

Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien.

Von

G. Tessin (Rostock).

Mit Tafel XIX und XX.

Die Rotatorien sind wegen ihres häufigen Vorkommens im Süßwasser, so wie wegen gewisser biologischer Besonderheiten schon sehr oft Gegenstand der Untersuchung gewesen. Die Litteratur derselben ist daher ziemlich umfangreich, bezieht sich jedoch fast ausschließlich auf den anatomischen Bau, die Biologie und die Systematik dieser Thiere. Was aber die Entwicklungsgeschichte derselben betrifft, so liegen darüber bis jetzt sehr wenige und nur sehr lückenhafte Untersuchungen vor. Außer einigen gelegentlichen Notizen von LEYDIG (8 und 9), WEISSE (15), ECKSTEIN (2) und ZACHARIAS (16) ist als ausführlichere Arbeit dieser Art die von SALENSKY (13) über die Entwicklung von *Brachionus urceolaris* zu erwähnen. Es sind jedoch noch manche sehr wichtige Fragen durch diese Arbeit unbeantwortet geblieben; auch werden wir im Laufe dieser Darstellung sehen, dass sie viele unrichtige Angaben enthält. Da also eine genauere Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Rädertiere aus verschiedenen Gründen, besonders aber wegen ihrer immer noch sehr zweifelhaften systematischen Stellung, sehr wünschenswerth war, so habe ich mich eingehender, als es bisher geschehen, mit diesem Gegenstande beschäftigt. Leider war es mir aber auch nicht möglich, in einigen nicht unwesentlichen Punkten zu der wünschenswerthen Klarheit zu gelangen.

Wenn entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen überhaupt große Schwierigkeiten bieten, so ist solches in besonders hohem Grade der Fall bei den Rotatorien. Es hat dies hier namentlich darin seinen Grund, dass die Eier außerordentlich klein sind, und es darum auch schwer hält, von ihnen brauchbare Schnitte zu bekommen. Die Unter-

suchungen am lebenden Objekt allein können nicht zu einem befriedigenden Resultat führen, weil die Umbildungen, welche sich auf späteren Entwicklungsstufen im Inneren des Keimes abspielen, wegen der Undurchsichtigkeit der Eimasse nicht wahrzunehmen sind. Nach vielen vergeblichen Versuchen ist es mir gelungen, brauchbare Schnitte von *Brachionus*-Eiern zu erhalten. Es scheint mir nicht unwichtig, die Methode, welche, wenn auch nicht immer, so doch in der Regel zum Ziele führte, hier kurz anzugeben: Als ein geeignetes Abtötungsmittel habe ich die Chromessigsäure erkannt, sie dringt schnell ein und bewirkt auch keine Schrumpfung. Bei Anwendung von Pikrinschwefelsäure erfolgte augenblicklich eine so starke Schrumpfung, dass jede Struktur verloren ging, während das Sublimat überhaupt nicht die Eihaut durchdrang. Das Härten der mit Chromessigsäure abgetöteten Objekte musste mit der größten Vorsicht vorgenommen werden, weil sonst sehr leicht eine totale Schrumpfung eintrat. Eine geringe Zusammenziehung war auch bei ganz allmählichem Überführen aus schwachem in starken Alkohol nicht zu verhindern, sie war dann jedoch eine gleichmäßige und weiter von keinem störenden Einfluss. Das Färben der gehärteten Objekte gelang mir nur mit Hämatoxylin, da die Karminfarben nicht durch die Eihaut hindurchdrangen. Als Aufhellungsmittel habe ich mit gutem Erfolg Kreosot angewandt. Ganz besondere Schwierigkeiten bot aber das Einbetten in Paraffin, indem entweder das Paraffin überhaupt nicht eindrang, oder, wenn es etwas zu heiß geworden war, eine Schrumpfung bewirkte. Bei aller Vorsicht beim Einschmelzen, welches ich auf alle mögliche Weise versuchte, konnte ich es nicht dahin bringen, dass es mir immer gelang, und ich musste es als ein besonderes Glück betrachten, wenn das eine oder das andere Ei gut eingebettet war. Die Schnitte wurden mit dem großen JUNG'schen Mikrotom in 1/200 mm Dicke ausgeführt. Ist die Zahl der brauchbaren Schnitte, die ich auf diese Weise erhalten habe, auch nur eine relativ geringe, so habe ich an ihnen doch wichtige Beobachtungen gemacht, die mir am lebenden Ei entgangen wären, wie sie auch SALENSKY entgangen sind, der die Entwicklung nur an lebenden Objekten studirt hat. Andere Schnitte waren mir in so fern von Werth, als sie das bestätigten, was ich am lebenden Objekt beobachtet hatte.

Meine Untersuchungen beziehen sich namentlich auf die Eier von *Eosphora digitata* Ebg., deren verschiedene Entwicklungsstadien ich in Fig. 44—37 dargestellt habe. Jedoch habe ich auch andere Formen nicht ganz außer Acht gelassen und namentlich an den Eiern von *Brachionus urceolaris* Ebg., *Euchlanis dilatata* Ebg., *Salpina mucronata* Ebg. und *Rotifer vulgaris* Ebg. konstatiren können, dass ihre Entwicklung

genau in derselben Weise verläuft, wie diejenige der Eier von *Eosphora digitata*. Da hierunter sich aber Repräsentanten der verschiedensten Gattungen befinden, so glaube ich annehmen zu können, dass die Beobachtungen, die ich an den sich entwickelnden Eiern von *Eosphora digitata* gemacht habe, ganz allgemeine Gültigkeit besitzen für alle Rotatorien.

Der eigentlichen Entwicklungsgeschichte werde ich ein Kapitel über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates, die Bildung und die Reifung der Eier bei den Rotatorien voranschicken. Es sind dies zum Theil Untersuchungen, die ich in dem hiesigen zoologischen Institut schon im Sommer 1884 angestellt, aber bis jetzt noch nicht veröffentlicht habe. Unterdessen ist eine Arbeit von PLATE (11) erschienen, in welcher im Allgemeinen dieselben Beobachtungen über die Eibildung bei unseren Thieren mitgetheilt werden. Die betreffenden Untersuchungen wurden aber durchaus unabhängig von einander angestellt.

Bevor ich aber dazu übergehe, die Resultate meiner Untersuchungen im Speciellen mitzuthemen, sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. GOETTE, für das Interesse, welches er jederzeit für meine Arbeit hegte, so wie für seine gütige Unterweisung an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

1. Einiges über den weiblichen Geschlechtsapparat, die Bildung und die Reifung des Eies.

Eine meiner ersten Entdeckungen, die ich im Sommer 1884 bei meinen Untersuchungen über den anatomischen Bau der Räderthiere machte, betraf das Ovarium und belehrte mich, dass die Eibildung bei diesen Thieren in durchaus anderer Weise erfolgte, als wie sie bis dahin immer geschildert worden war. Man beschrieb das Ovarium als einen unpaaren, in die Kloake ausmündenden Sack, der in seinem feinkörnigen, blassgrauen Inhalt eine Anzahl großer, von einem hellen Hof umgebener Kerne enthalte. Die Eibildung sollte nun in der Weise vor sich gehen, dass sich um den dem Ausführungsgang zunächst gelegenen Kern herum die körnige Masse als Dotter anhäufe, und das Ganze sich mit einer feinen Membran umgebe. Ungeachtet dessen, dass in dem eben angelegten Ei der Kern außerordentlich viel kleiner ist als die Kerne des sogenannten Ovariums, so wurden doch beide immer für identisch gehalten. Nach PLATE'S und meinen eigenen Untersuchungen verhält die Sache sich nun durchaus anders. Das große, sackförmige Gebilde, welches bisher immer als Ovarium beschrieben wurde, hat gar kein Anrecht auf diese Bezeichnung, wohl aber ein kleiner Haufe von Kernen, der dem großen Sack äußerlich angelagert ist (Fig. 1—3).

