© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bau und Metamorphose des Pilidium.

Von

Professor **W. Salensky** in Odessa.

Mit Tafel XVIII, XIX und einem Holzschnitt.

Die Entwicklung der Nemertinen gehört zu dem schwierigsten Kapitel der vergleichenden Embryologie. Obgleich gerade in der letzten Zeit dieselbe sehr eifrig bearbeitet ist, muss man doch bemerken, dass die außerordentliche Verschiedenheit in den Ergebnissen einzelner Beobachter in bedeutendem Maße die endgültigen Schlüsse hindert. Ich will hier nicht in dem ausführlichen Überblick der dazu gehörenden Litteratur mich aufhalten und verweise in dieser Beziehung auf die ausgezeichnete Abhandlung von Barrois [1], welcher eine ausführliche und detaillirte Geschichte der betreffenden Litteratur bis zum Jahre 1876 giebt.

Einen großen Schritt in der Erkenntnis der Embryologie der Nemertinen stellt die erwähnte Abhandlung von Barrois dar, in der zwei Entwicklungstypen: direkte Entwicklung des Amphiporus lactifloreus und die Entwicklung des Lineus obscurus aus der Larve von Desor beschrieben sind. Da die Untersuchungen von Barrois hauptsächlich an den frischen Embryonen gemacht wurden, so erwiesen sich einige von seinen Angaben als ungenau; jedenfalls gebührt aber diesem Forscher das Verdienst, die ersten Entwicklungsvorgänge der Desor'schen Larve aufzuklären und dieselbe mit denjenigen des Pilidium in Einklang zu bringen.

Im vergangenen Jahre habe ich meine Untersuchungen über die direkte Entwicklung der Monopora [2] publicirt. Die Hauptresultate, zu

[1] Barrois, L'Embryologie des Nemertiens. (Ann. d. sc. nat. Vol. VI.)

[2] Salensky, Recherches sur le développement du Monopora. (Archives de Biologie. T. V.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

denen ich in Bezug auf die Organogenie dieser Nemertine kam, sind folgende: 1) In der Entwicklung der Monopora kommt eine Archigastrula vor; die Entstehung des Mesoderms erfolgt in derselben Weise wie beim Pilidium. 2) Die Gehirnganglien entstehen in Form von zwei Ektodermverdickungen; die Lateralnerven stellen unmittelbare Fortsetzungen der Gehirnganglien dar. 3) Die Rüsselscheide bildet sich aus einem Mesodermhaufen, welcher sich in zwei Blätter spaltet, von denen die proximale die Muskelschicht des Rüssels, die distale die Wand der Rüsselscheide bildet. 4) Das Rumpfmesoderm spaltet sich in zwei Blätter, welche der Splanchnopleura und Somatopleura entsprechen, während der Spaltraum das Coelom repräsentirt.

Gleichzeitig mit dem Erscheinen meiner ausführlichen Arbeit ist eine vorläufige Mittheilung von Hubrecht über die Entwicklung des Lineus obscurus erschienen, der in kurzer Zeit eine ausführliche Arbeit desselben Forschers folgte [1]. Die Ergebnisse der Hubrecht'schen Arbeit weichen von den meinigen in vielen Beziehungen ab. Weiterhin werde ich auf verschiedene Punkte hinweisen, in welchen unsere Ansichten von denjenigen Hubrecht's divergiren.

Diese Gelegenheit will ich auch benutzen, um den anatomischen resp. histologischen Bau des Pilidium genauer zu untersuchen. Mich zwingt dazu die große Bedeutung, welche gerade in der letzten Zeit diese Larve in morphologischer Beziehung bekommen hat. Die früheren Untersuchungen von Leuckart und Pagenstecher [2], Metschnikoff [3] und Anderen, welche vor nicht weniger als 20 Jahren publicirt wurden, entsprechen in mancher Beziehung den modernen Forderungen nicht vollständig.

1. Zur Histologie des Pilidium.

Die äußere Gestalt des Pilidium ist bereits so genau bekannt, dass mir zu den bisherigen mehrfachen Beschreibungen nur wenig hinzuzufügen übrig bleibt. Am besten orientirt man sich in den äußeren Bauverhältnissen des Pilidium, wenn man den Körper desselben mit einer Meduse vergleicht. Eine solche Vergleichung kann dadurch berechtigt werden, dass das Pilidium eigentlich die Form einer bilateralen Glocke hat, deren konvexe äußere Fläche — Umbrella — durch

[1] Hubrecht, Proeve eener Ontwikkelingsgeschiedenis von Lineus obscurus. (Peijsverh. met Goud bekroond. Prov. Utrecht Genootschap.)

[2] Leuckart und Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere. (Müll. Archiv. 1863.)

[3] Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die präorale (Fig. 1 *Um*), deren konkave innere — Subumbrella — (Fig. 1 *Sum*) durch die orale resp. postorale Fläche dargestellt ist. Die beiden Flächen weichen bedeutend durch ihre histologische Struktur von einander ab und sind durch eine Wimperschnur getrennt, welche zu beiden Seiten die bekannten ohrförmigen Seitenlappen umsäumt. Der zwischen der Umbrella und Subumbrella gelagerte Raum ist mit einer gelatinösen, Mesenchymzellen enthaltenden Masse ausgefüllt.

Die äußere Haut des Pilidium besteht aus einer an verschiedenen Stellen ungleich dicken Zellenschicht. Der präorale Theil der Larve zeichnet sich durch die besondere Feinheit dieser Epidermisschicht aus. Die Zellen derselben sind platt und vollkommen durchsichtig. Der Charakter der Epidermiszellen wurde schon von Bütschli[1] ganz richtig nachgewiesen. Der Inhalt der Epidermiszellen besteht aus wasserhellem Zellsaft und feinkörnigem Protoplasma, das in Form von Fäden die ersteren durchzieht. Am allerdünnsten erscheint die Epidermis am Scheitelpol der Larve; nach dem Rande des präoralen Theiles zunehmend, erreicht dieselbe ihre größte Dicke an den Wimperschnüren, wo sie einen bedeutenden Wulst bildet (Fig. 1).

Die Epidermis des oralen Theiles der Larve (Subumbrella) zeichnet sich überhaupt von der der Umbrella durch eine bedeutendere Dicke aus; die Zellen derselben bewahren indess dieselbe Struktur wie in dem letzteren Theile. Die Mächtigkeit dieser Schicht bleibt in allen Theilen so ziemlich dieselbe, nur an der Grenze der Wimperschnüre sind die Zellen derselben etwas höher, indem sie auch an der Bildung der oben erwähnten Randwülste sich betheiligen (Fig. 5 *Sum*).

Die interessantesten und wichtigsten Theile der Epidermis stellen Scheitelgrube und Wimperschnüre dar.

Die Scheitelgrube, die eine eingestülpte Verdickung der Scheitelepidermis repräsentirt, wurde bereits von allen früheren Beobachtern beschrieben. Metschnikoff[2] hat dieses Gebilde »als eine Art indifferentes Gehirn«, die beiden von ihm abgehenden Fäden als eine Kommissur aufgefasst. Bütschli[3] stellt ihm den Einwand entgegen, dass die beiden von der Scheitelplatte abgehenden Fäden als Muskelfäden betrachtet und die Annahme der Scheitelplatte als Centralorgan des Nervensystems in Abrede gestellt werden müsste. Obgleich die Auffassung von Bütschli vollkommen richtig ist, da wir in der That in

[1] Bütschli, Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. (Archiv für Naturgesch. 1873.)

[2] Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. (Mem. Acad. imp. Pétersbourg. VII.)

[3] Bütschli, l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beiden Fäden echte Muskelfasern erkennen können, lässt sich doch nach den jetzt herrschenden Ansichten kaum bezweifeln, dass die Metschnikoff'sche Voraussetzung wenigstens vom morphologischen Standpunkte durchaus gerechtfertigt sei. Die Scheitelgrube stimmt mit der Scheitelplatte der übrigen Wurmlarven ihrer Lage nach vollkommen überein und kann mit vollem Rechte als homolog der letzteren betrachtet werden. Sie zeichnet sich indess von der ausgebildeten Scheitelplatte durch weit einfacheren Bau aus, nimmt keinen Antheil bei der Bildung des Gehirns und kann desswegen als eine Art rudimentäre Scheitelplatte beurtheilt werden. Während wir bei ausgebildeten Scheitelplatten der Trochophora (Polygordius, Echiurus) eine oberflächliche zellige und vertieftere feinfaserige Schicht unterscheiden können, bietet die Scheitelgrube des Pilidium eine weit gleichartigere Struktur. Sie besteht aus einer Schicht cylindrischer oder spindelförmiger Zellen (Fig. 2), welche am Rande der Grube ziemlich klein sind, abwärts hingegen mehr und mehr in die Länge sich dehnen. In jeder Zelle unterscheidet sich je nach Beschaffenheit des Protoplasma ein oberer und unterer Theil, von denen ersterer durch feinkörniges, sich schwach färbendes, der zweite durch ein kompakteres Protoplasma sich auszeichnet. Den oberen Theilen entspringen die Wimpern; abwärts setzen sich die Zellen als fadenförmige Fortsätze fort. Der Boden der Scheitelgrube ist von feiner strukturloser Membran ausgekleidet, von wo aus die früher besprochenen Faserbündel ihren Anfang nehmen. Es ist höchst schwierig die Frage zu entscheiden, ob es Muskel- oder Nervenfasern sind, welche diese Bündel zusammensetzen. Bekanntlich hat man in gleichartigen Gebilden anderer pelagischer Larven, z. B. der Trochophora von Polygordius, sehr häufig Muskelfasern für Nervenfasern und vice versa angenommen. Es scheint mir, dass in unserem Falle eigentlich zweierlei Fasern vorhanden sind. Man kann sich ohne Weiteres davon überzeugen, dass die Zellen der Scheitelgrube sich abwärts zu fadenförmigen Fortsätzen ausdehnen, welche unmittelbar in Fasern des Bündels übergehen. Dieselben sind außerordentlich dünn und blass. Andererseits lassen sich ja indess in den besprochenen Faserbündeln auch echte Fasern unterscheiden, welche durchaus nichts Abweichendes von den Muskelfasern der Subumbrella aufweisen. Im oberen Theile des Bündels sind alle Fasern fein, nach unten zu schließen sie sich an einander und bilden mächtige Muskelfasern, welche sich nach abwärts gegen den Ösophagus richten und an der äußeren Oberfläche des letzteren sich ansetzen. Die faserförmigen Zellenfortsätze treten aus dem centralen Theile des Wimpergrubenbodens heraus und bilden daselbst, wie ich an einigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Präparaten mich überzeugen konnte, einen blassen centralen Theil des Faserbündels (Fig. 3 *Fb*), der von den peripherischen trichterförmig erweiterten Theilen des Bündels (Fig. 3 *M/b*) umhüllt wird. Den Zusammenhang der peripheren Fasern (Muskelfasern) mit den Zellen der Scheitelgrube konnte ich niemals konstatiren; es scheint mir vielmehr, dass dieselben an die untere Oberfläche der Grube sich ansetzen. Selbstverständlich kann die Frage über die Natur der Fasern durch die Entwicklungsgeschichte der Scheitelgrube und der Faserbündel entschieden werden. Leider bot sich mir bis jetzt keine Gelegenheit die früheren Entwicklungsstadien des Pilidium zu studiren; anatomische Gründe berechtigen indess zur Annahme — welche bereits von Leuckart und Pagenstecher ausgesprochen wurde —, dass die Faserbündel aus einem centralen sinnesfaserigen und peripherisch muskelfaserigen Theile bestehen.

Wimperschnüre. Die topographische Vertheilung der Wimperschnüre ist bereits aus der früheren Beschreibung von Metschnikoff und Bütschli zur Genüge bekannt. Sie treten als ein den Körperrand umgürtender Wimperring auf, der sodann in Seitenlappen übergeht und zeichnen sich durch bedeutend größere Wimpern von der allgemeinen Wimperbekleidung des Larvenkörpers aus. Beim Übergange aus dem Körper in die Seitenlappen sind dieselben etwas verdickt, während in den übrigen Theilen des Körperrandes sie eine ziemlich gleichmäßige Dicke aufweisen.

In histologischer Beziehung erscheint der Wimpergürtel viel komplicirter gebaut, als man es bisher erwartet hatte. Er besteht namentlich aus Randzellen, Wimperzellen und einem provisorischen, sehr gut entwickelten Nervensystem. Die Vertheilung dieser Elemente ist folgende. Die Randzellen der Epidermis bilden zwei Wülste (Fig. 5 *Rwst*), zwischen welche ein doppelreihiges Band von Wimperzellen (*Wz*) eingekeilt ist. Oberhalb dieser letzteren liegt ein Gebilde, welches man nicht anders als ein provisorisches Nervensystem deuten kann (*Nfb*). Metschnikoff ist der Erste gewesen, welcher diesen im Wimperapparat liegenden Nervenstrang entdeckt und mir darüber Mittheilung gemacht hat.

