während die Dotterzellen lediglich als Nahrung des Embryo fungirten. Bei dem Überschusse an Dotterzellen mussten die überflüssigen einfach zu Grunde gehen. Im Laufe der Zeit konnten aber die letzteren, da sie sich im Darmkanale neben den echten primären Entodermzellen befanden, am Leben bleiben und mit diesen die gleiche Funktion ausüben, was schließlich zu einer Substitution des Entodermgewebes durch Dotterzellen führen konnte. So würden wir ein Verhältnis zwischen heterogenen Elementen entstanden denken, ähnlich wie es in den letzten Jahren zwischen verschiedenen Organismen aufgedeckt worden ist. Ich meine die Benutzung von einem Thiere eines einem anderen Thiere gehörigen Organes, wie es in vielen Fällen des sogenannten Mutualismus (Ortsveränderung der Actinien durch die Extremitäten des Pagurus etc.) der Fall ist. Noch analoger sind die Fälle des Mutualismus, wo parasitische Pflanzen als Nahrungsversorger ihrer Symbionten dienen, wie es beim Zusammenleben der Algen mit Radiolarien und Schwämmen vermuthet wird.

Wenn man von der Ansicht einer Entodermsubstitution ausgeht, so wird man nach Überresten eines primären Entoderms bei unseren Tricladen suchen müssen. In dieser Beziehung kann ich nur auf die kleine Zellengruppe verweisen, welche unterhalb des Larvenschlundkopfes liegt (Fig. 19, 20, 22 *d*) und welche ich oben muthmaßlich als ein Rudiment bezeichnet habe. Ich wüsste wirklich nicht, was sie für eine Rolle erfüllen könnte, wenn sie nicht etwa als eine Klappeneinrichtung für die Verbinderung zum Austreten der Dotterzellen fungirt.

Aber auch abgesehen von den Verhältnissen der Darmbildung bieten die von mir untersuchten Süßwasserplanarien genügende Zeugnisse für die Annahme einer starken Coenogenese. Der Antheil der verschmolzenen Dotterzellen an dem Aufbau des Embryonalkörpers gehört

unstreitig zu solchen Adaptiverscheinungen in dem Entwicklungsgange dieser Thiere.

Mit der wichtigen Rolle der Dotterzellen im Zusammenhange steht offenbar auch die außerordentlich frühe Anlage des Larvenschlundkopfes. Man kennt bereits eine genügende Menge Beispiele einer verfrühten Differenzirung stark entwickelter Organe; nirgends aber sehen wir eine Anlage sich differenziren, bevor noch die Keimblätter oder die Körperwand entstanden sind. Bei unserer Planarie lässt sich auch nicht entscheiden, ob der Larvenschlundkopf ein ektodermales oder mesodermales Gebilde repräsentirt, weil er sich zu einer Zeit anlegt, wo diese beiden Blätter noch nicht genügend von einander geschieden sind. Bei einem solchen Sachverhalte würde es mich nicht wundern, wenn es sich herausstellen sollte, dass das Centralnervensystem der Süßwassertricladien nicht aus dem Ektoderm, wie bei Polycladen, sondern wirklich, wie es den Anschein hat, aus Mesoderm sich entwickeln sollte. Dies würde auf eine verhältnismäßig noch nicht so gewaltige Coenogenese hindeuten.

Ein so starkes Überhandgreifen der embryonalen Anpassungserscheinungen bei den Süßwasserplanarien steht vielleicht nicht so isolirt in der Thierwelt da, als es vielleicht im ersten Augenblicke erscheint. Bei den Thierformen, deren Embryonen sich unter verschiedenartigen Bedingungen entwickeln, sehen wir überhaupt ganz auffallende Zeichen von coenogenetischen Erscheinungen. In dieser Beziehung ist die Klasse der Tunicaten besonders merkwürdig. Obwohl die Entwicklung der Organe bei vielen Repräsentanten derselben noch nicht genügend erforscht ist, so sind doch bereits einige wichtige Thatsachen konstatiert. So ist z. B. bekannt, dass ein und dasselbe Organ, wie die Atriumhöhle der Ascidien, sich auf ganz verschiedene Weise entwickeln kann. Bei den aus Eiern entstandenen Embryonen stellt dieselbe eine reine Ektodermbildung dar, während sie bei Knospenembryonen sich ganz aus dem Entodermsacke bildet. Es ist kaum zu bezweifeln, dass der erstere Entwicklungsmodus der primäre ist, zumal die Atriumhöhle sich dabei ganz allmählich und langsam von zwei kleinen Ektodermeinstülpungen herausbildet; die Entstehung desselben Organes aus Entoderm muss dagegen als eine Anpassungserscheinung, bei welcher die Keimblätter ihre Rolle abgeändert haben, betrachtet werden. So ähnlich auf den ersten Blick der in drei Abschnitte (Darm und Atriumhöhle) zerfallende Entodermsack der Ascidienknospen dem dreitheiligen Ento-Mesoderm der Echinodermen-, Chaetognathen- und Brachiopoden-Embryonen erscheint, so würde man sich sehr irren, wollte man darin ein Zeugnis morphologischer Verwandtschaft erblicken. — Es ist ferner für Ascidien,