Man erkennt denselben meist schon am lebenden Thier, sehr leicht aber ist er durch Tinktionsmittel zur Anschauung zu bringen. Dieses eigentliche Ovarium oder »Keimfach« liegt stets an der rechten und vorderen Seite des früher schlechthin als Ovarium bezeichneten Gebildes und besteht aus zahlreichen, in wenig protoplasmatischer Grundsubstanz eingebetteten Kernen, welche vom vorderen nach dem hinteren Ende zu allmählich an Größe zunehmen. Eine Eianlage entsteht dadurch, dass der am weitesten nach hinten gelegene Kern sich mit etwas mehr Dottermasse umgiebt und eine dünne Membran erhält. Die Kerne des Keimfaches werden also zu den späteren Eikernen. Ein in Bildung begriffenes Ei liegt stets sehr dicht und fest dem großen, mehrfach erwähnten, sackförmigen Gebilde an, dessen Gestalt aber nicht bei allen Formen die gleiche ist. Meistens ist es jedoch ein unpaarer Sack, der je nach der Gestalt des Körpers mehr gestreckt oder mehr kugelig sich darstellt. Bei einigen Formen, z. B. *Brachionus*, liegt er quer in der Leibeshöhle und zeigt dann meist in der Mitte eine Verengung und damit eine Sonderung in zwei Hälften. Bei *Pterodina* nimmt er eine vollkommen hufeisenförmige Gestalt an, während er bei den *Philodinae* sogar paarig vorhanden ist. Er ist sammt dem Keimfach von einer dünnen, nur schwer wahrnehmbaren Membran umgeben, welche einen in die Kloake ausmündenden Schlauch darstellt. Sein blassgrauer Inhalt besteht aus einer feinkörnigen, protoplasmatischen Masse, in der man an verschiedenen Stellen etwas gröbere Körner angehäuft findet. Was nun die in dieser Grundmasse eingebetteten Kerne anbetrifft, so ist ihre Zahl mit wenigen Ausnahmen eine durchaus konstante. Überall sind sie in der Achtzahl vorhanden, abweichend von dieser Regel verhalten sich nur die festsitzenden *Tubicularinae*, die *Philodinae* und *Pterodina*, bei welchen ich eine größere Zahl von Kernen konstatiren konnte. Ich wundere mich, dass diese Konstanz in der Zahl der betreffenden Kerne von PLATE nicht bemerkt wurde. In der Größe der einzelnen Kerne ist, namentlich bei *Brachionus*, ein sofort in die Augen fallender Unterschied wahrzunehmen derart, dass die kleinsten dem Keimfach zunächst liegen und umgekehrt (Fig. 4—3). Was die histiologische Beschaffenheit der Kerne betrifft, so bestehen sie aus einer hellen, von Kernsaft erfüllten, äußeren Zone, dem Nucleus, und einer soliden Innenmasse, dem Nucleolus. Letzterer ist verhältnismäßig groß und erscheint am lebenden Thier hell, opalisirend, mehr oder weniger homogen. Durch Tinktionsmittel wird er sehr intensiv gefärbt und lässt dann in seinem Inneren Kernvacuolen erkennen. Die Gestalt des Nucleolus bedingt auch diejenige des Nucleus. Meist ist dieselbe kugelig oder eiförmig, sehr eigenthüm-

lich und wechselnd aber in der Gattung *Eosphora*. Hier erscheint der Nucleolus tief eingeschnürt, gespalten oder gelappt, zuweilen ist er sogar in zwei vollständig getrennte Nucleoli zerfallen (Fig. 4). PLATE lässt die Frage unentschieden, ob eine Theilung dieser Kerne stattfindet oder nicht. Nach meinen Beobachtungen muss ich diese Frage durchaus verneinen. Schon die Beständigkeit in der Zahl der Kerne lässt darauf schließen, dass eine Theilung derselben nicht stattfindet; auch habe ich weder am lebenden Objekt, noch an meinen zahlreichen Präparaten und Schnitten jemals etwas dergleichen beobachten können.

Nachdem wir uns so über das Äußere und die histiologische Beschaffenheit des früher als Ovarium bezeichneten Gebildes genauer informirt haben, fragt es sich nun, welche Funktion wir demselben zuschreiben sollen, da wir als das eigentliche Ovarium eine andere Bildung ganz unzweifelhaft erkannt haben. PLATE bezeichnet das in Rede stehende Gebilde als »Dottersack«, indem er annimmt, dass die Molekülchen desselben in das in Bildung begriffene, dem »Dottersack« dicht anliegende Ei auf endosmotischem Wege übertreten und auf diese Weise die Dottermasse desselben bilden. Er führt zur Begründung dieser seiner Ansicht an, dass die Partikelchen des »Dottersackes« sich an der Stelle anhäufen, wo demselben ein Ei anliegt, so dass also dieses Ei auf die Dotterpartikelchen eine anziehende Kraft auszuüben scheine. Ich kann diese Angabe nicht bestätigen, weil ich nie etwas Derartiges beobachtet habe. Jedenfalls findet aber eine Anhäufung der Dotterkörnchen an der Stelle, wo dem »Dottersack« ein Ei anliegt, nicht in dem Maße statt, wie sie von PLATE in seinen Fig. 20 und 29 gezeichnet wird, denn dann wäre sie sicher nicht meiner Aufmerksamkeit entgangen. Keineswegs aber stimme ich PLATE darin bei, dass bereits LEYDIG diese Erscheinung wahrgenommen habe. Wenn letztgenannter Forscher anführt, dass bei verschiedenen Arten eine Partie des Eierstockes fast ausschließlich Dotter enthalte und dadurch ein trübes Aussehen gewinne, während die andere Seite die Keimbläschen enthalte, so glaube ich, nach den betreffenden Zeichnungen zu urtheilen, mit Bestimmtheit annehmen zu können, dass die dunkle, keine Keimbläschen enthaltende Partie des Eierstockes weiter nichts ist als eine Eianlage. Die Zeichnung von *Pterodina* (8, Fig. 9) lässt mir solches als ganz unzweifelhaft erscheinen.

Mag nun die Dotterbildung durch Diffusion, wie es von PLATE angenommen wird, oder durch Einwanderung der Dotterkörnchen stattfinden, so steht doch jedenfalls so viel fest, dass der große Sack mit den typischen acht Kernen in engster Beziehung zu der Eibildung steht und deshalb als eine Art Nahrungsmaterial aufzufassen ist. Ich bin

darum auch nicht abgeneigt, die von PLATE vorgeschlagene Bezeichnung als »Dottersack« gelten zu lassen. Wir können dieses Gebilde wohl vergleichen mit den Nährzellen der Insekten, wenn gleich zwischen beiden Bildungen der wesentliche Unterschied besteht, dass die Nährzellen mit wachsendem Ei verbraucht werden und verschwinden, während der Dottersack der Rotatorien, wenigstens so lange Eier erzeugt werden, immer dasselbe Volumen behält. Zu einer Zeit aber, wann keine Eier producirt werden, also im Spätherbst, ist das Volumen desselben außerordentlich reducirt, die acht Kerne sind alsdann nur von sehr wenig protoplasmatischer Grundsubstanz umgeben.

Da PLATE die verschiedensten Formen in Bezug auf den weiblichen Geschlechtsapparat untersucht und überall dieselben Verhältnisse angetroffen hat, so hält er sich zu der Annahme berechtigt, dass die Eibildung bei allen Rotatorien in der angegebenen Weise vor sich geht. Zweifelhaft erscheint ihm nur die Familie der Philodinaeen, bei welchen er stets vergebens nach einem besonderen Keimfach gesucht hat. Ich habe nun an *Rotifer vulgaris* in Betreff dieses Punktes eingehende Untersuchungen angestellt und gefunden, dass hier ebenfalls ein Keimfach vorhanden ist, welches aber nur aus einer geringen Anzahl (etwa sechs bis acht) ziemlich gleich großer Kerne besteht, die dem Dottersack äußerlich anliegen. Wie bereits erwähnt, ist in dieser Familie der Geschlechtsapparat paarig vorhanden und zwar beides, sowohl Keimfach als Dottersack. Letzterer enthält bei *Rotifer* je vier Kerne, so dass also für beide Dottersäcke zusammen auch wieder die typische Achtzahl herauskommt (Fig. 5).

Wir haben gesehen, wie eine Eianlage entsteht, und wie dieselbe, dem Dottersack eng angeschmiegt, allmählich an Größe zunimmt. Die Dottermasse des jungen Eies ist gleichmäßig feinkörnig (Fig. 6), wird aber, je mehr sich das Ei der Reife nähert, grobkörniger und ballt sich zu kleinen Klümpchen zusammen. Der Dotter des reifen Eies besitzt die eigenthümliche Beschaffenheit, wie es in Fig. 10 dargestellt ist. Eine mehr oder weniger feinkörnige Grundsubstanz enthält Ballen von Chromatinsubstanz und zahlreiche kleine Vacuolen.

Besonders aber interessirt uns bei der Reifung des Eies das Verhalten des Eikernes. Derselbe ist an jüngeren Eiern stets deutlich wahrnehmbar, je dichter und grobkörniger aber der Dotter wird, desto schwerer ist er zu entdecken. Er erscheint hell, bläschenförmig, mit einigen dunklen Granulationen im Inneren. Am lebenden Ei erkennt man von dem Schicksal des Eikernes wohl nie mehr, als dass derselbe, wenn sich das Ei seinem Reifestadium nähert, an die Peripherie rückt, undeutlich wird und endlich sich der Wahrnehmung ganz entzieht.