Die Randwülste bestehen aus den etwas modificirten Epidermiszellen. Oben haben wir bereits bemerkt, dass die letzteren nach dem Rande des präoralen so wie des oralen Theiles zu stets an Größe zunehmen. Sie gewinnen dabei eine cylindrische Gestalt, bewahren indess ihre histologische Struktur, indem sie selbst am Rande aus flüssigem Inhalt und feinkörnigem Protoplasma bestehen. Letzteres bekommt eine sternförmige Gestalt und ist mit einem glänzenden, stark

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lichtbrechenden Kern versehen. Die Zellen des präoralen Theiles sind überhaupt viel höher als die des oralen, dem zufolge der obere Rand des Wimperapparates viel dicker als der untere erscheint. Fragt man nach der physiologischen Bedeutung dieser Randwülste, so ist es sehr wahrscheinlich, dass dieselben eine Art Schutzorgan für den Wimperapparat bilden.

Die Wimperzellen können sehr gut durch die Beschaffenheit ihres Protoplasmas von den Randzellen unterschieden werden. Dieselben sind prismatischer Gestalt; an ihrem äußeren Rande lässt sich sehr deutlich ein doppelt kontourirter Saum erkennen, welchen die Wimpern durchbrechen. Der Kern dieser Zellen ist oval und mit einem stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehen. Indem beide Reihen der Wimperzellen sich nur mit ihren äußeren Theilen berühren, bleibt zwischen ihren inneren Theilen eine offene Rinne übrig, welche von dem oben erwähnten larvalen Nervensystem ausgefüllt wird.

Der Wimperapparat kann am besten an feinen Längsschnitten beobachtet werden. Durch Vergleichung der Längsschnitte mit den Querschnitten kann man sich über die Lage des Nervensystems so wie über die Verhältnisse desselben zum Wimperapparat leicht orientiren. An solchen Präparaten lässt sich der Nervenstrang auf ziemlich weite Strecken verfolgen. Fig. 4, 6 und 7 stellen uns die Vertheilung des Nervensystems in den Wimperschnüren der Seitenlappen dar, auf Fig. 8 ist das Nervensystem der Körperwimperschnüre repräsentirt. Aus einer Vergleichung der angeführten Schnitte ersieht man leicht, dass das Nervensystem aus zweierlei Gebilden: Nervenfasern und Nervenzellen zusammengesetzt ist. Führt man die Schnitte nahe an der Oberfläche der Wimperschnüre, so bekommt man nur ein Bündel von parallel liegenden Fasern zu sehen, welche dicht den Zellen der Wimperschnüre anliegen (Fig. 6). Die Fasern sind ungemein dünn und zeichnen sich von Muskelfasern nur durch ihr blasseres Aussehen und weit zartere Konsistenz aus. An Schnitten, welche etwas tiefer geführt werden, trifft man außer den Fasern noch einige Zellen, welche den ersteren scheinbar dicht anliegen. An gut gelungenen Schnitten kann man selbst über die Form der Nervenzellen eine ganz genaue Vorstellung gewinnen. Eine vollkommen sichere Vorstellung vom Verhalten der verschiedenen Nervenelemente zu einander, so wie zu den Wimperzellen erlangt man aber erst an den Zupfpräparaten. Die besten Präparate gewinnt man mittels langsamem Hin- und Herschieben der Längsschnitte von mit Osmiumsäure bearbeiteten Pilidien zwischen Deckgläschen und Objektträger. Dann verlieren die Elemente ihren Zusammenhang, verharren jedoch in ihrem gegenseitigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lageverhältnisse; es erscheinen dadurch einige Zellen in Verbindung mit den Nervenfasern und in ihrer natürlichen Lage zwischen den Wimperzellen. Ein solches Präparat ist auf Fig. 11 dargestellt. Eine Verwechslung der Nervenzellen mit irgend anderen Elementen ist durch solche Manipulationen vollständig beseitigt. Die Nervenzellen haben ihre charakteristische Gestalt. Sie sind entweder bi- oder unipolar (Fig. 11 *Nz*). Einer von ihren Ästen setzt sich stets in eine Nervenfaser fort. Das Schicksal anderer, immer kürzerer Äste ist weit schwieriger zu bestimmen, da sie bei dieser Behandlung stets abgebrochen sind.

An den in angeführter Weise dargestellten Präparaten (Fig. 11) lassen sich auch ziemlich scharf die einwärts gekehrten inneren Enden der Wimperzellen unterscheiden. Daran überzeugt man sich, dass dieselben nach innen in Form von kurzen fadenförmigen Fortsätzen sich fortsetzen (Fig. 11 *x*). Ob diese Fortsätze Nervennatur haben, oder die letzten Endausläufer der Muskeln darstellen, konnte ich bisher nicht ermitteln; da die letzten Verästelungen der Muskelfasern in der Nähe der Wimperzellen sich ausbreiten und — wie es weiter gezeigt wird — mit den Epidermiszellen des Randwulstes im unmittelbaren Zusammenhang stehen, bin ich geneigt — der ziemlich starken Lichtbrechung dieser Äste zufolge — diese Fortsätze für Muskelfortsätze anzunehmen.

Das Verhalten der Wimperzellen zu den Nervenelementen lässt sich besser auf den feinen nicht zerzupften Schnitten eruiren, welche durch die beiden Wimperzellenreihen und den Nervenstrang gleichzeitig geführt sind. Am Außenrande der Wimperschnur bestehen die Wimperzellen aus feinkörnigem Protoplasma, welches nach innen zu sehr stark vacuolisirt erscheint und dem zufolge in ziemlich starke fadenförmige Verästelungen gespalten ist (Fig. 12). Letztere liegen der Oberfläche des Nervenstranges an, wobei sie mit einander zusammenfließen, oder vereinzelt mit ihren ausgebreiteten Enden sich an den Nervenstrang heften. Gerade an dieser Stelle kommen auch mehrere Nervenzellen mit ihren größeren und kleineren Ausläufern vor. Es schien mir an mehreren solcher Präparate, dass die kleinen Ästchen der Nervenzellen direkt in die protoplasmatischen Fortsätze der Wimperzellen übergehen und mit diesen zusammenfließen. Wenn schon ich meine Angabe über einen solchen Zusammenhang beiderlei Elemente, nach Allem was ich gesehen, für höchst wahrscheinlich halte, habe ich denselben doch nicht mit derselben Sicherheit, wie es z. B. von mir betreffs eines Zusammenhanges der Nervenzellen und Fasern dargethan worden ist, zu konstatiren vermocht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Nervenstrang tritt entlang der Wimperschnur auf und kann somit mit dem von Kleinenberg[1] entdeckten Nervenring der Annelidenlarven als vollkommen homolog hingestellt werden. Er zeichnet sich von diesem letzteren durch eine größere histologische Differenzirung seiner Elemente aus. Der im Wimperapparat der Lopadorhynchuslarve vorhandene Nervenapparat besteht nach Kleinenberg aus feinsten, wenig unterscheidbaren Fibrillen, und ist mit dem umbrellaren Nervenplexus verbunden. Beim Pilidium konnte ich keinen Nervenplexus der Umbrella unterscheiden. Statt dessen besteht der Nervenring aus großen Nervenfibrillen und aus ganz distinkten Nervenzellen, welche durch ihre bi- und multipolare Gestalt leicht erkennbar sind.

Mit dieser höheren Differenzirung des Nervenringes des Pilidium stimmt auch sein komplicirter anatomischer Bau überein. Beim Übergange der Seitenlappen in den Rumpfabschnitt schwillt der Nervenring ganglienförmig an (Fig. 7, 9). Die beiden Seitenlappen treten an dieser Stelle sehr nahe zusammen; in Folge dessen erscheinen auch die beiden gangliösen Anschwellungen ebenfalls einander sehr genähert. Ob sie nicht mit einander durch eine Kommissur verbunden sind, habe ich nicht mit Sicherheit nachweisen können. Jedenfalls bilden diese Ganglien eine Art Centralapparat des larvalen Nervensystems; in Übereinstimmung mit solcher physiologischen Deutung bestehen sie nur aus Ganglienzellen, welche mit den Fasern des Nervenstranges verbunden sind. An feinen Schnitten kann man sich überzeugen, dass die Ganglienzellen hier dieselbe Form wie in den Wimperschnüren behalten.

Mesodermgebilde.

Als Mesodermgebilde des Pilidium sind die Mesenchymzellen und die Muskelfasern zu betrachten. Die ersteren wurden bereits ganz genau von den früheren Beobachtern beschrieben. Sie stellen verästelte, mannigfaltig gestaltete Zellen dar, welche zwischen dem Ekto- und Entoderm im Inneren einer strukturlosen gelatinösen Substanz sich frei bewegen. Die Zahl derselben ist ziemlich groß; in jedem Schnitte bekommt man mehrere von diesen Zellen, welche in verschiedenen Theilen der Larve verbreitet sind und immer durch ihre verästelte Gestalt von den übrigen Elementen der Larve sich scharf unterscheiden. Metschnikoff's Untersuchungen[2] belehren uns über die außer-

[1] Kleinenberg, Sull origine del sistema nervoso centrale degli annelidi. Memorie delle reale Acad. dei Lincei 1880—1881.

[2] Metschnikoff, Studien zur Gastraeatheorie. (Diese Zeitschr. Bd. XXXIX.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ordentlich frühe Entstehung dieser Zellen; Bütschli[1] hat nachgewiesen, dass ein gewisser Theil derselben in das Mesoderm der Nemertine sich verwandele. In einigen Fällen liegen diese Zellen schichtförmig der Oberfläche des Darmkanales an; es bildet sich somit eine Art Somatopleura, welche indess wegen ihres zufälligen Vorkommnisses nicht mit dem gleichnamigen Gebilde anderer Thiere zu vergleichen ist.

Das Vorkommen der Muskelfasern ist auch schon von früheren Beobachtern konstatirt worden. Die Verbreitung derselben und ihr Verhalten zu den übrigen Organen wurde aber nicht näher angegeben.

Es sind drei verschiedene Muskelgruppen zu unterscheiden: 1) ein Paar großer Rückziehmuskeln der Scheitelgrube, 2) die Muskelschicht der Subumbrella und 3) die beiden großen Muskeln der Seitenlappen. Die erstere von diesen Gruppen wurde schon oben beschrieben.

An lebenden Objekten kann man hauptsächlich die Muskeln der Seitenlappen beobachten, wo sie in Form von feinsten Fibrillen erscheinen und vorzugsweise von den früheren Beobachtern untersucht waren. Dieselben stehen im innigsten Zusammenhange mit den Muskeln der Subumbrella, welche den Haupttheil der Körpermuskeln darstellen. Das Vorkommen dieser Muskeln kann an Längsschnitten sehr leicht konstatirt werden, indem dieselben im centralen Theile der Subumbrella eine ziemlich bedeutende Dicke erreichen und Dank ihrer starken Lichtbrechung sehr scharf hervortreten (Fig. 4 *Mst*, 8, 8 *A*, *MsK*). Sie liegen der Epidermis der Subumbrella dicht an und bilden eine Schicht, welche die Epidermis von der gelatinösen centralen Masse abtrennt (Fig. 8, 8 *A*). In dem centralen Theile der Subumbrella sind sie sehr dick; jede Faser theilt sich aber in kleinste Fibrillen (Fig. 13), die nach der Peripherie resp. nach dem Rande der Wimperschnüre sich richten und entweder hier, oder an der Epidermis der Subumbrella inseriren. Oben bereits ist erwähnt worden, dass an den inneren Enden der Epidermiszellen der Subumbrella immer kleine Fortsätze zu unterscheiden sind. Dieselben stellen nichts Anderes dar, als die Insertionspunkte der Muskelfasern; an verschiedenen Schnitten kann man sich leicht überzeugen, dass die Epidermiszellen durch diese Fortsätze mit den Muskelfasern sich unmittelbar verbinden. Dasselbe Verhalten der Muskelfibrillen lässt sich auch an Querschnitten der Wimperschnur nachweisen; die feinsten Verästelungen der Muskelfibrillen kommen bis zu dem subumbrellaren Theil des Randwulstes,

[1] Bütschli, l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gelangen zwischen die Zellen desselben und liegen dessen Oberfläche an (Fig. 5).

Am Ansatz der hinteren Theile der Seitenlappen treten aus der subumbrellaren Muskelschicht zwei differenzirte Gruppen der Muskelfasern hervor, welche man als Muskeln der Seitenlappen bezeichnen könnte (Fig. 4 *Mst*). Sie haben jeder die Gestalt eines Dreiecks, welches mit seinem Gipfel der Subumbrella, mit seiner Basis den Seitenlappen zugewendet ist. Der zwischen den beiden Ektodermschichten in die Seitenlappen hineinragende Muskel theilt sich weiterhin in sehr feine Fibrillen, welche in verschiedener Richtung sich verästeln und in der angegebenen Weise mit den Ektodermzellen sich verbinden. An diesen Muskelfibrillen konnte ich stets eine protoplasmatische mit sehr deutlichem Kern versehene Anschwellung unterscheiden, während in Muskelfasern der Subumbrella alles Forschen danach vergeblich gewesen.

Darmkanal. Bekanntlich besteht der Darmkanal des Pilidium aus zwei Theilen: dem Ösophagus und dem Darm. Beide Theile differenziren sich schon ziemlich früh, wie es durch Metschnikoff[1] angegeben worden und zeichnen sich durch ihre histologische Struktur von einander sehr scharf aus (Fig. 20).