obwohl nicht mit der erwünschten Sicherheit, angegeben worden, dass sich das Nervensystem aus verschiedenen Keimblättern beim Eiembryo und beim Knospembryo differenzirt, eine Angabe, welche mir nach Untersuchungen der Pyrosoma-Entwicklung sehr wahrscheinlich geworden ist. Das Verlegen der Gehirnanlage aus dem Ektoderm in das Mesoderm, als Folge einer verkürzten Entwicklung, wird ferner auch für Mollusken behauptet. Wir bekommen somit eine ganze Reihe embryonaler Anpassungserscheinungen, welche in die tiefsten Prozesse der Keimblätterdifferenzirung hineingreifen.

In derselben Klasse der Tunicaten werden freilich noch merkwürdigere Entwicklungsvorgänge beschrieben, welche ebenfalls auf keine andere Weise als durch Annahme einer äußerst starken Coenogenese erklärt werden können. Ich meine die von SALENSKY gemachte Angabe, nach welcher die Blastomeren der Salpenembryonen zu Grunde gehen, um durch Follikelzellen gänzlich ersetzt zu werden. In diesem Falle, wenn es sich durch spätere Untersuchungen bestätigen sollte (bei solchen schwierigen und wichtigen Dingen ist ja eine ganz außerordentliche Skepsis rathsam), würden wir eine viel tiefer greifende Umänderung der wichtigsten embryonalen Vorgänge vor uns haben, als bei *Planaria polychroa*. Unter Insekten finden wir eine analoge Erscheinung bei *Psylla crataegi*, wo aus der Eierstocksmembran in das Ei und in den Embryo ein eigenthümlicher braun gefärbter Körper übergeht.

Messina, im November 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV—XVII.

Sämmtliche Abbildungen sind mit dem Prisma konturirt worden; mit Ausnahme der Fig. 16 beziehen sie sich alle auf *Planaria polychroa*.

Fig. 1. Eine Eizelle (*o*) und zwei Dotterzellen (*v*) aus einer eben abgelegten Kapsel. Essigsäurepräparat. Vergrößerung Ocular 3 + System 7 von HARTNACK.

Fig. 2. Eine Eizelle aus einer Kapsel $4\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Ablegen. Essigsäurepräparat. 3 + 7.

Fig. 3. Eine Eizelle $10\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Ablegen. Essigsäurepräparat. 3 + 7.

Fig. 4. Eine im Anfange der Theilung begriffene Eizelle. Essigsäurepräparat. 3 + 7.

Fig. 5. Eine sich weiter theilende Eizelle. Essigsäurepräparat. 3 + 7.

Fig. 6. Ein zweizelliges Furchungsstadium. Acht Stunden nach dem Ablegen. 3 + 7.

Fig. 7. Zwei erste Blastomeren von drei Dotterzellen umgeben. 10 Stunden nach dem Ablegen der Kapsel. Die letztere ist mit kochendem Wasser, dann mit Essigsäure und Glycerin bearbeitet worden. 3 + 7.

Fig. 8. Ein viertheiliges Furchungsstadium. 11 Stunden nach dem Ablegen. Essigsäurepräparat. 3 + 7.

Fig. 9. Ein Stück aus einem sechs Blastomeren enthaltenden Durchschnitte. 17 Stunden nach dem Ablegen. 3 + 7.

Fig. 10. Ein Stück aus dem Durchschnitt durch ein etwas älteres Stadium. 21 Stunden nach dem Ablegen. 3 + 7.