Wenn man aber Schnitte von Eiern, die sich auf dem Reifestadium befinden oder demselben nahe sind, untersucht, so ist man im Stande, daran folgende Beobachtungen in Betreff des Eikernes zu machen. Die Fig. 6—10 stellen Schnitte dar von den Eiern von *Eosphora digitata*, die sich auf verschiedenen Stadien der Reife befinden, von denen aber noch keines abgelegt ist, alle sind im Mutterthier geschnitten. Die beiden jüngeren Eier (Fig. 6 und 7) zeigen einen etwas länglichen scharf umgrenzten Eikern, der in seinem Inneren einige Kernkörperchen enthält. Entsprechend dem Wachsthum des ganzen Eies hat in Fig. 7 auch der Kern an Größe zugenommen. Fig. 8 zeigt uns ein Stadium, wo der Kern ganz an die Peripherie des Eies gerückt und die Membran des Kernes in Auflösung begriffen ist. Auf noch späterem Stadium (Fig. 9 und 10) hat sich der Eikern vollständig aufgelöst und stellt dann einen hellen, peripherisch gelegenen Fleck dar. Innerhalb desselben tritt, aus der Substanz des früheren Eikernes gebildet, eine Kernspindel auf, deren Strahlen immer mit der größten Deutlichkeit zu erkennen sind. Es ist wohl kaum ein Zweifel darüber möglich, dass wir es hier mit einer Bildung zu thun haben, wie sie ganz allgemein dem Austreten von Richtungs- oder Polbläschen vorangeht und für diesen Vorgang durchaus charakteristisch ist. Bisher hat man fast allgemein angenommen, dass bei den Rotatorien wie bei den Arthropoden keine Richtungsbläschen vorkämen, da man nie mit Sicherheit das Austreten derselben hat beobachten können. Indessen finden sich in der Litteratur doch vereinzelte Angaben, nach welchen auch in diesen beiden Thierklassen Polbläschen beobachtet, oder doch wenigstens vermuthet worden sind. FLEMMING (3) z. B. sieht an den Eiern von *Lacinularia socialis* das Keimbläschen an die Peripherie rücken, undeutlich werden und verschwinden, worauf sich an dieser Stelle der Peripherie eine kleine Einbuchtung zeigt. In der Tiefe der Einsenkung glaubt er ein Richtungsbläschen annehmen zu dürfen, obgleich er ein solches nicht bestimmt gesehen hat. BÜRSCHLI (4) hingegen hat bei den Eiern von Rotatorien nie eine Spur von einem Richtungsbläschen entdecken können, obwohl er besonders danach gesucht hat. Auch ich habe am lebenden Ei keine Richtungsbläschen wahrgenommen, muss jedoch bemerken, dass sie meiner Beobachtung entgangen sein können, weil ich meine Aufmerksamkeit nicht besonders darauf gerichtet habe. Als ich später, ange-regt durch meine Schnitte, mir gern über diesen Punkt Gewissheit verschafft hätte, stand mir kein lebendes Material zu Gebote. Indessen scheinen mir auch meine Schnitte allein klar genug zu beweisen, dass auch bei den Rotatorien Polbläschen gebildet werden. Wie sollten wir sonst die so deutliche Kernspindel uns erklären? Vielleicht verschwindet

nach seinem Austreten das Polbläschen sehr schnell, so dass es aus diesem Grunde bisher nicht beobachtet wurde. Ob nun nur ein Theil der Kernspindel als Polbläschen austritt und der zurückbleibende Rest sich in den später auftretenden Embryonalkern verwandelt, oder ob in mehreren Richtungsbläschen nach und nach die gesammte Kernspindel austritt, wie solches durch BÜRSCHLI von den Eiern verschiedener Würmer behauptet wird, muss ich unentschieden lassen. Thatsache ist, dass nach der Ablage des Eies von einem Kern in demselben nichts wahrzunehmen ist. Dessgleichen steht fest, dass der Embryonalkern sich an der Peripherie des Eies bildet, genau an der Stelle, wo der ursprüngliche Eikern sich unserer Beobachtung entzog. Es liegt also nahe, anzunehmen, dass der Embryonalkern sich aus der zurückgebliebenen Substanz des Eikernes bildet. Er unterscheidet sich aber in seiner histiologischen Beschaffenheit durchaus von dem Eikern, namentlich dadurch, dass er sehr viel Chromatinsubstanz enthält, während der Eikern arm daran war. Die Theilung des Embryonalkernes in die beiden ersten Blastomerenkerne, so wie die fortgesetzte Theilung der letzteren geht unter den gewöhnlichen Kerntheilungserscheinungen vor sich, wie es auch bereits von BÜRSCHLI beschrieben wurde. Ich selbst habe an einem Schnitt eines Eies von Rotifer sehr deutlich eine Kerntheilungsfigur, welche die Tönnchenform darstellt, beobachten können (Fig. 38). Von einer eigenthümlichen Knospung der Kerne, wie ZACHARIAS sie gerade von Rotifer beschreibt, habe ich nirgends etwas wahrnehmen können.

2. Die Eitheilung und die Gastrulation.

In verschiedenen Arbeiten über Rotatorien, die sich meist vornehmlich nur mit der Anatomie und der Systematik derselben beschäftigen, wie die von LEYDIG (8 und 9), ECKSTEIN (2), WEISSE (15) und ZACHARIAS (16), finden wir auch einige Angaben über die Entwicklung dieser Thiere, die sich jedoch immer nur auf die ersten Entwicklungserscheinungen, also insbesondere auf die Eitheilungen, beziehen. Obwohl dieser Vorgang unschwer zu beobachten ist, so hat man doch in keinem Falle das allein Richtige darüber mitgetheilt. Auch die Angaben SALENSKY'S über die Eitheilung beruhen auf einem Irrthum. Es heißt ziemlich allgemein, dass das Ei sich theile in eine größere und eine kleinere Hälfte. Erstere verhalte sich längere Zeit passiv, während letztere in lebhafter Theilung begriffen sei und daher die größere, ungetheilte Hälfte allmählich zu umwachsen beginne. Nach vollendeter Umwachsung hätten wir zwei Keimschichten zu unterscheiden, ein aus kleineren, helleren Zellen bestehendes Ektoderm, das aus der fortge-

setzten Theilung der kleineren Keimhälfte hervorgegangen sei, und ein aus einigen großen, dunklen Zellen bestehendes Entoderm, welches hervorgegangen sei aus dem größeren der beiden ersten Blastomeren. Wir werden jedoch alsbald sehen, dass es sich wesentlich anders verhält.

Die erste Dottertheilung erfolgt in der That in der Art, dass eine größere und eine kleinere Hälfte gebildet werden. Sie ist als eine äquatoriale Theilung zu bezeichnen, wenn gleich sie nicht ganz senkrecht zu der Hauptachse des Eies steht, sondern eine etwas schiefe Richtung gegen dieselbe besitzt (Fig. 41). Die nächste Theilung betrifft die größere Zelle *a*, und zwar wird an der Seite, wo sie gegen die kleinere Zelle *b* vorragt, ein verhältnismäßig kleines Stück *a'* abgeschnürt (Fig. 42). Gleich nach dieser Theilung tritt eine andere auf, welche die kleinere der beiden primären Zellen in zwei Hälften *b* und *b'* zerlegt (Fig. 43). Nach ihrer Richtung, wie auch nach der geringen Zeitdifferenz sind die beiden letzten Theilungen als zusammengehörig aufzufassen und als meridionale Theilungen zu betrachten. Das so erhaltene Stadium mit vier Blastomeren, drei kleineren und einem größeren, besteht verhältnismäßig lange und ist deshalb auch von keinem Forscher übersehen worden, nur dass die Entstehung desselben falsch dargestellt wurde. Nach ZACHARIAS sollen sich nämlich die beiden seitlichen der drei kleineren Blastomeren *a'* und *b'* von dem größeren Blastomer *a* abgespaltet haben, während nach ECKSTEIN alle drei kleineren Blastomeren durch Theilung der ursprünglichen Keimhälfte *b* entstanden sein sollen. SALENSKY endlich beschreibt vier kleinere Blastomeren, was also den Thatsachen am wenigsten entspricht.