Der Ösophagus (Fig. 20 *Oes*) ist aus einer Schicht Wimperzellen zusammengesetzt, die von vorn nach rückwärts sich bedeutend vergrößern und an seiner Grenze mit dem Darm eine cylindrische Gestalt annehmen. Ihr Inhalt unterscheidet sich scharf von dem der Darmzellen durch seine helle Beschaffenheit; die Wimpern sind fein und dicht an einander gereiht. Die vordere Wand des Ösophagus geht unmittelbar in die Subumbrella über, indem ihre Zellen sich allmählich verkleinern und mit denjenigen der Subumbrella vollständig ausgleichen. Die hintere Wand (Fig. 18) verläuft in zwei dickwandige Wülste, die nach und nach in die subumbrellare Wand der Seitenlappen übergehen. In der Nähe der Mundöffnung stülpt sich die hintere Ösophagealwand in Form von zwei saugnapfartigen Schläuchen ein (Fig. 17 *Oest*), die man schon an dem jüngsten Pilidium unterscheidet. Metschnikoff hat schon diese Gebilde beschrieben und solche als Anlagen der Seitenorgane der Nemertine angedeutet; er hat dabei dieselben unzweifelhaft mit den eigentlichen Anlagen dieser Organe verwechselt, welche etwas später in der Nähe der saugnapfartigen Einstülpungen aber ganz anders entstehen. Weiterhin soll davon die Rede sein.

[1] Metschnikoff, Studien zur Gastraeatheorie.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Darmwand erscheint schon auf den ersten Blick viel dicker als die des Ösophagus. Sie besteht ebenfalls aus einer Zellenschicht, deren Elemente sind aber viel höher als diejenigen des Ösophagus, und unterscheiden sich durch ein feinkörniges Protoplasma scharf von den letzteren. Der Bau der Zellen ist dabei viel komplicirter als derjenige der Ösophaguszellen. An den Osmiumpräparaten treten eigentlich zwei Zellenformen sehr scharf hervor. Die Mehrzahl der Zellen ist von einer prismatischen Gestalt, besitzt ein feinkörmiges Protoplasma und ist mit fein punktirtem Kern versehen. Die basalen Theile dieser Zellen sind etwas ausgebreitet.

Die Innenfläche des Darmes ist, wie diejenige des Ösophagus, mit Wimpern bedeckt, die man an lebenden Thieren ganz deutlich an ihrer Bewegung erkennt. Untersucht man die Schnitte, so erscheinen die Darmzellen viel komplicirter gebaut, als man es nach den lebenden Exemplaren erwarten könnte. Die Wimpern konnte ich an Schnitten nicht entdecken; ich erkannte dagegen, dass jede Zelle in einer Art cuticularen Hülse steckt, welche ihr freies Ende umhüllt. Am besten kann man sich von diesem Verhalten an solchen Präparaten überzeugen, wo die inneren Enden der Darmzellen der Quere und der Länge nach durchschnitten sind. Fig. 16 stellt eben einen solchen Schnitt dar. Auf der einen Seite wurde der Schnitt den Zellen entlang geführt, auf der anderen Seite sieht man die inneren Enden derselben quer durchschnitten. An diesem letzteren Theile des Präparates sieht man ein wabenförmiges Netz von feinen Fasern, dessen Lücken theils mit Protoplasma gefüllt, theils ganz leer sind. Zwischen der längsgeschnittenen Darmwand und der Wabe kann man ganz deutlich den Ursprung dieser wabenförmigen Netze sehen und sich überzeugen, dass dieselbe eine Oberflächenansicht von strukturlosen Hülsen darstellt, die die inneren Enden der Zellen umhüllen. Die freien Ränder dieser Hülsen treten ins Innere der Darmhöhle hinein und machen den wabenförmigen Eindruck.

Zwischen den eben beschriebenen Zellen treten an den Osmiumpräparaten andere auf, die man auf den ersten Blick für Drüsenzellen halten dürfte (Fig. 14, 15). Bei genauerer Untersuchung zeigen sich an denselben aber Merkmale, welche die Richtigkeit solcher Deutung sehr zweifelhaft machen. Es sind namentlich verhältnismäßig große Zellen, die durch die Wirkung der Osmiumsäure viel schärfer hervortreten und braun gefärbt erscheinen. Ihre oberen Enden sind ausgezogen, die basalen Theile sind etwas ausgebreitet und ziehen sich in zwei bis vier fadenförmige Fortsätze aus, die zwischen die Darmzellen hineindringen, immer feiner und feiner werden, bis sie sich endlich in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Darmwand vollkommen verlieren. Jede Zelle ist mit einem Kern und einem glänzenden Kernkörperchen versehen. Das Aussehen der Zellen, ihr Verhalten zur Osmiumsäure, ihre Verästelung und die Beschaffenheit des Kernes sprechen dafür, dass wir es hier eher mit Nervenelementen als mit Drüsenzellen zu thun haben.

2. Entwicklung der Nemertine innerhalb des Pilidium.

Die äußeren Vorgänge der Entwicklung von Nemertinen aus dem Pilidium sind bereits durch Untersuchungen von Metschnikoff und Bütschli zur Genüge bekannt. Was aber die Entwicklungsgeschichte der inneren Organe betrifft, so bietet dieselbe in gewisser Beziehung noch mehrere Lücken, welche auszufüllen mir um so wünschenswerther erscheint, als in den Angaben in Bezug auf die Entwicklung der Organe der Nemertinen überhaupt eine ziemlich große Divergenz herrscht. Ich freue mich über diese Gelegenheit, meine früheren, bei Monopora erworbenen Resultate am Pilidium vollkommen bestätigen zu können und zwar um so mehr, als die Entwicklungsvorgänge beim Pilidium in Bezug auf ihre Deutlichkeit in hohem Grade diejenigen von Monopora übertreffen.

Ich will mich nicht beim Entstehen der vier scheibenförmigen Anlagen des Nemertinenleibes so wie bei deren Ineinanderwachsen aufhalten, da diese Vorgänge genau beschrieben sind. Die Scheiben entstehen auf dem subumbrellaren Theile des Pilidium und zeigen schon vor ihrer vollständigen Abtrennung von der Epidermis die zwei bekannten Blätter, aus denen einerseits das Ektoderm des Nemertinenleibes, andererseits das Amnion entsteht. Die ektodermale Hälfte der Scheibe besteht aus einer Schicht großer cylindrischer Zellen, während die amniotische durch abgeplattete Zellen sich unterscheidet (Fig. 17, 18). Noch ehe die Abtrennung der Scheiben vollendet ist, trifft man auf den ektodermalen Hälften der Scheiben einige Mesenchymzellen an, welche die Anlagen des Nemertinenmesoderms darstellen. Sie sind verschieden gestaltet; einige erscheinen abgeplattet, während die anderen noch ihre charakteristische verästelte Form bewahren. Einige Mesenchymzellen des Pilidium sind durch ihre Äste mit den mesodermalen Zellen der Scheiben verbunden.

In Bezug auf Bildung der Mesodermzellen stimmen meine Angaben mit denjenigen von Bütschli vollkommen überein, welcher Metschnikoff gegenüber das Mesoderm der Nemertinen aus den Mesenchymzellen des Pilidium entstehen lässt.

Die allgemeinen Veränderungen der Scheiben vor und nach ihrer Verwachsung können aus der Vergleichung der Schnittserien ziem-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich leicht dargestellt werden. Die Fig. 23—26 repräsentiren eine Reihe schematischer Figuren, die eine allgemeine Idee von den äußeren Veränderungen der Nemertinenanlage in verschiedenen Entwicklungsstadien geben können. Die ursprüngliche Form der Scheiben, gleich nach Abtrennung derselben von der Epidermis, wurde schon von Metschnikoff (l. c. Fig. 7—9) richtig beschrieben und abgebildet. Es ist bemerkenswerth, dass die beiden Scheibenpaare ursprünglich mit ihren äußeren, gegen den Darm gerichteten Flächen konvex erscheinen (Fig. 17).

Die Verwachsung der Scheiben geht in den vorderen und in den hinteren Paaren derselben ziemlich gleichzeitig vor sich. In den vorderen Scheiben sind es die vorderen Theile, welche mit einander zunächst verwachsen. Aus der Mitte der verwachsenen Scheiben stülpt sich dann die Anlage des Rüssels ein, wie es von Metschnikoff richtig angegeben wurde. Die Form der Scheiben ist schon konkav geworden. Durch die Rüsselanlage wird der Scheitelpunkt des Kopfes, so wie die Bauch- und Rückenseite desselben bezeichnet. Der Rückentheil des Kopfes ist sehr klein und nach der Rückenseite gebogen; der Bauchtheil des vorderen Scheibenpaares stellt zwei konvexe, beinahe viereckige Platten dar, die vor dem Ösophagus nach den beiden Seiten desselben sich etwas ablenken (vgl. Fig. 24).

Die Verwachsung der hinteren Scheiben fängt von den hinteren Enden derselben an (Fig. 24). Die Seitentheile der verwachsenen Scheiben breiten sich nach der Rückenseite des Darmkanales aus, um die Rückenwand des Nemertinenkörpers zu bilden.

Nachdem die Scheiben paarweise verwachsen sind, tritt die Verwachsung der vorderen Scheiben mit den hinteren ein. Dieselbe beginnt am Randtheile der beiden Scheiben (Fig. 19) und geht allmählich nach der Mitte über (Fig. 25). In Folge dessen wird die Lücke zwischen den beiden Scheibenpaaren auf der Bauch- so wie auf der Rückenseite allmählich verengert, bis sie im Stadium Fig. 26 vollständig verschwindet. Die Bauch- und Rückenwand der jungen Nemertine ist schon in dem Stadium Fig. 26 vollkommen ausgebildet.

Das Schicksal der beiden Scheibenpaare ist bereits aus früheren Untersuchungen zur Genüge bekannt. Hier will ich nur bemerken, dass die vorderen Scheibenpaare ausschließlich zur Bildung des Kopfes (bis zu den Seitenspalten) dient, während aus den hinteren Paaren der Leib, resp. der Rumpf entsteht. Man könnte desswegen, statt von den vorderen und hinteren, von den Kopf- und Rumpfscheiben reden.

Die Entstehung der inneren Organe kann hier folgenderweise gefasst werden:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Ektoderm der verwachsenen oberen Platten stülpt sich bald medianwärts ein, wodurch die Anlage des Rüsselepithels sich bildet. Dem lateralen Theile der vorderen Platten entstammen die beiden Hälften des centralen Nervensystems, während die peripherische Schicht derselben in Haut sich verwandelt. Aus dem Ektoderm der hinteren Platten entsteht die Haut des ganzen Rumpftheiles der Nemertine.

Die Differenzirung der mesodermalen Theile geht auch in den hinteren und vorderen Scheibenpaaren etwas verschieden vor sich. Die Mesodermplatten der vorderen Scheiben werden zur Bildung des Kopfmesoderms und der Rüsselscheide verbraucht, während aus denen der hinteren Scheiben das ganze Mesoderm des Rumpfes sich herausbildet.

Der Darmkanal resp. das Entoderm des Pilidium geht bekanntlich in den Darmkanal der Nemertine über.

Ich gehe nun zur genaueren Betrachtung der Entwicklungsgeschichte der Organe über, von denen ich hauptsächlich die Entwicklung des Nervensystems, der Seitenorgane und des Rüssels mit seiner Scheide berücksichtigen will.

Ektoderm. Die Entwicklung des Nervensystems ist mit den allgemeinen Entwicklungsvorgängen des Ektoderms der Kopfscheiben innig verbunden; desswegen will ich hier zunächst die letzteren kurz fassen. Die ersten Veränderungen im Ektoderm der vorderen Scheiben bestehen in Vermehrung seiner Zellen, wodurch das ursprünglich einschichtige Ektoderm mehrschichtig wird. Die superficielle Schicht des Kopfektoderms stellt nun die Anlage der Haut resp. der Hypodermis dar. Es treten in demselben schon frühzeitig die Differenzirungen auf, welche zur Bildung der Drüsenzellen und Hypodermiszellen führen. Im Rumpftheile wird diese Differenzirung erst in den späteren Stadien merklich. Die Drüsenzellen zeichnen sich durch ihr Protoplasma und Kerne aus, welche sich mit Überosmiumsäure viel schärfer färben als die Hautzellen. Sie fehlen in der Einstülpung des Rüssels vollständig und ihre Zahl nimmt mit der Entwicklung immer bedeutend zu. Außer diesen beiden Zellenarten konnte ich in den spätesten Stadien noch eine eigenthümliche Zellenart unterscheiden. Es sind namentlich fadenförmige in der Mitte etwas ausgebauchte Zellen, die zwischen den Hautzellen zerstreut sind und durch eine eigenthümliche rubinrothe Farbe ihrer mittleren Abtheilung sich leicht kenntlich machen. Die Form dieser Zellen ist derjenigen der Sinneszellen sehr ähnlich; desshalb möchte ich sie für eine Art Sinneszellen erklären.

Das Auftreten der Bewimperung zeichnet sich durch einige nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

uninteressante Eigenthümlichkeiten aus. Es treten namentlich die Wimpern nicht auf der ganzen Oberfläche des Nemertinenkörpers gleichzeitig auf, sondern sie erscheinen zuerst auf dem vorderen Theile desselben (Fig. 22), während der hintere erst später von ihnen bedeckt wird. Sie fehlen auch der Rüsseleinstülpung vollständig; in Folge dessen erscheint die erste Bewimperung des Nemertinenkörpers in Form einer vorderen Wimperung, welche der präoralen Wimperung der Annelidenlarven nicht unähnlich ist.