Fig. 11. Eine Embryonalanlage aus einer 24stündigen Kapsel. Durchschnitt. 3 + 7.

Fig. 12. Eine etwas ältere Embryonalanlage aus einer 28stündigen Kapsel. 3 + 7.

Fig. 13. Der Durchschnitt durch einen 32stündigen Embryo aus der Gegend der Schlundkopfanlage. 2 + 7.

Fig. 14. Ein Durchschnitt durch einen 35stündigen Embryo. *ec*, Epidermizelle. 2 + 7.

Fig. 15. Ein anderer 35stündiger Embryo im Durchschnitt. 3 + 5.

Fig. 16. Ein 40stündiger Embryo von *Dendrocoelum spec.* im Längsschnitt. 4 + 4.

Fig. 17. Die Schlundkopfanlage eines *Polychroa*-Embryo von oben betrachtet. 3 + 7.

Fig. 18. Ein Durchschnitt des gesammten Kapselinhaltes. 45 Stunden nach dem Ablegen. 3 + 2.

Fig. 19. Längsschnitt durch einen 48stündigen Embryo. *d*, innere Zellen des Schlundkopfes. 3 + 4.

Fig. 20. Längsschnitt eines etwas weiter ausgebildeten Embryo, welcher indessen nur 45 Stunden alt ist. (Es kommt überhaupt nicht auf eine Differenz von einigen wenigen Stunden an, da die Entwicklung der *Planaria polychroa* in dieser Beziehung vielen individuellen Schwankungen unterworfen ist.) *d*, wie in Fig. 19. 3 + 4.

Fig. 21. Die untere Hälfte einer Planarienlarve aus dem zweiten Tage der Entwicklung nach dem Leben gezeichnet. 3 + 5.

Fig. 22. Ein Längsschnitt durch eine 52stündige Larve. *d*, wie in Fig. 19 u. 20. 3 + 4.

Fig. 23 und 24. Zwei pyramidenförmige Larven. 2 + 2.

Fig. 25. Das Stück eines Durchschnittes durch eine dreitägige Pyramidenlarve. *n*, Kerne der verschmolzenen Dotterzellen; *v*, verschluckte Dotterzellen. 2 + 9 (trocken).

Fig. 26. Das Stück eines Durchschnittes durch eine viertägige Larve. *c*, eine losgelöste Rindenzelle. 3 + 7.

Fig. 27. Ein Längsschnitt durch eine fünftägige Pyramidenlarve. 2 + 4.

Fig. 28. Stück eines Durchschnittes durch ein solches fünftägiges Stadium. *n*, Kerne der verschmolzenen Dotterzellen.

Fig. 29. Querschnitt durch einen 127stündigen Embryo. *p*, Larvenschlundkopf, *vg*, Rüsselscheide. 2 + 4.

Fig. 30. Querschnitt durch einen sechstägigen Embryo. 3 + 4.

Fig. 31. Frontaler Längsschnitt durch einen siebtägigen Embryo. 2 + 4

Fig. 32. Ein Stück eines solchen Längsschnittes. *c*, Fettmasse im Inneren der Dotterzellen; *m*, Muskelfasern; *s*, stäbchenförmiger Körper. 2 + 7.

Fig. 33. Querschnitt durch einen achtägigen Embryo in der Rüsselgegend. *n*, *l*, lateraler Nervenstamm; *s*, stäbchenförmiger Körper. 4 + 4.

Fig. 34. Stück eines solchen Querschnittes. *m*, Muskelfasern; *n'*, veränderter Kern einer Parenchymzelle; *s*, stäbchenförmiger Körper. 4 + 7.

Fig. 35. Querschnitt durch die Augengegend eines achtägigen Embryo. *e*, Gehirnanlage. 3 + 4.

Fig. 36. Ein neuntägiger, bereits ausgebildeter Embryo nach dem Leben gezeichnet. 3 + 4.

Fig. 37. Die Hälfte eines Querschnittes desselben Embryo. 3 + 5.

Fig. 38. Vier Darmzellen eines fertigen Embryo, nach dem Leben gezeichnet. 3 + 8.

Fig. 39. Darmzellen einer neugeborenen *Planaria polychroa* mit Kochsalz bearbeitet. *n*, Kerne derselben. 3 + 8.