Bevor nun eine weitere Theilung erfolgt, treten an dem Keim wichtige Lageverschiebungen auf. Nachdem sich die einzelnen Zellen stark gegen einander abgerundet haben, drängt sich die größere Zelle *a* mit einem Fortsatz an den drei kleineren Zellen hinauf und nimmt dabei eine birnförmige Gestalt an (Fig. 45). Durch diese Verschiebung ist die Anlage der Bilateral-Symmetrie gegeben, die hier also sehr früh auftritt. Diejenige Ebene, welche die mittlere der drei kleineren Zellen der Länge nach halbirt und den längsten Durchmesser der großen Zelle enthält, ist die Medianebene. Diejenige Seite, auf welche die drei kleineren Zellen sich verschoben, wird zur späteren Rückenseite. Die große Zelle *a* bezeichnet das künftige Vorderende (*kv*). Auf diese Lagebeziehungen, welche es uns ermöglichen, den Keim sehr früh zu orientiren, hat man bis dahin durchaus keine Rücksicht genommen und daher auch ganz allgemein dasjenige Eiende, an welchem das Hinter-

ende des späteren Thieres zu liegen kommt, fälschlich für das Kopfende gehalten.

Wenn ich vorhin behauptet habe, dass durch die angegebene Verschiebung der Blastomeren eine bilateral-symmetrische Anordnung zu Stande komme, so verdient doch noch bemerkt zu werden, dass die Symmetrie keine vollkommene ist. Diejenige der drei kleineren Zellen, welche an der rechten Seite liegt, also von dem größeren der beiden ersten Blastomeren sich abgetheilt hat, reicht in Folge dieser Entstehungsweise weiter nach dem vorderen Pol als die linke Zelle. Diese Asymmetrie gleicht sich früher oder später aus, erhält sich jedoch bei einigen Formen, bis die Gastrulation vollendet ist. Sie tritt da am stärksten hervor, wo die Eier eine mehr längliche Gestalt besitzen, wie bei *Euchlanis*, *Brachionus*, *Salpina* etc. Verhältnismäßig gering ist sie in der Gattung *Eosphora*, weil hier die Eier weniger in die Länge gestreckt sind.

In der Reihenfolge der nächsten Theilungen finden Schwankungen statt, indem entweder zunächst die Zelle *a*, oder die drei kleineren Zellen von dem Theilungsprocess betroffen werden können. Die Regel ist, dass sich zuerst von der Zelle *a* und zwar an dem hinteren, verjüngten Ende derselben eine neue Zelle *a''* abtheilt. Indessen habe ich es auch einige Male beobachtet, dass, bevor die letzterwähnte Zelle gebildet ist, die drei kleineren durch gleichzeitig erfolgende Quertheilungen in sechs Zellen zerlegt werden. Diese verschieben sich nun mehr und mehr auf die dorsale Seite, wie ihrerseits die beiden ventralen Zellen gegen den hinteren Eipol vorrücken. Die Fig. 46—48 beziehen sich auf dieses Stadium. Fig. 46 ist von der Rücken-, Fig. 48 von der Bauchseite dargestellt, während Fig. 47 uns die linke Seitenansicht zeigt. An dem vorderen Rande der drei ersten dorsalen Zellen ist schon in diesem Stadium eine bedeutende Anhäufung von Dotterkörnern nicht zu verkennen, wodurch dieser Theil der betreffenden Zellen ein dunkles Aussehen erhält. Wir werden die Bedeutung dieser Erscheinung bald kennen lernen.

Durch fortgesetzte Äquatorialtheilungen gehen aus den dorsalen Zellen allmählich drei Zellreihen hervor, deren einzelne Zellen sich auszeichnen durch ihre geringe Längenausdehnung im Verhältnis zu ihrer bedeutenden Breite (Fig. 23). Die drei vordersten Zellen *ms* unterscheiden sich jetzt, wie oben bereits angedeutet wurde, durch ihren Reichthum an Dotterkörnern und in Folge dessen ihre dunkle Färbung sehr scharf von den übrigen. Dieser Umstand ermöglicht es uns, die betreffenden Zellen im Auge zu behalten und ihre weitere Umbildung ohne Schwierigkeit zu verfolgen. Während dieser Veränderungen in

den dorsalen Zellen haben sich auch die ventralen weiter entwickelt. Es sind hier zwei Theilungen vor sich gegangen, wodurch also aus den zwei bereits vorhandenen vier Zellen entstanden sind (Fig. 18—20). Die erste Theilung betraf die hintere, kleinere Zelle *a''* (Fig. 19) und bald darauf theilte sich auch von der vorderen, größeren eine neue Zelle *a^{IV}* ab (Fig. 20). Was alsdann noch zurückbleibt von dem größeren der beiden primären Blastomeren, also die Zelle *en*, das allein wird zum künftigen Entoderm, während die drei übrigen Zellen, die sich von ihm abgelöst haben, zur Bildung des Ektoderms beitragen. Das Ektoderm trennt sich also successive in zwei Partien vom Entoderm ab. Die Entodermzelle zeichnet sich vor den Ektodermzellen sehr bald durch ihren Körnerreichthum und ihre dunklere Färbung aus.

Wenn die Dottertheilungen bis zu diesem Stadium fortgeschritten sind, können wir von einer Blastula sprechen, wenn wir darunter jede Embryonalform verstehen, deren Elemente um ein Centrum herum in einer Schicht radiär angeordnet sind, gleichgültig, ob ein innerer Hohlraum, ein Blastocoeloma, besteht oder nicht. In unserem Falle ist in der That kein innerer Hohlraum vorhanden, wir haben es hier also mit einer Sterroblastula zu thun (Fig. 20—23).

Waren bisher alle Theilungen fast ausschließlich äquatoriale, so treten von jetzt ab auch Meridionaltheilungen auf. Dadurch werden die drei dorsalen Zellreihen in sechs zerlegt, so dass dann also auch sechs von den dunkel gefärbten Zellen *ms* vorhanden sind (Fig. 24). Auch die drei ventralen Ektodermzellen theilen sich jetzt durch meridionale Scheidewände, jedoch der Art, dass die mittleren Zellen bedeutend größer bleiben als die zu beiden Seiten davon abgetrennten (Fig. 25). Erst durch wiederholte Theilungen gleicht sich dieser Unterschied allmählich vollständig aus.

Jetzt beginnt die Gastrulation, indem die Ektodermzellen sich fort und fort theilen und dadurch die eine Entodermzelle zu umwachsen anfangen. Je mehr die dorsalen Zellen sich nach vorn ausbreiten, desto mehr rücken die ursprünglich ventralen Zellen des Ektoderms auf die dorsale Seite hinüber, unterscheiden sich von den ersteren aber immer noch sehr deutlich durch ihre Größe. Dadurch wird es uns ermöglicht, ihr Vorrücken auf die dorsale Seite zu beobachten und zu konstatiren, dass sie nach vollendeter Gastrulation bis etwa an die Mitte der dorsalen Seite des Keimes gelangt sind. Die Fig. 25 und 26 stellen den Embryo in der linken Seitenansicht dar. Man sieht, wie das Ektoderm mit den dunklen Zellen *ms* an seinem vorderen Rande sich mehr und mehr dem Vorderende des Eies nähert (Fig. 25), allmählich ganz an demselben angelangt ist (Fig. 26) und schließlich noch auf die ventrale