Nervensystem. Nachdem das Ektoderm der Kopfscheiben mehrschichtig geworden ist, kann man schon in ziemlich frühen Entwicklungsstadien, namentlich bei Embryonen, in welchen die Bildung des Rüssels etwa begonnen hat, stellenweise eine Scheidung des Ektoderms in zwei Schichten, eine obere und eine untere, bemerken (Fig. 18 *A*). Die Zellen der Oberschicht stehen palissadenartig an der Oberfläche der Scheiben und sind von cylindrischer Gestalt; die untere Schicht (Fig. 18 *A*, *Psal*) besteht aus wenigen, parallel der Scheibenoberfläche gelagerten Zellen, deren Protoplasma viel heller als das der ersteren erscheint. In Folge dessen kann man diese Schicht auf den Schnitten ziemlich leicht von den oberen unterscheiden. Während aus der oberen Schicht die Haut und die Nervenzellen entstehen, stellt die untere die Anlage der Punktsubstanz dar. Vergleicht man eine Serie der aus einer und derselben Kopfscheibe entnommenen Schnitte mit einander, so kann man so ziemlich die Grenze dieser Anlage bestimmen. Dieselben erscheinen in Form von kleinen, zu beiden Seiten der Rüsseleinstülpung liegenden, nach der Längsachse des Pilidium resp. des Nemertinenkörpers ausgezogenen Platten, die noch zu dieser Zeit in keiner Verbindung mit einander stehen.

In einem späteren Stadium (Fig. 19), wo die Anlage des Rüssels und der Rüsselscheide bedeutend ausgewachsen ist (dieses Stadium entspricht etwa der Metschnikoff'schen Fig. 13), ist das Ektoderm der vorderen Scheiben bedeutend mehr differenzirt. Die superficielle Schicht besteht aus mehreren Zellenlagen. Einige Zellen derselben zeichnen sich schon jetzt durch ihre Größe aus und stellen die ersten einzelligen Hautdrüsen dar. Ihr Protoplasma wird von der Überosmiumsäure braun gefärbt; ihr Kern liegt in einer scharf umschriebenen Vacuole. Die Anlage des Nervensystems ist von der Haut noch nicht geschieden.

Zerlegt man die Kopfscheiben in feinere Längsschnitte, so bekommt man folgende Bilder. In dem medianen Schnitt (Fig. 19), welcher gerade durch die Rüsseleinstülpung geführt ist, erscheint das Ektoderm viel dünner als in den darauf folgenden lateralen Schnitten, besteht aber doch aus mehreren Zellenlagen. Hier trifft man keine Spur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Punktsubstanz an. Die Reihe aller folgenden Schnitte ist schon überall durch die Anlage des Nervensystems geführt, welche um so deutlicher erscheint, als jetzt die Punktsubstanz vollkommen ausgebildet ist und sehr scharf hervortritt. Wir werden die übrigen Schnitte von diesem medianen nach rechts resp. links zählen. Am hinteren Rande des dritten und sechsten Schnittes (Fig. 19 *A* und *B*) trifft man bereits ein Stückchen Punktsubstanz an, welche im neunten Schnitte schon bedeutend größer ist und in zwei Lappen: einen ventralen (Fig. 19 *C*, *Blp*) und einen dorsalen (Fig. 20 *C*, *Rlp*) zerfällt. Verfolgt man die Punktsubstanz weiter, so sieht man die beiden Lappen immer mehr und mehr sich verringern, bis zuletzt am 12. Schnitte anstatt dieser beiden Lappen nur noch ein — der Bauchfläche parallel laufender — Faden auftritt, welcher in der Nähe des hinteren Scheibenrandes verläuft (Fig. 19 *D*). In den folgenden Schnitten wird derselbe immer kürzer, bis er endlich im 20. Schnitte die Form einer Scheibe annimmt und in den darauf folgenden Schnitten allmählich verschwindet. Am 24. Schnitte, wo wir eben das Zusammenschmelzen vorderer mit hinteren Scheiben antreffen, findet man von der Punktsubstanz keine Spur.

Benutzen wir diese Schnitte, um danach ein Schema von Strukturverhältnissen des Nervensystems in dem betrachteten Entwicklungsstadium zu konstruiren, so müssen wir zunächst beachten, dass die Vertheilung der Punktsubstanz in der That der Differenzirung der Nervenanlage selbst vollkommen entspricht. Die Zellenmasse, welche die Punktsubstanz umgiebt und sich weiterhin in Nervenzellen verwandelt, bekommt später die Gestalt, welche derjenigen der Punktsubstanz entspricht. Wir können also die Theilung der vorderen Enden der Punktsubstanz in zwei Lappen, dorsale und ventrale, für die Theilung der Ganglienanlage annehmen und unser Schema der Nervenanlage erscheint dann in derjenigen Form, welche auf Fig. 26 dargestellt ist. Die Punktsubstanz hat jederseits die Gestalt eines bandförmigen Streifens, welcher nach vorn zwei ganglienartige Anschwellungen, die Anlagen der ventralen und dorsalen Gehirnlappen, darstellt. Die Bauchlappen jeder Gehirnanlage prominiren etwas medianwärts zu einander; desswegen treffen wir zunächst die Schnitte von dieser Prominenz der Bauchlappen an, nach denen dann die Schnitte der beiden Gehirnanschwellungen folgen. Die Prominenz der Bauchlappen stellt die Anlage der Bauchkommissur dar. Der hintere Rand der Bauchlappen setzt sich in den bereits erwähnten bandförmigen Theil der Nervenanlage (Fig. 19 *D*) fort, welche nichts Anderes als die Anlage beider Lateralnerven repräsentirt (Fig. 19 *D*, *Ltn*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich muss dabei bemerken, dass die Anlage des Nervensystems, so wie überhaupt das Ektoderm an allen Schnitten durch eine scharfe Grenze vom Mesoderm abgetrennt ist.

Die Beschreibung des oben hervorgehobenen Stadium zeigt zur Genüge, dass die Anlagen der Haupttheile des Nervensystems der Nemertinen schon ziemlich früh hervortreten. Die Entwicklung der centralen Theile des Nervensystems geht ausschließlich in den vorderen Scheiben vor sich. Von hier aus schreitet sie in den Rumpftheil des Embryo und dies kann natürlich erst nach dem Verwachsen der vorderen und hinteren Scheibenpaare stattfinden. Fig. 20 und 20 *A* sowie Fig. 21 *A—F* stellen zwei Serien von Längsschnitten aus zwei ziemlich gleich entwickelten Embryonen dar. Diejenige der Fig. 21 ist von einem etwas älteren Embryo als Fig. 20 entnommen. Beide Embryonen befinden sich im Stadium vollkommener Verwachsung der vorderen und hinteren Scheiben. Wir haben schon früher erwähnt, dass die Verwachsung im Bereiche der Seitenorgane stattfindet und dass namentlich ein Stückchen der diesseits der Seitenorgane befindlichen Wand der hinteren Scheiben diese Verwachsung vermittelt. Der Haupttheil der Seitenorgane befindet sich hinter der Verwachsungsstelle. Die Lateralnerven, welche sich in den vorderen Scheiben gebildet haben, waren natürlich diesseits der Verwachsungsstelle gelagert. Vergleichen wir nun das eben betrachtete Verhalten der Lateralnerven mit dem des Stadiums Fig. 20 und 21, so müssen wir zunächst ein bedeutenderes Auswachsen der Lateralnerven notiren. Die centralen Schnitte zeigen keinen großen Unterschied im Vergleich mit dem nächst beschriebenen Stadium, zeichnen sich aber durch bedeutendere Entwicklung der Punktsubstanz von jenen aus. In den lateralen Schnitten (Fig. 20 *A*) muss man zunächst eine beträchtlichere Verdickung der Nervenschicht hervorheben. In dem Schnitte Fig. 20 reicht die Nervenschichtverdickung nur bis an die Seitenorgane; eine Verwachsung der vorderen und hinteren Scheiben hat an dieser Stelle nur etwa begonnen. Im folgenden Schnitte befindet sich das hintere Ende des Lateralnervs unterhalb der vorderen Fläche des Seitenorganes, von dem nur ein Stück des Querschnittes vorhanden ist. Weiter lateralwärts, am Schnitte, welcher nur durch einen einzigen Schnitt von dem vorigen entfernt ist, erscheint die Anlage des Lateralnervs bedeutend verlängert; derselbe rückt schon zwischen dem Seitenorgan und der Haut (Fig. 20 *A*) nach hinten hinein und ist auf einer gewissen Strecke vom Ektoderm vollständig abgetrennt (Fig. 20 *A*, *Ltn*). Erinnern wir uns, dass die Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Scheiben gerade diesseits der Seitenorgane stattfindet, und dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Seitenorgane mit ihren freien Enden etwas rückwärts gebogen sind, so dürfen wir annehmen, dass, nachdem die Verwachsung der Scheiben sich vollzogen, eine bedeutende Verlängerung der Lateralnerven im Bereiche der hinteren Scheiben zu Tage tritt. Dass sich diese Verlängerung nicht etwa auf Kosten der hinteren Scheiben vollzieht, kann durch vollkommene Selbständigkeit der hinteren Enden der Lateralnerven vollständig bewiesen werden.

Außer diesen wichtigen Veränderungen in der Anlage des Nervensystems muss man noch andere, namentlich die Ausbreitung der Bauchkommissur hervorheben. Die beiden, von den bisherigen Stadien erwähnten Anlagen der Bauchkommissuren treten nun in Zusammenhang. Sie verwachsen auf der Bauchseite unterhalb des Rüssels und können nun auf jedem Schnitte angetroffen werden.

Im nächstfolgenden Stadium bietet die Differenzirung des Nervensystems bedeutende Fortschritte dar. Das Nervensystem ist schon vollständig vom Ektoderm abgetrennt (Fig. 21 *D*) und besteht aus dicht zusammengedrängten Zellen und einer hoch entwickelten Punktsubstanz. Die Form der abgesonderten Kopfganglien stimmt mit derjenigen der Punktsubstanz vollkommen überein. Man kann schon in der Zellenmasse der Ganglien Bauch- und Rückenlappen vollkommen deutlich unterscheiden (Fig. 21 *D*, *Blp* und *Rlp*). Die beiden Kopfganglien sind auf der Bauchseite, unter dem Rüssel, durch die Bauchkommissur (Fig. 21 *Bcom*) mit einander verbunden.

Das älteste Stadium, das mir zur Beobachtung gelangt (Fig. 22 *A*—*D*) stellt bereits vollkommen ausgebildete Nemertinen dar. Die Entwicklung des Nervensystems macht einen bedeutenden Fortschritt in der Beziehung, dass die Lateralnerven schon das hintere Ende erreicht haben (Fig. 22 *D*). Die Bauchkommissur ist vollkommen ausgebildet, nur fehlt die Rückenkommissur, welche voraussichtlich erst nach dem Ausschlüpfen der Nemertine aus dem Pilidium zur vollen Entwicklung gelangt. Die Kopfganglien rücken vom Ektoderm in das Innere des Körpers hinein und sind vom Ektoderm durch eine mächtige Lage des Kopfmesoderms vollkommen abgetrennt.

Fassen wir alle hier beschriebenen Entwicklungsvorgänge des Nervensystems zusammen, so kommen wir in Bezug auf die Entwicklung dieses Organes zu folgenden Resultaten:

1) Die ersten Anlagen des Nervensystems bei Nemertinen erscheinen in Form von zwei Ektodermverdickungen, die im Bereiche der vorderen Scheibenpaare, zu beiden Seiten der Rüsseleinstülpung, entstehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2) Die vorderen verdickten Theile dieser gemeinsamen Nervenanlagen stellen die Anlagen der Bauch- und Rückenlappen des Gehirnes, die hinteren die der Lateralnervenstämme dar.

3) Die Bauchkommissur der Gehirnganglien kommt in Folge der Verwachsung beider Bauchlappen resp. ihrer Fortsetzung zu Stande und tritt viel früher als die Rückenkommissur zu Tage.

4) Die Lateralnerven bilden sich als unmittelbare Fortsetzungen der primitiven Nervenanlagen, bleiben indess bei ihrem Auftreten im Bereiche des Kopftheiles liegen und setzen sich erst nach erfolgter Verwachsung im Rumpftheile fort.

Die Ergebnisse, zu denen ich in meinen vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystems gekommen bin, stimmen mit meinen früheren Angaben über denselben Gegenstand[1] vollkommen überein. Sie bieten eine weitere Stütze für meine früher ausgesprochene Ansicht über die Homologien des Nervensystems der Nemertinen mit dem der Anneliden und gewinne ich darin noch festeren Boden, um abermals wieder zu behaupten, dass: 1) die Gehirnganglien der Nemertinen und Anneliden homolog sind, 2) die Bauchkommissur des Nemertinengehirnes der zwischen beiden Hälften des Annelidengehirnes liegenden Kommissur entspricht, 3) die Rückenkommissur der Nemertinen eine Bildung sui generis ist, die bei den Anneliden kein Homologon hat und 4) die Lateralnerven der Nemertinen der Schlundkommissur der Anneliden entsprechen.