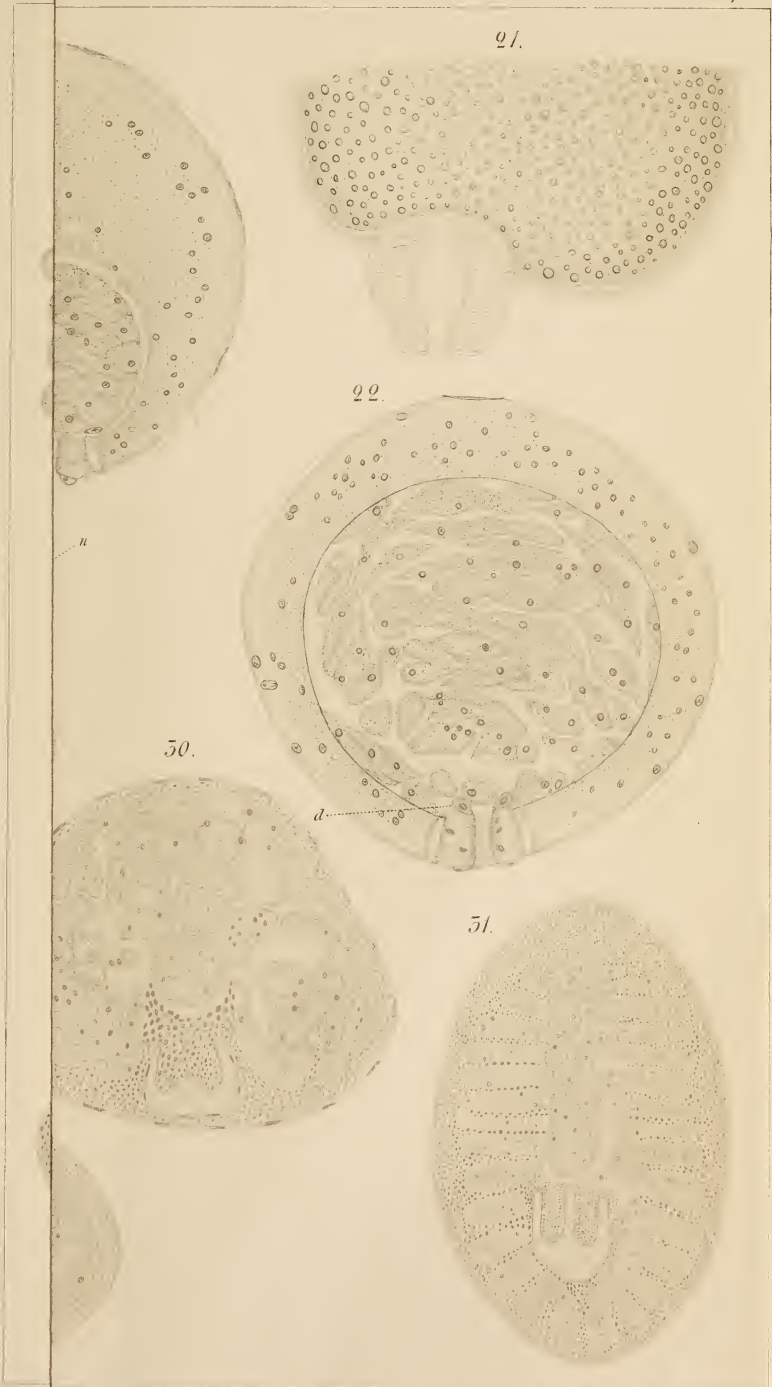
Fig. 40. Eine Darmzelle mit Kern, *n*, aus einer zweitägigen jungen Planarie, nach dem Leben gezeichnet. 3 + 8.

Fig. 41. Der untere Theil eines Darmastes einer mit Blut und Karmin gefütterten drei Tage alten Planarie, nach dem Leben gezeichnet. 3 + 4.

Fig. 42. Darmzelle aus einem oberen Darmabschnitte derselben Planarie in situ. 3 + 8.

Fig. 43. Zwei Darmzellenbruchstücke mit eingeschlossener Nahrung. 3 + 8.

Fig. 44. Ein solches Bruchstück in drei verschiedenen Bewegungszuständen. 3 + 8.





Zeits

Taf. XVIII.

K
3
3
3
3
3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Metschnikoff (Metschnikow) Elias (Ilja Iljitsch)

Artikel/Article: [Die Embryologie von Planaria polychroa. 331-354](#)