Seite hintüberraückt (Fig. 29). Jetzt ist das Entoderm vollständig in das Innere des Ektoderms eingeschlossen, so dass wir also die zweite Embryonalform, die Gastrula, vor uns haben. Sie ist als eine Sterrogastrula zu bezeichnen, da ein solides Entoderm vorhanden ist. Das Prostoma liegt am Vorderende ventral, genau an der Stelle, wo später der definitive Mund gebildet wird. In Fig. 28 sehen wir die vollendete Gastrula mit dem noch offenen Prostoma von der Bauchseite dargestellt. Bevor aber die Gastrulation vollendet ist, hat sich auch bereits die Entodermzelle getheilt. Obwohl sie schon zum größten Theil von dem Ektoderm eingeschlossen ist, so hält es doch nicht schwer, diesen Vorgang zu beobachten, weil ihr Reichthum an Dotterkörnern und die dadurch bewirkte dunkle Färbung sie sehr scharf von dem umgebenden Ektoderm abhebt. In Folge der Art und Weise, wie sie ins Innere gedrängt wird, hat sie eine birnförmige Gestalt angenommen, so dass ihr zugespitztes Ende nach hinten gerichtet ist, während sie mit dem stumpfen noch zum Theil frei hervorragt (Fig. 25). Ihre erste Theilung erfolgt nun in der Weise, dass an ihrem verjüngten Ende eine kleinere Zelle abgeschnürt wird. Sehr bald darauf theilt sich aber auch die größere Hälfte in der Richtung der Medianebene, so dass also jetzt drei Entodermzellen vorhanden sind (Fig. 27, 39 und 40). Wenn ZACHARIAS eine einzige runde, vom Ektoderm eingeschlossene Entodermzelle zeichnet (16, Fig. 5 *g* und *h*), so beruht das auf einer Täuschung, der auch ich zuerst nicht entgangen bin. Besonders dann, wenn man das Ei in seitlicher Lage erblickt, ist es schwer, die hintere, kleinere Entodermzelle zu erkennen, weil sie in ihrer Färbung ziemlich die Mitte hält zwischen der dunkleren des übrigen Entoderms und der helleren des Ektoderms. Ich wurde zuerst durch meine schon erwähnten Schnitte auf ihr Vorhandensein aufmerksam gemacht, konnte dann aber immer ihre Anwesenheit nicht nur, sondern auch ihre Abtrennung von der Entodermzelle mit der größten Deutlichkeit wahrnehmen. Nach den beiden angeführten Zeichnungen von ZACHARIAS reicht die Entodermzelle nur bis etwa zur Mitte des Eies. Es müssten danach entweder die betreffenden Ektodermzellen eine außerordentliche Länge besitzen oder aber zwischen Ektoderm und Entoderm ein Hohlraum vorhanden sein. Beides lässt sich jedoch schon a priori als sehr unwahrscheinlich bezeichnen. Angaben darüber, wie ZACHARIAS sich diese Verhältnisse vorstellt, und eine Erklärung der erwähnten Figuren finden wir in seiner Arbeit nicht.

3. Das Mesoderm.

Der vordere Rand des Prostoma wird, wie oben erwähnt, von sechs Zellen gebildet, die sich vor den Ektodermzellen durch ihren großen Reichthum an Dotterpartikelchen auszeichnen. Diese Zellen *ms* bilden auf dem Stadium, welches in Fig. 28 von der Bauchseite dargestellt ist, nahezu einen Halbkreis, dessen Öffnung aber bei weiterer Ausbreitung der umgebenden Zellen immer enger wird. Gleichzeitig werden die dunklen Zellen immer mehr auf die Bauchseite verschoben (Fig. 29) und allmählich beginnt das über ihnen liegende Ektoderm, sie in das Innere des Keimes hineinzudrängen (Fig. 30). Alsdann liegen also die fraglichen Zellen, von denen sich unterdess jede quer getheilt hat, zwischen dem äußeren und dem inneren Keimblatt. Es hat mir viele Schwierigkeiten gemacht, diese Zellen zu deuten, und lange habe ich mich dagegen gesträubt, sie als das anzuerkennen, wofür ich sie nach ihrer Lage und weiteren Umbildung doch schließlich halten muss, nämlich für Mesodermzellen. Es ist jetzt wohl eine allgemein anerkannte Thatsache, dass bei allen Bilateralien das Mesoderm vom Entoderm seinen Ursprung nimmt. Die Rotatorien scheinen von dieser Regel eine Ausnahme zu bilden, indem bei ihnen das Mesoderm am längsten mit dem Ektoderm in Zusammenhang steht, also ektodermalen Ursprungs zu sein scheint. Es lässt sich dieses aber als eine sekundäre Abänderung erklären. Durch zeitliche Verschiebungen in den ersten Theilungen ist es gekommen, dass das Mesoderm sich sehr früh von der Entodermmasse sonderte und noch längere Zeit mit dem dorsalen Ektoderm in Zusammenhang blieb. Dass wir ein Recht haben, solche temporäre Verschiebungen bei den Eitheilungen der Rotatorien anzunehmen, geht besonders daraus hervor, dass auch das Ektoderm selbst nicht einheitlich, sondern in zwei Partien angelegt ist. Die ventrale Partie desselben ist an ihrem Vorderende noch lange mit dem Entoderm ungesondert verbunden, und doch sagen wir nicht, dass das Entoderm das Ektoderm bildet, sondern betrachten die Fortdauer dieses Zusammenhanges als eine sekundäre Abänderung. Genau dasselbe gilt für die dorsale Partie und den damit verbundenen Mesodermtheil des Entoderms. Für eine Zusammengehörigkeit des Mesoderms und des Entoderms bei den Rotatorien scheint mir auch die sehr auffallende Übereinstimmung in der Beschaffenheit ihres Zellinhalts zu sprechen, der sich dem der Ektodermzellen gegenüber sehr deutlich durch seinen großen Körnerreichthum und die dadurch hervorgerufene dunkle Färbung auszeichnet.

Wenn nun auch nach den obigen Auseinandersetzungen das Meso-

derm der Rotatorien auf das Entoderm zurückgeführt werden kann, so ist mit dieser Schwierigkeit doch noch nicht Alles abgethan, denn die Mesodermbildung bei unseren Thieren stellt sich auch in so fern als eine eigenthümliche und von der Regel abweichende dar, als das Mesoderm am vorderen Rande des Prostoma gelegen ist, während es doch bei allen hypogastrischen Bilateralien, wo seine Entstehung überhaupt genauer bekannt und es sich nicht ganz allseitig vom Entoderm ablöst, wie bei den Turbellarien, fast ohne Ausnahme am Hinterende des Keimes angelegt wird. Ich kann nicht sagen »ausnahmslos«, denn es finden sich in der Litteratur in diesem Punkte anders lautende Angaben von einigen Crustaceen. Theilweise sind hier die Lagebeziehungen des Mesoderms noch nicht genügend aufgeklärt, wie bei *Moina* (cf. GROBBEN 5). Nach REICHENBACH (12) entsteht aber bei dem Flusskrebse das Mesoderm ganz sicher in der Umgebung des vorderen Prostomarandes. Wir finden also bei den Krebsen ein Homologon der Mesodermbildung der Rotatorien.

Um nun die Annahme, dass die in Frage stehende Bildung wirklich als eine mesodermale anzusehen ist, einigermaßen zu begründen, müssen wir jetzt ihre weitere Entwicklung etwas genauer ins Auge fassen. Wir haben bereits gesehen, wie die sechs dunklen Zellen von dem noch wachsenden Ektoderm in das Innere des Keimes gedrängt wurden, und wie durch eine quere Theilung jeder Zelle sich ihre Zahl auf zwölf gesteigert hat (Fig. 30). Durch fortgesetzte Theilungen breiten sie sich zu einer Zellenschicht aus, welche kappenförmig das vordere Ende des Entoderms bedeckt (Fig. 32 und 33). Gleichzeitig rücken die Zellen mehr und mehr zwischen Entoderm und Ektoderm hinauf und kommen schließlich auf die dorsale Seite des Embryo zu liegen. Immer noch können wir die Mesodermzellen durch ihre tiefdunkle Färbung sehr deutlich von den übrigen Elementen des Keimes unterscheiden. In den beiden Schnitten von *Brachionus* (Fig. 41 und 42), welche beide nicht ganz genau mediane Längsschnitte darstellen, können wir mit großer Wahrscheinlichkeit die dunklen Zellen *ms*, welche sich unterhalb des Ektoderms an der Rückenseite hinziehen, als die Mesodermzellen ansprechen. Wir sehen daraus, dass sich die Mesodermschicht schon sehr weit nach hinten ausgebreitet hat. Auch am lebenden Objekt können wir diese allmähliche Ausdehnung des Mesoderms nach dem hinteren Körperende zu sehr deutlich wahrnehmen. Ich hatte oft Gelegenheit, die Entwicklung des Mesoderms bis zu dem in Fig. 37 abgebildeten Stadium zu verfolgen, von da ab aber wird die Unterscheidung desselben von dem Entoderm unmöglich, weil auch in letzterem den Mesodermzellen ähnliche Elemente hervortreten.