Gegen diese Ansichten, so wie überhaupt gegen solche Entwicklungsweise des Nervensystems der Nemertinen hat sich in jüngster Zeit Hubrecht erhoben. In seiner letzten Schrift über die Entwicklung des Lineus obscurus[2] glaubt Hubrecht meine Thesen sowohl als meine Beobachtungen widerlegt zu haben, ohne indess annehmbare Gründe dagegen anzuführen. Was sodann Hubrecht's Kritik meiner Beobachtungen und Abbildungen und sein Bemühen betrifft, meine Angaben mit den seinigen in Übereinstimmung zu bringen, so kann ich dem nicht beipflichten: 1) weil dieselbe hauptsächlich auf einige Ungenauigkeiten meiner Abbildungen sich stützt und 2) weil Hubrecht's eigene Beschreibungen und Abbildungen, worauf er seine durchaus eigenthümliche Ansicht über die Entwicklung des Nervensystems basirt, keineswegs überzeugend sind.

Der wichtigste Punkt, in welchem meine Angaben von denjenigen

[1] Salensky, Études sur le développement du Monopora vivipara. (Archives de Biologie. T. IV.)

[2] Hubrecht, Proeve einer ontwickelingsgeschiedenis von Lineus obscurus Barrois. 1885.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hubrecht's abweichen, trifft zunächst die erste Anlage des Nervensystems. Hubrecht lässt das Gehirn und die Lateralnerven der Nemertinen aus Mesoblast entstehen; nach meinen Untersuchungen sollen dieselben, analog den meisten übrigen Fällen, aus Ektoderm ihren Ursprung nehmen. Suchen wir in Hubrecht's ausführlicher Arbeit nach einer Begründung seiner Ansichten, so finden wir Folgendes. Über die Entwicklung des Gehirns sagt Hubrecht: »Ook deze (hersenen en spurlagen ontstaan uit mesoblast-cellen, die zich zeer spoedig ophoopen tegen de binnenvlakte der door optredende secundaire epiblast-schyven (Fig. 44, 46, 60) en wel op de wijze zooals het hierboven (Fig. 19 *blz*) reeds aangeduid wird. In die cellmassa differentieert zich spoedig — al is het aanvankelig nich van elkaar te onterschieden — spierweefsel en zenufweefsel.« »Die laatste ist kort daarna zóóver gedifferentieerd, dat men den eigenaardigen omtrek der hersenlobben en se vezellige balken die in het midden daarvon worden aangetroffen, duidelijk onderscheiden kan (Fig. 75, 78). Die verdere groei dezer hersenlobben, die in doorloopend verband staan met de zich op dezelfede wijze vormend zijdelingsche staanmen, levert geene vermeldenowaardig bijzonderheden op.« Das ist alles Wesentliche, was man über die Entwicklung des Gehirns bei Hubrecht antrifft. Diese knappe und wenig ausführliche Beschreibung eines so wichtigen und nach Hubrecht so eigenthümlichen Vorganges wird eben so wenig auch durch die hinzugefügten Abbildungen aufgeklärt. Fig. 44—46 stellen drei Querschnitte durch den vorderen Theil eines ziemlich jungen Embryo dar, aus denen wir uns zu überzeugen haben, dass auf der Innenseite der vorderen Scheiben eine Anzahl von Mesodermzellen sich ansammelt. Fig. 58—60 repräsentiren drei Längsschnitte aus dem vorderen Theile der Embryonen, woselbst unter dem Ektoderm eine starke Anhäufung der Mesodermzellen auftritt; dieselben sollen (laut Tafelerklärung) zu den Muskelfasern des Kopfes und zu den Gehirnlappen sich entwickeln (»waruit zich het speerweefsel van den Kop en de hersenen zullen onwikkeln« siehe p. 49 l. c.). Ich muss hier bemerken, dass von einer Differenzirung von Zellen in Nerven- und Muskelelemente in einer ganzen Reihe dieser Schnitte auch keine Spur wahrzunehmen ist. Eine solche Differenzirung mag dazumal möglicherweise noch gar nicht aufgetreten sein. In den an Fig. 72—81 dargestellten Schnitten treffen wir plötzlich die vollkommen ausgebildeten und in der Mesodermmasse eingeschlossenen Gehirnganglien vor. Die Ganglien sind schon mit Nervenzellen und einer Punktsubstanz versehen und haben eine ziemlich vollständige Ausbildung erreicht. Zwischen dem Stadium (Fig. 60 l. c.), wo im Mesoblast noch keine Differenzirung wahrzunehmen ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und dem, wo die Ganglien ihre volle Ausbildung erreicht haben, liegt eine große Entwicklungsperiode, wo die Ganglien eben sich entwickeln müssen. Dieselbe ist bei Hubrecht durch keine einzige Abbildung repräsentirt; wir müssen ohne allen Beweis annehmen, dass die Differenzirung dieser Zellenmasse »kort darna« auftritt. Es fragt sich nun, woraus haben wir zu schließen, dass die Ganglien — im Gegensatze zur allgemein angenommenen und auf feststehenden Thatsachen basirten Ansicht der ektodermalen Entstehung — hier bei Nemertinen aus Mesoderm ihren Ursprung nehmen müssen? Folgerte sich dieser Schluss aus der Lage der fertigen Ganglien im Mesoderm, so wäre er ein sehr wenig begründeter, indem überall da, wo die Ganglien in ganz normaler Weise aus dem Ektoderm entstehen, man dieselben sofort nach ihrer Abtrennung vom Ektoderm durch Mesoderm umhüllt sieht. Aus dem, was wir bei Hubrecht in Bezug auf die Entwicklung der Ganglien erfahren, kann man durchaus zu keinem Schluss über die Entstehungsweise dieser Organe kommen, da die erste Anlage derselben von Hubrecht weder beschrieben noch abgebildet ist.

Nicht mehr überzeugend sind auch Hubrecht's Angaben über die Entwicklung der Lateralnerven. Zum Beweis ihrer mesodermalen Entstehung führt Hubrecht die auf Fig. 69, 70 abgebildeten Schnitte an. Man sieht daraus, dass die Lateralnerven, welche in diesen Stadien eine ziemlich bedeutende Ausbildung erreicht haben, im Mesoderm gelegen sind. Ob sie aber dort sich gebildet haben, erscheint nach Hubrecht's Abbildungen fraglich. Man ersieht daraus nicht, ob man diese Nerven in solchem Zustande in der ganzen Länge des Embryo antrifft; eben so wenig wird es Einem klar, ob die Nervenstämme den Embryo entlang mit einem Mal entstehen, oder ob sie von vorn nach rückwärts etwa wie bei Monopora oder beim Pilidium allmählich wachsen. Stellen wir uns nun vor, dass beim Lineus ein solches Wachsthum der Lateralnerven zu Stande komme, und dass die hinteren Enden der Lateralnerven bald nach dem Hervorwachsen durch Mesoderm umhüllt und vom Ektoderm abgetrennt werden, so bekommen wir ein dem Hubrecht'schen vollkommen entsprechendes Bild und dennoch werden die Lateralnerven im Gehirn ihren Ursprung nehmen und in keinerlei genetischer Beziehung mit dem Mesoderm stehen. Eine solche Möglichkeit ist so bedeutend und steht in so innigem Zusammenhang mit den Entwicklungsvorgängen der Monopora, dass der Gedanke mir wirklich sehr nahe liegt, derlei Entwicklungen gingen in ganz derselben Weise vor sich, wie dies bei Monopora und Pilidium beschrieben worden.

Der Versuch, das Nervensystem vom Mesoderm abzuleiten, ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht neu. Bekanntlich wurde bereits eine derartige Ansicht für Gasteropoden und Cephalopoden aufgestellt, doch hatte man zuletzt die meisten solcher Fälle — Cephalopoden ausgenommen — theils auf Beobachtungsfehler, theils auf Ungenauigkeit der Beobachtung zurückzuführen. Im Falle der Nemertinen ist auch diese Ursache sehr wahrscheinlich.

Seitenorgane. Die Angaben früherer Autoren über die Entwicklung der Seitenorgane sind wenig übereinstimmend. Metschnikoff hat für die Anlagen der Seitenorgane die beiden Ösophaguseinstülpungen genommen, welche in sehr frühen Stadien zum Vorschein kommen. Er hat dabei zwei ganz verschiedene Bildungen, namentlich die Ösophaguseinstülpungen und die echten Anlagen der Seitenorgane mit einander verwechselt, wovon man sehr leicht aus seinen Abbildungen sich überzeugen kann. Beide in ihrer Entstehung und weiterem Schicksal so verschiedene Gebilde werden von ihm durch einen und denselben Buchstaben (α) bezeichnet. Eine solche Verwechslung ist um so mehr möglich, als beide Gebilde dicht neben einander liegen. Bütschli gebührt das Verdienst, die beiden Anlagen aus einander gesetzt zu haben. Er hat gezeigt, dass die Ösophagusausstülpungen mit dem Seitenorgane nichts zu thun haben, und dass die Seitenorgane aus den Einstülpungen der hinteren Scheiben, also aus dem sekundären Ektoderm, ihren Ursprung nehmen.

In Bezug auf die Entwicklung dieser Organe bei Lineus herrscht gleichfalls eine ganz analoge Verschiedenheit der Meinungen, indem nach Barrois dieselben aus Ösophagusausstülpungen, nach Hubrecht aus den Einstülpungen der äußeren Haut (dem primitiven Ektoderm) entstehen sollen. Hubrecht hat bewiesen, dass im normalen Zustande die Seitenorgane sich zu beiden Seiten der Mundöffnung in Form von zwei Einstülpungen des primären Ektoderms bilden. Hubrecht erwähnt dennoch eines Falles, wo die Einstülpungen in den Blastoporlippen so ziemlich aus der Ösophagealwand entstehen.

Es ist mir nicht gelungen die ersten Entwicklungsstadien der Seitenorgane zu beobachten. Diejenigen, die ich untersuchen konnte, lassen aber keinen Zweifel daran, dass die Entstehung dieser Organe beim Pilidium mit jener von Hubrecht bei Desor'schen Larven beschriebenen vollständig übereinstimmt. Die Seitenorgane bilden sich auch hier in Form von zwei Einstülpungen des primitiven Ektoderms resp. der äußeren Leibeswand des Pilidium. Wann diese Einstülpungen zuerst auftreten, konnte ich nicht ermitteln. Im Stadium Fig. 24, woselbst schon die Anlagen des Rüssels und der Rüsselscheide gebildet sind (Fig. 18—18*K*) erreichen die Anlagen der Seitenorgane

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einen bedeutenden Umfang und sind mit den hinteren Scheibenpaaren verbunden. Nach den Längsschnitten zu urtheilen erscheinen sie in Form von großen blindgeschlossenen, von den Seiten des Pilidium einwärts hineinwachsenden hohlen Säckchen, deren inneres Ende bis in die Ösophagealwand hineinragt. Auf den äußersten Schnitten einer Längsschnittserie (Fig. 18 *K*) begegnet man schon den Anlagen dieser Organe in Form von kleinen Scheiben gerade an der Ansatzstelle der Seitenlappen. Weiter einwärts nehmen diese Scheiben an Umfang zu, zugleich wird auch ihre Höhlung viel breiter. Ob die Seitenorgane in diesem Stadium nach außen durch eine Öffnung ausmünden, habe ich nicht ermitteln können, doch ist es mir sehr wahrscheinlich. Vom fünften Schnitte an treten schon die vorderen Theile der hinteren Scheiben zum Vorschein (Fig. 18 *G*) und man sieht daran, dass die Seitenorgane denselben unmittelbar anliegen. Weiter einwärts (Fig. 18 *D*) erscheint die Höhlung der Seitenorgane nach der Amnionhöhle geöffnet. Diese Öffnung stellt nichts Anderes als die Anlage der Seitenspalten dar (Fig. 18 *E*, *Ssp*). Dieselben liegen auf der Bauchseite der hinteren Scheiben und sind sehr klein; man trifft sie nur auf zwei auf einander folgenden Schnitten an.

Im nächststehenden Stadium (Fig. 19—19 *F*) sind die Seitenorgane mit den hinteren Scheiben vollständig verwachsen (Fig. 19 *F*). Ihre Wand ist dabei bedeutend verdickt und setzt sich nach vorn in eine kleine Platte fort, mittels welcher die Vereinigung der vorderen und hinteren Scheiben sich vollzieht. Die Seitenorgane haben eine birnförmige Gestalt und sind mit ihren blind geschlossenen und verdickten Enden nach hinten gerichtet. Die Höhlung der Seitenorgane richtet sich mit ihrer Öffnung nach vorn hin.

Sobald der Anschluss der Seitenorgane mittels der Leibeswand eingetreten ist, kommen diese Organe in eine weitere Entwicklungsphase, welche zur Verbindung derselben mit den Gehirnganglien führt. Dieselbe wird erreicht durch die Bildung eines Fortsatzes der Bauchlappen des Gehirns (Fig. 21 *F*, *Bf*), welcher zu den Seitenorganen läuft und mit der Wand derselben zusammenschmilzt. Die Struktur der Seitenorgane zeigt bedeutende Fortschritte, die in einer Verdickung ihrer Wände so wie in einer Differenzirung derselben zu Tage tritt.

Im Stadium Fig. 22 erscheinen die Seitenorgane von den Bauch- und Rückenlappen des Gehirns umgeben. Ihre Höhle stellt einen gebogenen, innerlich mit langen Wimpern ausgekleideten Kanal dar.

Die Seitenspalten, welche zuerst in Form von kleinen Öffnungen erscheinen, breiten sich in den späteren Stadien in Form von ovalen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

trichterförmigen Gruben aus, die nach innen unmittelbar in die Höhlung der Seitenorgane übergehen.

Hier finde ich angemessen auch die Ösophagusausstülpungen kurz zu besprechen. Dieselben erscheinen, wie oben erwähnt worden, in Form von zwei aus der hinteren Ösophagealwand gebildeten Blindsäckchen, deren Wand aus den nämlichen cylindrischen Wimperzellen, wie diejenige des Ösophagus, besteht (Fig. 4, 17 *Oest*). In den früheren Stadien ist ihre Öffnung eine sehr kleine, späterhin erweitert sich dieselbe; die Säckchen nehmen eine ovale Gestalt an (Fig. 18 *C*) und verwachsen mit den hinteren Scheiben. Dabei wird ihre Wand, welche stets nur aus einer einzigen Zellenlage besteht, dünner als in den früheren Stadien (Fig. 22 *C*); ihre Höhlung bleibt immer mit Wimpern bedeckt. Bütschli hat diese Bildungen vollkommen richtig beschrieben; durch Metschnikoff erfahren wir, dass dieselben sehr früh angelegt werden.

Fragt man nun nach der Deutung dieser Organe, so haben wir vorläufig noch zu wenig Anhaltspunkte, um diese Frage zu beantworten. Sicher scheint mir indess, dass dieselben nicht nur beim Pilidium auftreten, sondern auch bei den Desor'schen Larven ihre Repräsentanten resp. Homologa haben. Es sind namentlich die von Hubrecht beschriebenen und von ihm als Anlagen der Nephridien bezeichneten Ausstülpungen der Ösophagealwand, welche ihrer Lage, Struktur und ihren Verhältnissen zum Darmkanal nach vollkommen den in Rede stehenden Organen entsprechen. Dieselben nehmen auch die Stelle hinter den Seitenorganen ein, bestehen aus einer Zellenschicht, sind innerhalb von Wimpern bedeckt. Ob diese Säcke, wie Hubrecht will, die Anlagen der Nephridien bilden, muss ich, wegen Mangels an Beweisen, dahin gestellt sein lassen.

Mesoderm und seine Derivate. In meiner ersten Arbeit über die Entwicklung der Nemertinen (Arch. de Biologie. T. IV) habe ich gezeigt, dass das Mesoderm aus zwei Theilen besteht, die ich als Kopf- und Rumpfmesoderm bezeichnet habe. Schon bei der unzweifelhaft abgekürzten und coenogenetisch veränderten Entwicklung der Monopora kommt diese Theilung sehr scharf zum Vorschein; dieselbe ist aber beim Pilidium, wo der vordere und hintere Körpertheil vollkommen getrennt angelegt werden, unvergleichlich schärfer. Wir haben schon oben gesehen, dass jede Scheibe der Nemertinenanlage ihre eigene Mesodermanlage hat, die zunächst in Form einer Schicht mesenchymatöser Zellen auftritt. Nachdem die Verwachsung der Scheibenpaare vollzogen ist, fließen die Mesodermanlagen der Scheibenpaare zusammen. Auf der Spitze der Rüsseleinstülpung bildet sich ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Haufen von Mesenchymzellen, der die Anlage der Rüsselscheide darstellt. Das Kopfmesoderm besteht dann aus zweierlei Theilen: einem mittleren — die Anlage der Rüsselscheide — und zwei seitlichen, aus denen später das Parenchym und die Muskeln des Kopfes sich herausbilden. Leider konnte ich nicht ermitteln, ob der mittlere Theil aus dem früher angelegten Mesoderm der Kopfscheiben hervorgeht, oder unabhängig davon sich differenzirt. Da aber alle diese Theile aus einer und derselben Quelle resp. aus den Mesenchymzellen des Pilidium ihren Ursprung nehmen, so erscheint mir diese Frage nicht besonders wichtig.

Die Anlage der Rüsselscheide ist weiter oben beschrieben.

In Folge fortwährender Vermehrung seiner Zellen verdickt sich das Kopfmesoderm immer mehr und mehr und liegt in Form einer ein- oder mehrschichtigen Lage der Innenfläche der Kopfscheiben an (Fig. 19, 20, 21 *Kms*). Es besteht aus länglich ovalen, dicht an einander stehenden Zellen und bietet bis in die spätesten Stadien keine besonderen histologischen Veränderungen dar. Nachdem die Nervenanlagen vom Ektoderm sich abgetrennt, wächst das Mesoderm zwischen den Kopfganglien und dem Ektoderm fort, um schließlich den ganzen Raum zwischen diesen Organen auszufüllen (Fig. 22—22 *D*). Es treten dann in ihm zahlreiche Spalten auf, die ich für die Blutlakunen erklären möchte (Fig. 22 *A*, *Blsn*). Das weitere Schicksal derselben konnte ich nicht verfolgen.

Die Blutlakunen sind die einzigen Höhlen, die im Kopfmesoderm überhaupt auftreten. Von einer Spaltung, wie eine solche im Rumpfmesoderm eintritt, konnte ich keine Spur beobachten. Es tritt also keine Spur von Coelom im Kopfmesoderm auf, und als Ersatz eines solchen kann man die Spaltung der Rüsselscheidenanlage resp. die Höhle der Rüsselscheide betrachten.

Etwas anders ist die Sache im Rumpfe. Hier bleibt das Mesoderm lange Zeit in Form einer Zellenlage bestehen; erst nachdem die beiden Scheibenpaare zusammengeflossen, treten im Rumpfmesoderm wichtige Vorgänge auf. Im Stadium Fig. 20 spaltet sich der vordere Theil desselben in zwei Blätter, von denen das innere (Fig. 20 *Splp*) die Oberfläche des Darmkanals, das äußere die Innenfläche des Ektoderms bedeckt (Fig. 20 *Sompl*). In Folge dessen erscheint im vorderen Theile des Rumpfes eine Höhle, die ihren Bauverhältnissen nach als Coelom betrachtet werden muss (Fig. 20 *Lsh*). In dem weiter folgenden Stadium (Fig. 22) bilden die das Coelom auskleidenden Zellen einige Fortsätze, durch welche sie sich mit einander verbinden und dadurch die ursprüngliche kontinuirliche Höhle in kleine Lücken zertheilen. Es tritt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

somit, anstatt einer einzigen Höhle, ein System kleinerer lückenförmiger Höhlen auf, und die beiden ursprünglichen Schichten verwandeln sich in eine Art Parenchym.

Die Muskeln kommen erst im allerspätesten von mir betrachteten Stadium zum Vorschein und zwar habe ich in diesem Stadium sowohl longitudinale als auch transversale Muskelfibrillen angetroffen (Fig. 22, 22 *C*, *E*, *Mskl*, *Mskc*). Dieselben liegen dem Ektoderm dicht an und erscheinen an den oberflächlichen Längsschnitten als feine Fibrillen, deren mittlere Theile ausgebuchtet sind und je einen Kern enthalten.

Rüssel und Rüsselscheide. Jetzt kann man kaum noch zweifeln, dass an der Entwicklung des Rüssels zwei verschiedene Bildungen, nämlich Ektoderm und Mesoderm, sich betheiligen. Aus dem ersteren werden die epithelialen, aus dem letzteren die muskulösen Bestandtheile des Rüssels und der Rüsselscheide gebildet. Die Verschiedenheit der Ansichten bezieht sich nur auf die Frage: in welcher Weise sind die beiden Theile des Rüssels angelegt. In Bezug auf die Bildung des epithelialen Theiles hat Metschnikoff für Pilidium gezeigt, dass derselbe in Form einer Einstülpung der verschmolzenen vorderen Scheiben angelegt wird. Ich kann diese Angabe Metschnikoff's in Betreff des Pilidium vollkommen bestätigen; bei Monopora konnte ich ebenfalls eine ähnliche Entstehung konstatiren, mit dem geringen Unterschiede aber, dass bei dieser Nemertine die Anlage des Rüssels anstatt in Form einer Einstülpung aufzutreten, eine zapfenförmige Verdickung des Ektoderms darstellt. Zu demselben Resultate ist auch Barrois bei Lineus obscurus gekommen, während Hubrecht das Rüsselepithel aus einer besonderen Platte des primitiven Epiblasts ableitet, welche sich von der äußeren Haut delaminirt und späterhin mit den vorderen Scheiben verschmilzt.

Weniger übereinstimmend sind die Angaben über die Entwicklung der Muskelschicht des Rüssels und der Rüsselscheide. Meine Angaben über die Entwicklung derselben bei Monopora weichen von denjenigen Hubrecht's an Lineus obscurus in vielen Punkten ab. Ich habe gezeigt, dass die Rüsselscheide wie die Mesodermschicht bei dieser Nemertine in Form einer kleinen Anhäufung der Mesodermzellen angelegt erscheinen. Dieselbe spaltet sich in zwei Schichten, von denen die proximale sich der Ektodermeinstülpung anschließt und in die Muskelschicht des Rüssels sich verwandelt, während die distale sich in Form eines Schlauches nach rückwärts ausdehnt und die Anlage der Rüsselscheide darstellt; der Spalt des Mesodermhaufens geht unmittelbar in die Höhle der Rüsselscheide über. Daraus habe ich einige Folgerungen über die Morphologie des Nemertinenrüssels abgeleitet,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf welche ich weiterhin zurückkomme. Zu einem gänzlich abweichenden Resultate gelangt Hubrecht bei seinen Untersuchungen an Lineus obscurus. Er giebt namentlich an, dass Muskelschicht und Wand der Rüsselscheide aus mesoblastischen Wanderzellen sich bilden. Zunächst bildet sich daraus an der Oberfläche der epithelialen Rüsselanlage eine Zellenschicht, die in Muskulatur des Rüssels sich verwandelt und vor der Ausbildung der Rüsselscheide an der Muskulatur der Körperwandung sich festheftet. Die Rüsselscheide soll sich hier gleichfalls aus Wanderzellen bilden, so dass die Höhlung derselben eine direkte Fortsetzung des Blastocoels darstellt und von Hubrecht als Archicoel bezeichnet wird. Die Verschiedenheit unserer beiden Ergebnisse beschränkt sich nicht nur auf die Unterschiede der Beobachtungen, sondern führt auch zu verschiedenartigsten Auffassungen der Morphologie des Rüssels. Gilt uns einmal die Rüsselscheide als Delamination des ursprünglich kompakten Mesodermhaufens, so müssen wir die Rüsselscheidenhöhle als dem Coelom homolog betrachten; bekennen wir uns zu der von Hubrecht angegebenen Entstehungsweise der Rüsselscheide, so ist die Höhle als ein Theil des Blastocoel (Archicoel) zu bezeichnen.

Meine gegenwärtigen Untersuchungen über die Bildung des Rüssels beim Pilidium führen mich zur neuen Bestätigung meiner früheren Angaben und sind in dieser Beziehung um so mehr entscheidend, als beim Pilidium diese Entstehungsart der Rüsselscheide, in Folge gewisser Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues dieser Larve, viel deutlicher und schärfer hervortreten als es bei Monopora der Fall ist.

Wir haben früher erwähnt, dass die erste Anlage der Rüsselscheide als ein Haufen von Mesodermzellen an der Spitze der Rüsseleinstülpung zum Vorschein kommt. Derselbe wurde in den allerjüngsten von mir beobachteten Stadien gespalten und stellt ein kleines Bläschen dar (Fig. 18), dessen proximale Wand (*Rsm*) aus kubischen Zellen besteht, der epithelialen Einstülpung anliegt und in das Kopfmesoderm unmittelbar übergeht, dessen distale Wand (Fig. 18 *Rsch*) aber aus einer Anzahl kleiner abgeplatteter und mit Fortsätzen versehener Zellen zusammengesetzt ist. Die letztere ist kuppelförmig und enthält in jedem Schnitte gewöhnlich ungefähr drei Zellen, welche noch am meisten die Form von Mesenchymzellen beibehalten und durch ihre Fortsätze mit letzteren in Zusammenhang stehen.

Im folgenden Stadium wachsen die eben angedeuteten Anlagen des Rüssels und der Rüsselscheide nach hinten immer fort (Fig. 19). Die epitheliale Schicht des Rüssels erscheint in Form eines verlängerten blindgeschlossenen Sackes (*Rsep*), der sich oberwärts resp. nach der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rückenseite krümmt. Sie ist aus einer einzigen Lage kubischer oder cylindrischer Zellen zusammengesetzt. Der mesodermale Theil des Rüssels — die Muskelschicht nebst der Rüsselscheide — erscheint in Form einer doppelwandigen Kappe, die den größten Theil der Epithelschicht umgreift. Die Bedeutung beider Schichten dieses Theiles ist in dem in Rede stehenden Stadium schon scharf ausgeprägt und wurde bereits früher hervorgehoben.

Sind die eben beschriebenen Theile des Rüssels differenzirt, so besteht die weitere Entwicklung desselben in einem fortwährenden Wachsthum, wobei der Rüssel gegen die Rückenseite des Körpers sich richtet und mancherlei Krümmungen und Biegungen annimmt (Fig. 20 *A*, 21 *A—C*). Dem zufolge wird niemals ein Schnitt den ganzen Rüssel, sondern nur größere oder kleinere Stücke desselben treffen.