Leider war es mir nicht möglich, festzustellen, welche Organe oder Organsysteme aus der besprochenen Zellschicht ihren Ursprung nehmen. Ich kann es nur als wahrscheinlich hinstellen, dass die Muskulatur, das Exkretionssystem und vielleicht auch die Geschlechtsorgane sich aus derselben entwickeln. Dass irgend welche andere Organe, wie z. B. das Centralnervensystem oder ein Theil des Verdauungsapparates aus ihr hervorgehen könnten, ist unmöglich, weil ersteres in der Kopffregion, also viel weiter nach vorn, angelegt wird, und weil ich über die anderweitige Entstehung der einzelnen Abschnitte des Verdauungstractus durchaus nicht im Zweifel geblieben bin. Es bleibt also weiter nichts übrig, als dass solche Organe aus unserer Zellschicht entstehen, die normalerweise aus dem mittleren Keimblatt gebildet werden; dieses spricht aber dafür, dass wir die betreffende Schicht wirklich als Mesoderm zu betrachten haben. Besonders werde ich noch in dieser Ansicht dadurch bestärkt, dass ich weder bei meinen Untersuchungen am lebenden Objekt, noch an meinen Schnitten irgend eine Bildung angetroffen habe, welche der normalen Mesodermbildung der Würmer und anderer Bilateralien entspreche. Ich konnte die Theilungen der Entodermzelle ziemlich weit verfolgen und habe dabei nie wahrgenommen, dass irgend eine Zelle sich in einer besonderen Weise umbildete. Ich glaubte Anfangs, in derjenigen Zelle des Entoderms, die sich von dem hinteren Ende der ersten großen Entodermzelle abtheilt (Fig. 26), die Mutterzelle des Mesoderms gefunden zu haben. Als ich sie jedoch daraufhin während der folgenden Umbildungen genauer ins Auge fasste, konnte ich durchaus nicht bemerken, dass sie sich in irgend einer Weise — etwa durch schnellere Theilung — von den übrigen Entodermzellen unterschied.

Als etwas ganz Unmögliches will ich es aber nicht bezeichnen, dass auf späteren Entwicklungsstufen sich von dem Entoderm noch mesodermale Elemente absondern können, wie solches bei den niedersten Würmern, den Turbellarien, stattfindet. Nur habe ich keine bestimmte Veranlassung, eine solche Mesodermbildung bei den Rotatorien anzunehmen.

Es sei nun noch erwähnt, was frühere Autoren über die Mesodermfrage bei unseren Thieren berichten. SALENSKY spricht von einer Schicht, die zwischen dem oberen und unteren Keimblatte und zwar in der Kopffregion auftritt und sich durch ihren Reichthum an Dotterkörnchen auszeichne. Er beanstandet nicht, diese Schicht als mittleres Keimblatt anzusehen und ist zu der Annahme geneigt, dass dieselbe aus dem oberen Blatte sich bilde, weil sie an Stellen vorkomme, die nur aus dem oberen Blatt bestanden. Ich würde keinen Zweifel hegen,

dass er dieselbe Zellschicht meint, welche ich als Mesoderm angesprochen habe, wenn er nicht weiter angäbe, dass die Dicke der Schicht außerordentlich gering sei, was ich nach meinen Beobachtungen über das Mesoderm durchaus nicht behaupten kann. Mit der größten Sicherheit vermag ich aber die Zellen zu deuten, welche von ZACHARIAS (16) in der Entwicklungsgeschichte von *Philodina roseola* als Mesodermanlage beschrieben werden. Nicht sowohl nach der Beschreibung, als vielmehr nach den betreffenden Zeichnungen (Fig. 5, *g* und *h*) bin ich vollkommen davon überzeugt, dass diese Zellen durchaus identisch sind mit denjenigen, die ich auch als Mesodermzellen angesprochen habe. ZACHARIAS giebt an, dass vom Hypoblast sich zwei kleinere Theilstücke abtrennten, die sich durch ihren großen Körnchenreichtum deutlich markirten. Diese zwei Zellen, die bald einen Zellstrang herstellen sollen, hält er für die Anlage des mittleren Keimblattes. In Betreff der Entstehungsweise dieser Zellen beruht die Angabe ZACHARIAS' aber auf einem großen Irrthum. Wenn es auch — durch gesperrten Druck noch besonders hervorgehoben — in seiner Arbeit heißt: »Ich konnte an den Eiern von *Philodina roseola* zweifellos konstatiren, dass die Mesodermanlage in Form einer Abspaltung vom Hypoblast ihren Ursprung nimmt«, so glaube ich doch, auf Grund meiner ununterbrochenen Entwicklungsreihe behaupten zu dürfen, dass es sich mit der Entstehung des Mesoderms wesentlich anders verhält und zwar so, wie ich es geschildert habe. Nach ZACHARIAS' irrthümlichen Beobachtungen fallen alle jene Schwierigkeiten hinweg, die es mir unmöglich machten, die Mesodermbildung der Rotatorien in irgend eine Beziehung zu derjenigen der Würmer zu bringen. In der That sieht genannter Forscher in der Anlage des Mesoderms eine verwandtschaftliche Beziehung der Rotatorien zu den Anneliden, indem er bei diesem Vergleich den zweiten Fehler begeht, das vordere Körperende mit dem hinteren zu verwechseln.

4. Das Ektoderm.

Ich habe die zweifache Entstehungsweise des Ektoderms bereits geschildert und erwähnt, dass zwischen den dorsalen und den ursprünglich ventralen Zellen sich lange Zeit ein Unterschied erhalte, der namentlich in der bedeutenderen Größe der ventralen Zellen bestehe, und der es uns ermöge, das Vorrücken der letzteren auf die dorsale Seite zu beobachten. Der Kopftheil wird schließlich allein von den kleinen, ursprünglich dorsalen Zellen gebildet, während das Ektoderm des ganzen Rumpfes und des Schwanzes von den drei ventralen Ektodermzellen geliefert wird. Genau an der Stelle des Prostoma, über dessen

Schluss ich nichts Näheres anzugeben vermag, stülpt sich das Ektoderm ein, so dass das Prostoma nicht direkt in den definitiven Mund übergeht, sondern am Grunde der Einstülpung zu suchen ist. Ich konnte diese Einstülpung *ves* immer mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit wahrnehmen und konstatiren, dass sie dem vorangegangenen Mesoderm nachwächst, also zunächst eine schräge Richtung nach vorn besitzt (Fig. 32). Ein späteres Stadium stellt der Schnitt Fig. 44 dar. Leider ist derselbe etwas zerrissen und auch nicht genau der Medianebene entsprechend, jedoch wird er zur Illustration und zur Bestätigung des Gesagten dienen können. Die ektodermale Einstülpung (*ves*) ist deutlich zu erkennen. Auf noch späterem Stadium, wie ein solches durch den Schnitt Fig. 42 repräsentirt wird, hat die Masse der eingestülpten Ektodermzellen noch bedeutend zugenommen, so dass schließlich der ganze vordere Körperabschnitt nur von Ektoderm gebildet wird. Nach SALENSKY'S Angaben soll der sogenannte Schlundkopf der Rotatorien aus diesen eingestülpten Ektodermzellen seinen Ursprung nehmen, was jedoch nach meinen Beobachtungen nicht der Fall ist. Ich halte nämlich dafür, dass der sogenannte Schlundkopf entodermalen Ursprungs ist, welche Ansicht ich im folgenden Kapitel näher begründen werde. Aus der Ektodermeinstülpung geht aber der wirkliche, vor dem Kauapparat gelegene Schlund und das meist sehr umfangreiche Räderorgan hervor, welches letztere am Embryo stets eingestülpt ist und die ganze vordere Körperhälfte einnimmt. Wir können daher diese Einstülpung des Ektoderms nicht einfach als Schlundeinstülpung bezeichnen. Fig. 44, welche einen Medianschnitt von einem fast reifen Embryo darstellt, wird das Gesagte bestätigen. Räderorgan und Schlund sind kenntlich an der starken Bewimperung, die bis zur Mitte des Körpers hinabreicht. In vielen Gattungen erscheint am fertigen Thier der vor dem Kauapparat gelegene Schlund sehr kurz, namentlich bei entfaltetem Räderorgan, man bezeichnet ihn dann besser als Mundtrichter. Andere Gattungen haben einen sehr großen und weiten Schlund, der sich z. B. bei *Stephanoceros* und ähnlichen Formen als eine Art Vorhof darstellt.