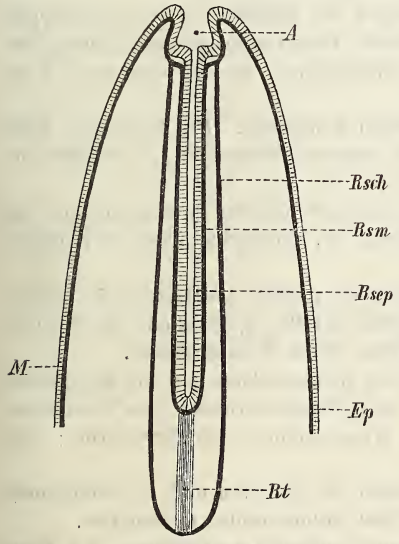
Die hier mitgetheilten Thatsachen können eine vollständige Übereinstimmung der Entwicklung des Rüssels bei Pilidium und Monopora beweisen. Andererseits stehen meine Ergebnisse — wie oben bemerkt — mit denjenigen Hubrecht's in vollkommenem Widerspruche, welche aufzuklären weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete beschieden sein möge. Hier will ich nur bemerken, dass die Gründe, auf welchen Hubrecht's Ansichten beruhen, sowohl wie seine Beobachtungen, für mich nicht gerade von allzu zwingender Beweiskraft sind. Denn in der That, wie lässt sich auf eine oder die andere Entwicklungsart des Rüssels schließen, wenn man so weit von einander stehende Entwicklungsstadien, wie die von Hubrecht auf Fig. 58, 59, 72—81 dargestellten anführt. Auf Fig. 58, 59 ist die mesodermale Anlage des Rüssels und der Rüsselscheide noch gar nicht differenzirt, während in der Schnittserie Fig. 72—81 bereits ein sehr weit fortgeschrittener und vollkommen ausgebildeter Rüssel vorhanden ist. Eine große Lücke, die zwischen beiden Stadien besteht, bemüht sich Hubrecht durch die auf Fig. 98, 101, 102, 103 dargestellten Schemata auszufüllen, ein Versuch, der zum mindesten sehr wenig beweisend ist. Berücksichtigt man noch obendrein, wie dünn die Zellenlage der Rüsselscheide selbst in den verhältnismäßig weit vorgeschrittenen Stadien ist, so liegt die Möglichkeit nahe, dass Hubrecht eine Rückenwand der Rüsselscheide übersehen hat und damit zu den eben erörterten Schlüssen kam.

Wenn ich durch meine gegenwärtigen Untersuchungen zur Bestätigung meiner früheren Angaben über die Entwicklung des Rüssels gekommen bin, so kann ich daraus schließen, dass diese Entwicklungsart den meisten Nemertinen, — wenigstens denjenigen mit direkter Entwicklung und Metamorphose — mit dem Pilidiumstadium ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

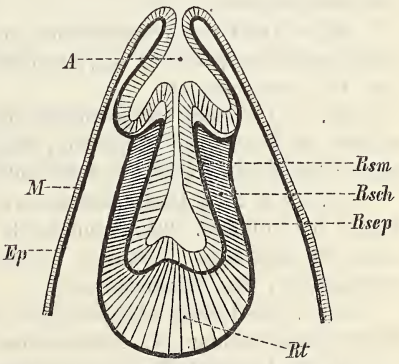
mein ist. Dadurch werden meine Folgerungen über die Deutung dieses Organes nur weiter bekräftigt. In meiner Arbeit über die Entwicklung der Monopora versuchte ich den Nemertinenrüssel aus der Rüsselform der Turbellarien abzuleiten. Ich habe daran gezeigt, dass das Epithel des Rüssels bei diesen beiden Thiergruppen vollständig homolog ist, dass die Rüsselscheide der Nemertinen ihr Homologon in der äußeren Lamelle des Muskelsackes des Turbellarienrüssels findet. Wie weit diese Homologie begründet ist, ersehe man aus den zwei hier angeführten Schemata, welche einen Nemertinenrüssel und den Rüssel einer Turbellarie darstellen.

1.



Schema eines Nemertinenrüssels. *A*, Vorraum des Rüssels; *Rsep*, Rüsselepithel; *Rsm*, Muskelschicht des Rüssels; *Rsch*, Rüsselscheide; *Rt*, Retraktor; *Ep*, Epidermis; *M*, Muskelschicht des Leibes.

2.



Schema eines Turbellarienrüssels (Macrorhynchus croceus Graff) (Kopie aus L. Graff's Monographie der Turbellarien, Taf. X, Fig. 12). *A*, Vorraum des Rüssels; *Rsm*, innere Lamelle der Muscularis des Rüssels; *Rsch*, äußere Lamelle der Muscularis des Rüssels; *Rt*, Radiärfasern des Muskelzapfens (Muskelsack); *E*, Epidermis; *M*, Muskelschicht des Leibes.

Odessa, 1/13. Februar 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII und XIX.

Fig. 1. Schema eines Pilidium, um die Vertheilung der Muskeln und Nerven zu zeigen. *Ws*, Wimperschopf; *Wgr*, Wimpergrube; *N*, Nervenbündel; *MsK*, Muskelbündel; *Um*, Umbrella; *Sum*, Subumbrella; *Mlt*, Lateralmuskeln; *Nr*, Nervenring; *Oest*, Ösophagealausstülpung; *D*, Darm; *Oes*, Ösophagus; *G*, ganglionäre Anschwellung des Nervenringes; *M*, Mund; *Wsch*, Wimperschnur; *Msnch*, Mesenchymzellen.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Scheitelgrube. *Ep*, Epidermis; *Msn*, Mesenchymzelle; *Schgz*, Zellen der Scheitelgrube; *Wp*, Wimpern; *Fb*, Nervenfibrillen.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Rand der Scheitelgrube; *Schgz*, Zellen der Scheitelgrube; *Fb*, Nervenfibrillen; *Mfb*, Muskelfibrillen.

Fig. 4. Theil eines Längsschnittes durch die Ansatzstelle der Seitenlappen. *Ksch*, hintere Scheibe; *Rms*, Rumpfmesoderm; *Oest*, Ösophagealausstülpung; *Sbu*, Subumbrella; *Mst*, laterale Muskeln; *N*, Nervenring; *Nz*, Nervenzellen; *Wsch*, Wimperschnur.

Fig. 5. Längsschnitt durch den vorderen Randwulst. *Um*, Umbrella; *Rwst*, Randwulstzellen; *Sum*, Subumbrella; *Mfb*, Muskelfibrillen; *Nfb*, Nervenfibrillen; *Wz*, Wimperzellen.

Fig. 6. Theil der Wimperschnur mit eingeschlossenem Nervenring aus den Seitenlappen des Pilidium. *Nz*, Nervenzellen; *Nr*, Nervenring; *Nfb*, Nervenfibrillen; *Wz*, Wimperzellen.

Fig. 7. Theil des Längsschnittes durch die vordere Ansatzstelle der Seitenlappen. *M*, Mund; *Oes*, Ösophagus; *Sbu*, Subumbrella; *g*, Ganglion; *Nz*, Nervenzellen; *Slp*, Seitenlappen; *Nf*, Nervenfibrillen; *Wsch*, Wimperschnur.

Fig. 8, 8*A*. Zwei Längsschnitte durch die Wimperschnur und die anliegenden Theile des Pilidium. *Sbu*, Subumbrella; *MsK*, Muskelfibrillen; *Grm*, Grenzmembran der gelatinösen Substanz; *Wschn*, Wimperschnur; *Nr*, Nervenring; *Stlp*, Seitenlappen; *Msz*, Mesenchymzelle.

Fig. 9. Theil eines Längsschnittes durch das Ganglion und die anliegenden Theile eines Pilidium. *Nz*, Nervenzellen; *Sbu*, Subumbrella; *G*, Ganglion.

Fig. 10. Längsschnitt durch den hinteren Randwulst des Pilidium. *Wz*, Wimperzellen; *Hrw*, hinterer Randwulst.

Fig. 11. Zupfpräparat eines Theiles der Wimperschnur. *Wz*, Wimperzellen; *Nz*, Nervenzellen; *Nfb*, Nervenfibrillen; *x*, Muskelansätze der Randwulstzellen.

Fig. 12. Theil eines Längsschnittes der Wimperschnur, um die Verbindung der Nervenzellen (*Nz*) mit den Wimperzellen (*Wz*) zu zeigen. *Wzf*, Wimperzellenfortsätze.

Fig. 13. Theil eines Längsschnittes durch die Subumbrella und Wimperring, um die Vertheilung der Muskelfibrillen (*Mskf*) zu zeigen. *Wsch*, Wimperschnur; *Sbu*, Subumbrella.

Fig. 14, 14*A*. Oberflächenansicht der Darmwand. *Dnz*, Nervenzellen (?) des Darmes.

Fig. 15. Längsschnitt durch einen Theil der Darmwand. *Dnz*, Nervenzellen (?) des Darmes; *Dz*, Epithelzellen der Darmwand.

Fig. 16. Oberflächlicher Schnitt durch die Darmwand, um die Hülsen der Darmzellen (*Hd*) zu zeigen. *Dz*, Darmzellen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 17. Längsschnitt durch die Mitte eines Pilidium. *Vdsch*, vordere Scheibe; *Htsch*, hintere Scheibe; *Oest*, Ösophagealausstülpung; *M*, Mund; *Mes*, Mesenchymzellen; *Ltm*, laterale Muskeln; *D*, Darm.

Fig. 18—18 *K*. Serie der Längsschnitte durch die Nemertinenanlage aus dem Stadium Fig. 24. *Ec*, Ektoderm; *Rsep*, Rüsseleinstülpung; *Am*, Amnion; *Kms*, Kopfmesoderm; *Rsch*, Anlage der Rüsselscheide; *Rsm*, Anlage der Muskelschicht des Rüssels; *Psal*, Anlage der Punktsubstanz; *Rfms*, Rumpfmesoderm; *Hsch*, hintere Scheibe; *Vdsch*, vordere Scheibe; *M*, Muskel; *Stog*, Seitenorgan; *Sogh*, Höhle des Seitenorganes; *Ssp*, Seitenspalt.

Fig. 19—19 *F*. Serie der Längsschnitte durch ein weiteres Stadium als das der Fig. 18. *Blp*, Bauchlappen des Gehirns; *Rlp*, Rückenlappen des Gehirns; *Ltn*, Lateralnerv. Die übrigen Buchstaben wie auf Fig. 18.

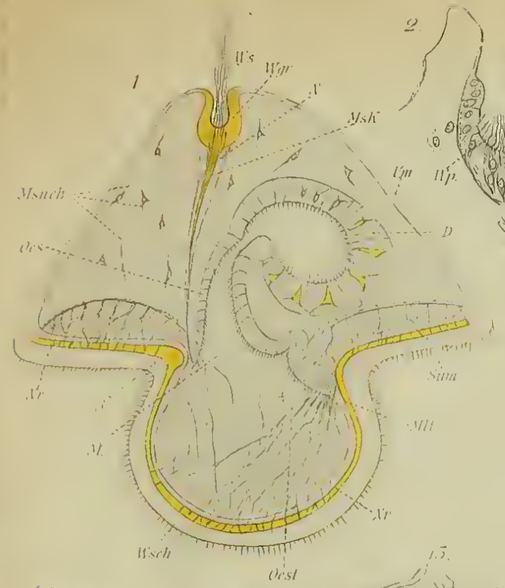
Fig. 20, 20 *A*. Zwei Längsschnitte durch die Nemertinenanlage aus dem Stadium Fig. 25. *Rep*, Rüsselepithel; *Dnz*, Nervenzellen des Darmes; *Splp*, Splanchnopleura; *Somtpl*, Somatopleura; *Lsh*, Leibeshöhle; *Gz*, Zellen des Kopfganglions. Übrige Buchstaben wie auf Fig. 18 und 19.

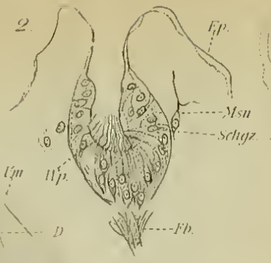
Fig. 21—21 *F*. Serie der Längsschnitte aus einer etwas weiter entwickelten Nemertinenanlage als auf der Fig. 20. *Bcom*, Bauchkommissur; *Bf*, Fortsatz der Bauchlappen zum Seitenorgan; *Hyp*, Hypodermis (Haut); *Hdr*, Hautdrüsen. Übrige Buchstaben wie auf Fig. 18 und 19.

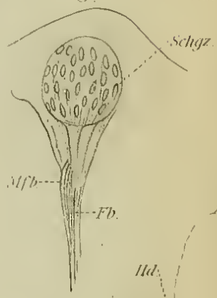
Fig. 22—22 *D*. Serie der Längsschnitte durch eine Nemertine aus dem Stadium Fig. 26. *Rs*, Rüssel; *Msk*, Muskeln; *H*, Haut; *Ssp*, Seitenspalte; *Mskl*, longitudinale Muskelfibrillen; *Mskc*, cirkuläre Muskelfibrillen; *Blsn*, Blutlakunen. Übrige Buchstaben wie auf Fig. 18 und 19.