Bald nachdem die eben beschriebene Ektodermeinstülpung begonnen hat, treten an der Bauchseite des Embryo noch andere sehr wichtige Veränderungen auf, die zum Theil von SALENSKY ganz richtig beobachtet und beschrieben wurden. Hinter der mehrfach genannten Einstülpung, die sich in der Seitenansicht als eine Einkerbung im Ektoderm zeigt, beginnt das Ektoderm an der ganzen Bauchseite einzusinken und dadurch eine längliche, ovale Vertiefung zu bilden. SALENSKY beschreibt diesen Vorgang so, dass zuerst zwei benachbarte

Ektodermzellen in der Mitte der Bauchseite in das Innere des Keimes hinabsinken, worauf ihnen die Nachbarzellen folgen. Ich will es nicht durchaus in Abrede nehmen, dass es auf diese Weise vor sich geht, es scheint mir jedoch wahrscheinlicher zu sein, dass diese Einsenkung nicht ganz selbständig, für sich allein entsteht, sondern von der besprochenen vorderen Ektodermeinstülpung ausgeht. Thatsache ist, dass nach erfolgter Einstülpung der Rand derselben nicht eine gleichmäßige Form hat, wie es von SALENSKY gezeichnet wird (13, Fig. 6), sondern gleich von Anfang an jederseits in der Mitte eine Ausbuchtung aufweist, die allmählich immer mehr hervortritt. Unterdessen wölbt sich der hintere Rand der Einstülpung in Form eines konischen Fortsatzes gegen die Bauchseite vor und bildet auf diese Weise die Anlage des sogenannten Schwanzes (Fig. 35). Für die Deutung dieses als Fuß oder Schwanz bezeichneten, den Rotatorien eigenthümlichen Gebildes ist es von großer Wichtigkeit, zu bemerken, dass in die embryonale Anlage desselben das Entoderm hineinragt, ja sogar zum größten Theil enthalten ist. Es geht daraus hervor, dass der sogenannte Fuß nicht als ein äußerlicher Körperanhang zu betrachten ist, sondern als eine Fortsetzung des Gesamtkörpers, ein wirkliches Postabdomen, aus dem sich erst sekundär der Darmkanal zurückgezogen hat, um vor demselben durch den dorsalen After auszumünden.

Während die Anlage des Postabdomens oder des Schwanzes weiter nach vorn auswächst, treten an diesem Theile der Einstülpung die Umrisse immer deutlicher hervor (Fig. 35 und 36). Wir können einen vorderen Kopflappen *kl* von zwei Seitenlappen *sl* unterscheiden. SALENSKY hat auch etwas Ähnliches beschrieben und gezeichnet, wenn gleich ich in einigen wesentlichen Punkten ihm nicht beistimmen kann. So giebt er z. B. an, dass die Anlage des sogenannten Fußes und der Seitenlappen am Grunde der länglichen Einsenkung des Ektoderms entständen, während nach meiner Beobachtung die Ränder der Vertiefung selbst es sind, die sich auf die angegebene Weise umbilden.

Die Bildungen des Kopfschirms und der Seitenlappen scheinen mir in phylogenetischer Hinsicht von großer Bedeutung zu sein. Sie erinnern durchaus an ähnliche lappige Anhänge in der Umgebung des Mundes, die wir bei den Larvenformen niederer Würmer, insbesondere der Turbellarien, antreffen. Der Unterschied besteht nur in der Größenentwicklung der betreffenden Bildungen, die sich daraus erklärt, dass bei der frei schwimmenden Stylochopsislarve die bewimperten Lappen als Bewegungsorgane dienen, während die entsprechenden Theile bei den Rotatorien, die kein freies Larvenleben haben, nicht den Grad der Ausbildung erreichen, sondern rudimentär geworden sind, weil sie

keine physiologische Bedeutung mehr besitzen. Danach wären die Lappen metaphorisch, d. h. von den Vorfahren ererbt.

Die weitere Entwicklung des Embryo, insbesondere seine äußeren Formveränderungen, beruhen namentlich darauf, dass das Postabdomen anfängt, sich mehr und mehr vom Rumpf zu sondern und seine definitive Gestalt anzunehmen. In Folge eines starken Auswachsens des Embryo an der Bauchseite beginnt jetzt eine Streckung desselben, so dass das Kopfende sich mehr und mehr gegen das Vorderende des Eies emporschiebt. Der Kopfschirm und die Seitenlappen verfließen mit einander und sind fernerhin nicht als besondere Bildungen zu erkennen. Sehr bald ist jetzt auch ein Kopftheil von einem Rumpfe zu unterscheiden, indem durch eine Einschnürung die Grenze beider Körperregionen bezeichnet wird.

Von einem Organsystem, welches allgemein dem Ektoderm seinen Ursprung verdankt und für den Vergleich mit anderen Thierformen von großer Wichtigkeit ist, habe ich bisher noch nicht gesprochen, ich meine das Nervensystem, über dessen Entstehung und Entwicklung ich leider zu keiner bestimmten, wohl begründeten Ansicht gekommen bin. So viel aber steht fest, dass die große Zellenmasse, welche den ganzen Kopftheil ausfüllt und von SALENSKY als das Centralorgan des Nervensystems angesehen wird, in der That als ein solches nicht aufzufassen ist. Es ist dieses nämlich das eingestülpte Ektoderm, aus dem der Schlund und das Räderorgan hervorgehen. Ich glaube überhaupt nicht, dass das Hirn sehr massig angelegt wird. Zuerst tritt, als zum Nervensystem gehörig, eine Pigmentanhäufung, der Augenfleck hervor. Dieselbe liegt nahe dem vorderen Körperende und bezeichnet somit auch die Lage des Hirns. Wenn mir auch direkte Beobachtungen darüber fehlen, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass, wie überall, so auch bei den Rotatorien, das Hirn sich durch Abspaltung vom Ektoderm bildet.

5. Das Entoderm.

Wir haben die Umbildungen des Entoderms in dem zweiten Kapitel dieser Abhandlung so weit verfolgt, bis es von dem Ektoderm vollständig umwachsen war und sich in drei Zellen, eine kleinere hintere und zwei größere vordere, getheilt hatte. Die nächsten Theilungen betreffen die beiden größeren Zellen, die allmählich eine längliche Form angenommen haben (Fig. 27). Sie werden durch quere Theilungen in vier Zellen zerlegt, die nun mit der hinteren Zelle von derselben Größe sind (Fig. 29—34). Den Rhythmus der folgenden Theilungen konnte ich nicht genau feststellen. So viel aber ist sicher, dass

sich keine der Entodermzellen irgend wie vor den übrigen auszeichnet, weder durch Größe noch lebhaftere Theilung. Wir können daher in keiner von ihnen Merkmale einer Mesodermbildung erkennen. Bei fortdauernder Verkleinerung der Entodermzellen kommt allmählich eine radiäre Anordnung derselben zu Stande, ohne dass aber zugleich eine innere Darmhöhle gebildet wird. Es bleibt vielmehr eine kompakte Zellenmasse bestehen, deren einzelne Elemente eine keilförmige Gestalt annehmen. Fig. 40 veranschaulicht uns im medianen Längsschnitt die Anordnung der Entodermzellen, die sich am lebenden Objekt selbstverständlich nicht erkennen lässt.

Kommen wir nun zu der weiteren Differenzirung des Entoderms in einzelne Organanlagen, so muss es wohl ein wenig überraschen, aus demselben ein Organ hervorgehen zu sehen, welches fast allgemein als »Schlundkopf« bezeichnet, und dessen ektodermale Entstehung, die schon in dem Namen angedeutet ist, bisher von keiner Seite angezweifelt wurde. Von SALENSKY wird dieser Abschnitt des Verdauungstractus allerdings ganz willkürlich bald »Schlundkopf«, bald »Vorderdarm«, bald »Magen« genannt, seine Entstehung aus der ektodermalen Schlundeinstülpung aber als ganz unzweifelhaft hingestellt. Nach ihm soll die »Mundeinstülpung« sich an ihrem hinteren Ende trichterförmig erweitern zur Bildung des »Schlundkopfes« und schließlich bei immer weiterer Ausdehnung nach dem »Mitteldarme« hin mit diesem in Verbindung treten. Ich wage es jedoch zu bezweifeln, dass SALENSKY überhaupt solche Vorgänge mit der Genauigkeit wie er sie beschreibt, am lebenden Objekt hat beobachten können. Mir war es bei größter Aufmerksamkeit immer nur möglich, die Ektodermeinstülpung in ihrem vordersten Abschnitt zu erkennen, und zwar besaß derselbe stets eine schräge Richtung nach vorn und aufwärts (Fig. 32). SALENSKY aber giebt dieser Einstülpung von vorn herein eine schräge Richtung nach hinten (13, Taf XXXVIII, Fig. 9). Wie genannter Forscher sich in diesem Punkte schon getäuscht hat, so glaube ich auch, dass seine Schilderung von der weiteren Umbildung der »Schlundeinstülpung«, wie von der Entstehung des »Schlundkopfes« auf einem Irrthum beruhen. Auch ich war lange der Meinung, dass aus der vorderen Ektodermeinstülpung der »Schlundkopf« hervorgehe, wenn gleich es mir immer sehr auffallend war, dieses Gebilde im Embryo eine so weit nach hinten befindliche Lage einnehmen zu sehen. Durch meine Schnitte wurde ich aber schließlich zu einer anderen Auffassung dieser Dinge veranlasst. In Fig. 44 sehen wir das Entoderm noch eine einheitliche kompakte Zellenmasse darstellen (der Spalt in derselben ist durch eine Zerreißung des Schnittes entstanden). In Fig. 42 erkennen wir noch sehr deutlich die Umgren-