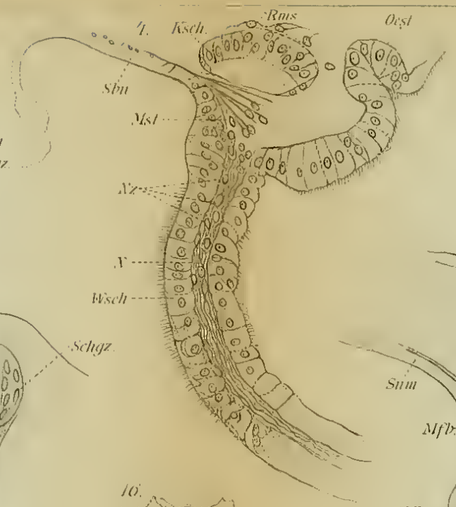
Fig. 23—26. Schemata der verschiedenen Entwicklungsstadien der Nemertine von oben resp. von der Rückenseite dargestellt. *Gan*, Ganglionanlage; *Bcom*, Bauchkommissur; *R*, Rückenplatte der vorderen Scheiben. Übrige Buchstaben wie auf Fig. 18 und 19.

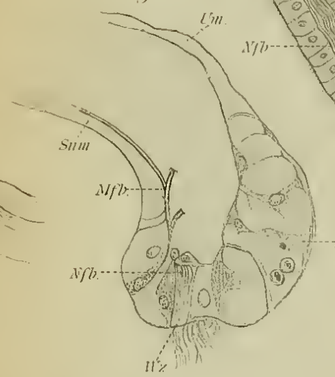
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

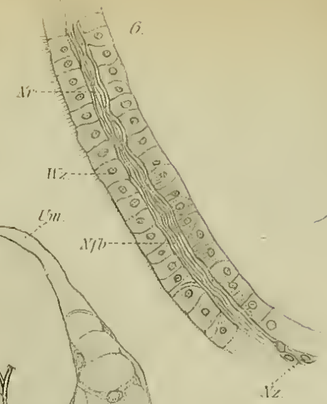


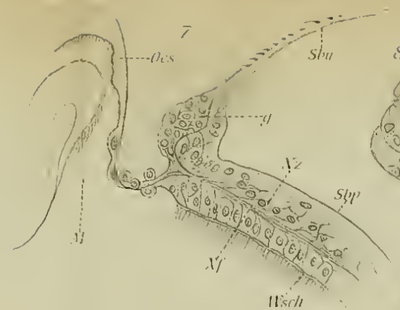


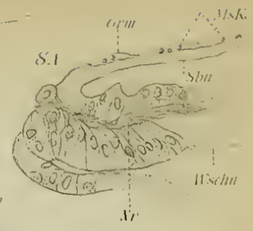


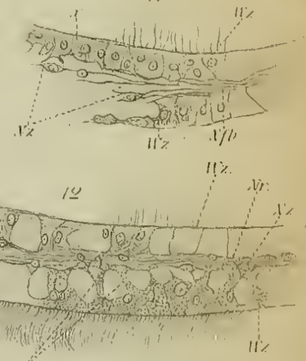


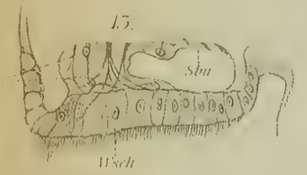


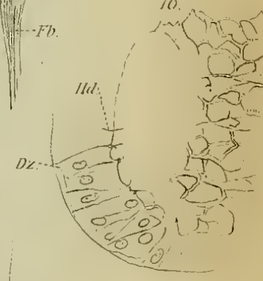


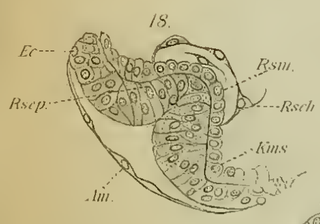


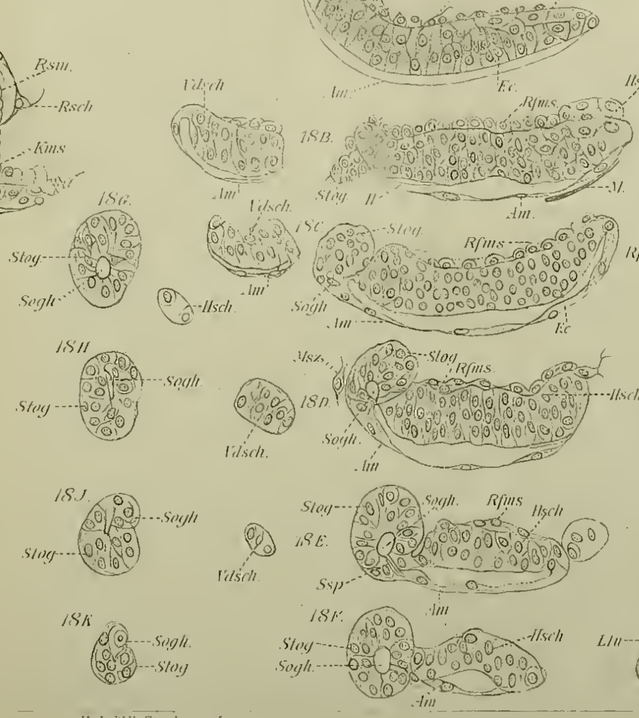


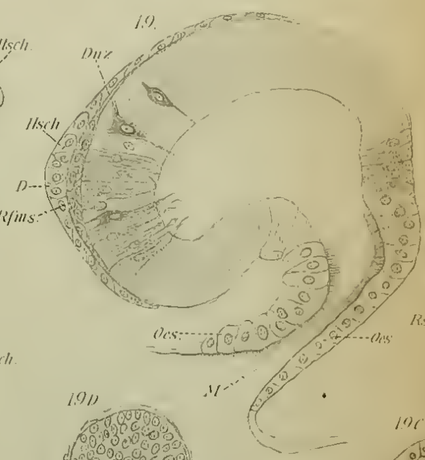


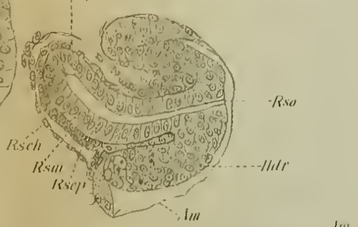


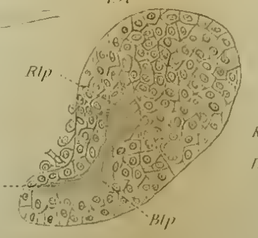










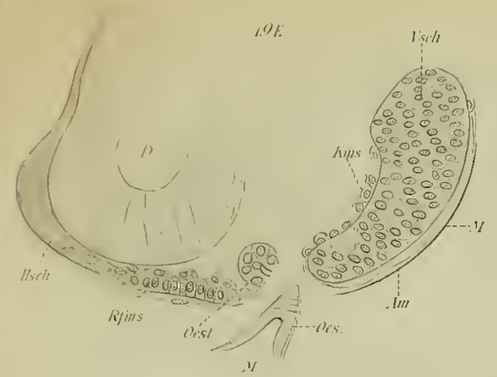


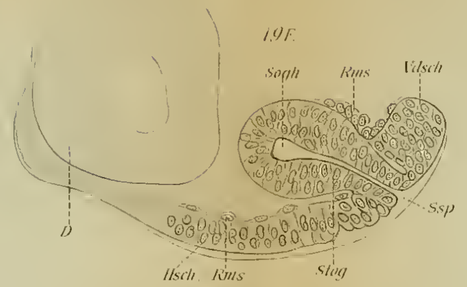
Verl. v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

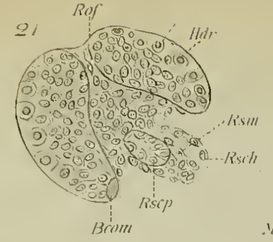
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

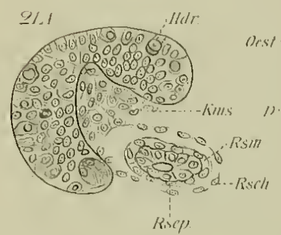
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

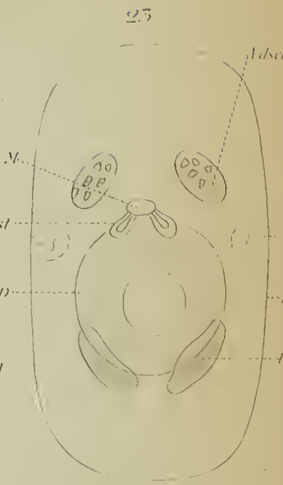
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

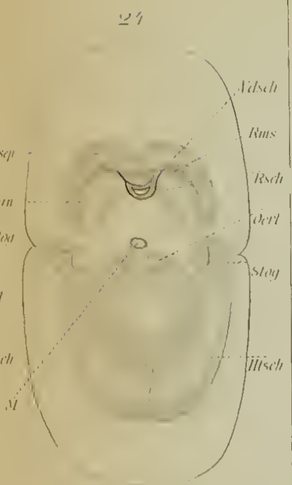


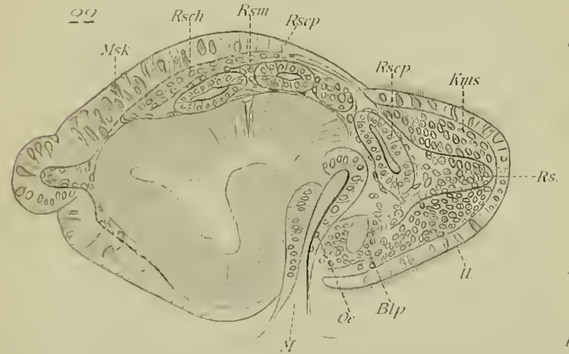


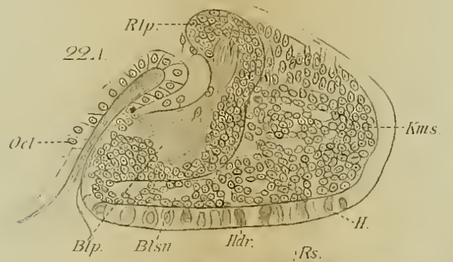


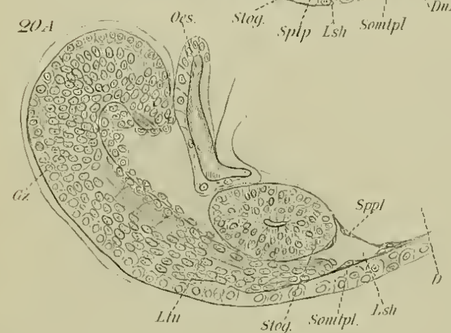


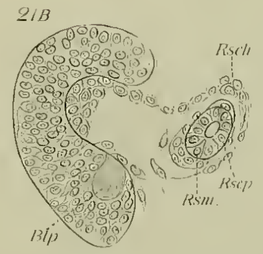


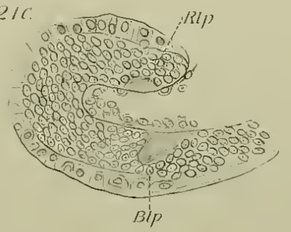


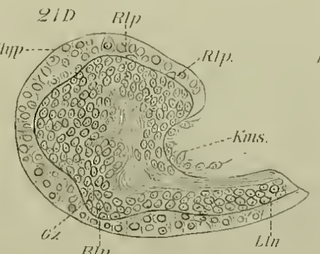


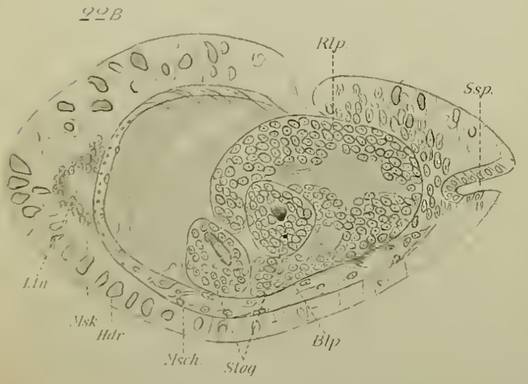


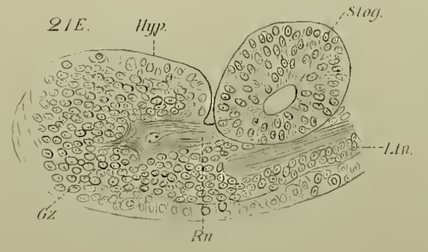


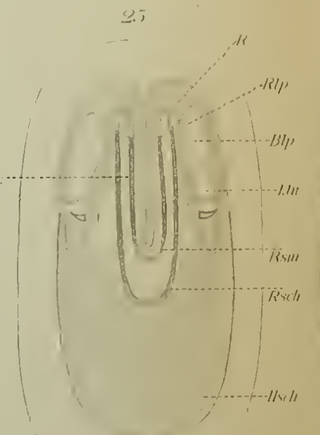


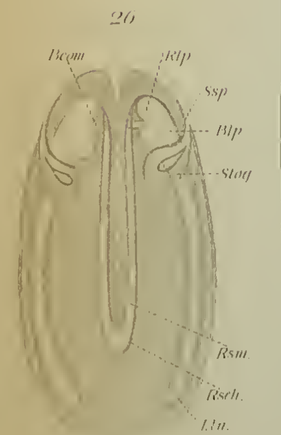












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1885-1886

Band/Volume: 43

Autor(en)/Author(s): Salensky Wladimir

Artikel/Article: Bau und Metamorphose des Pilidium. 481-511