zung der kugeligen Entodermmasse, es ist aber in derselben eine Trennung aufgetreten in eine vordere und eine hintere Hälfte. Die Umgrenzungskontouren beider Hälften sind sehr scharf und deutlich. Nach den Lagebeziehungen sowohl, wie auch nach der Beschaffenheit der Zellen erkennen wir in Fig. 43 die vordere Hälfte des Entoderms wieder in der Zellenmasse *km*. In dieser sehen wir einen Spalt auftreten, und in zwei stark lichtbrechenden Chitinstäben *ch* erkennen wir die Anlage des Kiefergerüsts. Es steht danach also fest, dass die betreffende Zellenmasse zur Bildung des »Schlundkopfes« verwendet wird. Wenn nun der entodermale Ursprung dieser Zellenmasse, d. h. seine Identität mit dem Zellenkomplex *km* in Fig. 42 nicht zu leugnen ist und andererseits feststeht, dass aus ihm sich der Kauapparat entwickelt, so können wir dieses Gebilde nicht als »Schlundkopf« bezeichnen, weil man den Ausdruck »Schlund« nur für den Abschnitt des Verdauungstractus anwendet, der durch die vordere Ektodermeinstülpung entstanden ist. Ich halte aber die Bezeichnungen »Vor-« oder »Kau-magen« für den in Rede stehenden Darmabschnitt für gleich berechtigt. Als den eigentlichen Magen haben wir denjenigen Theil des Darmkanals zu bezeichnen, in dem die Verdauung geschieht. Dieses ist aber bei den Rotatorien unzweifelhaft derjenige Abschnitt, der in seiner Wandung die großen Drüsenzellen enthält, und in den die meist umfangreichen Magendrüsen münden. Er steht mit dem Kaumagen durch einen mehr oder weniger langen, meist engen Abschnitt in Verbindung, nämlich die Speiseröhre, die man mit Unrecht bisher als »Schlund« bezeichnet hat. Wenn nun die entodermale Entstehung des Kaumagens der Rotatorien, wie ich sie nach meinen Beobachtungen als durchaus sicher glaube annehmen zu müssen, auch etwas ungewöhnlich erscheinen mag, weil ganz ähnliche Bildungen, z. B. bei den Anneliden und Crustaceen aus der ektodermalen Schlundeinstülpung ihren Ursprung nehmen, so ist diese Entstehungsweise doch keineswegs ganz ohne Analogie. Bei den Nematoden nämlich sondert sich ebenfalls ein Theil der Entodermzellen zur Bildung des Vorderdarms ab, der sich durch eine ringförmige Einschnürung hinter dem sogenannten Pharyngealbulbus sehr scharf von dem Mitteldarme trennt und mit dem Kaumagen der Rotatorien verglichen werden kann (GOETTE, Entwicklungsgeschichte der *Rhabditis nigrovenosa*. 4). Was nun die weitere Entwicklung des Kaumagens anbetrifft, so kann ich darüber nur so viel sagen, dass in der Zellenmasse, die zu seiner Bildung bestimmt ist, ziemlich früh einzelne Chitinstäbe auftreten, die sich nach und nach zu dem vollständigen Kiefergerüst zusammenfügen (Fig. 44). Lange bevor

der Embryo zum Ausschlüpfen aus der Eihaut reif ist, sieht man den Kauapparat schon Kaubewegungen ausführen.

Von der hinteren Hälfte des Entoderms und den aus ihr hervorgehenden Bildungen habe ich eigentlich nichts zu berichten. Wie auch schon von SALENSKY angegeben wurde, gehen die Differenzierungen in dieser Entodermhälfte sehr spät vor sich. Da mir geeignete Schnitte fehlen, so war es mir nicht möglich, festzustellen, ob der Magen mit seinen Drüsen und der Enddarm allein oder auch die Klebdrüsen des Postabdomens und der Geschlechtsapparat aus der hinteren Entodermmasse hervorgehen. Sehr gern hätte ich namentlich die Entwicklung des letztgenannten Organs genauer verfolgt und mir über die gegenseitigen Beziehungen des Keimfaches und des Dottersackes in der Anlage Gewissheit verschafft, es war aber am lebenden Objekt darüber nichts festzustellen und geeignete Schnitte habe ich nicht bekommen.

6. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Rotatorien und ihre Stellung im System.

Es giebt wenige Thierformen, deren Einreihung in das System so große Schwierigkeiten gemacht hat, wie gerade die Rotatorien. Je nachdem die eine oder die andere Bildung diesem oder jenem Autor besonders charakteristisch und für den Vergleich von Wichtigkeit zu sein schien, hat man unseren Thieren eine dem entsprechende Stellung im System angewiesen. Die ältesten Forscher, EHRENBURG und DUJARDIN, reihten sie den Infusorien an. BARROIS stellte sämtliche Rotatorien, SCHMARDT nur die festsitzenden Formen zu den Bryozoen, während er die übrigen als eine besondere Wurmklasse anführte. SALENSKY glaubte Verwandtschaftsbeziehungen zu den Mollusken, insbesondere der Larve von Calyptraea erkennen zu können. Hauptsächlich hat es sich aber in dieser Streitfrage bei den meisten Forschern von je her weniger um die bereits erwähnten Abtheilungen des Thierreichs gehandelt, als vielmehr darum, zu welcher von zwei anderen Thierklassen die Rotatorien nähere Verwandtschaftsbeziehungen besitzen, ob zu den Crustaceen oder zu den Würmern. Die erstere Ansicht ist besonders vertreten durch LEYDIG, BURMEISTER und DANA, während sich die bei Weitem größte Zahl der Autoren für die Zugehörigkeit der Rotatorien zu den Würmern entschieden hat. Besonders hat HATSCHKE diese Frage ausführlicher erörtert und ist dabei zu dem Schluss gekommen, dass eine nahe phylogenetische Beziehung zwischen den Rotatorien und Anneliden bestehe und zwar derart, dass die Rotatorien auf einem Larvenstadium der Anneliden, das er als die Trochophora bezeichnet, stehen geblieben seien oder doch wenigstens in ihrer ganzen Organisation noch sehr

nahe ständen. Ich werde auf diese Ansicht HATSCHEK's noch genauer zu sprechen kommen.

Alle die bisher angestellten Spekulationen über die Verwandtschaftsbeziehungen und die systematische Stellung der Rotatorien besitzen aber nur einen bedingten Werth und können keinen definitiven Ausschlag geben, weil sie meist nur auf den ausgebildeten Organismus, auf dieses oder jenes Organ am fertigen Thier sich beziehen, die Entwicklungsgeschichte aber, von der ja bisher äußerst wenig bekannt war, ganz außer Acht lassen. Dass aber bei allen phylogenetischen Schlüssen in erster Linie die Entwicklungsgeschichte befragt werden muss, dass sie den wichtigsten Prüfstein für die Verwandtschaften der verschiedenen Thierformen abgiebt, das bedarf wohl keiner näheren Begründung. Ich will es daher versuchen, die Beobachtungen, welche ich über die Entwicklung der Rotatorien gemacht und in den vorhergehenden Kapiteln mitgetheilt habe, für den Nachweis der verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Thiere zu verwerthen.

Die Eitheilungen erfolgen bei den Rotatorien, wie oben genauer aus einander gesetzt, in etwas eigenthümlicher Weise, so dass ein Theil des Ektoderms noch lange Zeit mit dem Entoderm in Zusammenhang bleibt, während andererseits das Mesoderm sich früh von dem Entoderm absondert und mit der dorsalen Partie des Ektoderms verbunden bleibt. Wir haben diese Eigenthümlichkeit als eine sekundäre Abänderung bezeichnet, die durch zeitliche Verschiebungen in den einzelnen Theilungsakten hervorgerufen ist. Es ist also nur scheinbar, dass das Ektoderm das Mesoderm liefert, und es besteht in Folge dessen in diesem Punkte kein Widerspruch zu den übrigen Bilateralien.

Die Gastrulation erfolgt durch Umwachsung des soliden Entoderms durch das Ektoderm und zwar so, dass eine hypogastrische Bilateralform zu Stande kommt. Vollzöge sich die Gastrulation und der Schluss des Prostoma in der Weise, wie es nach den Abbildungen von SALENSKY, ECKSTEIN und ZACHARIAS angenommen werden muss, dass nämlich die Längsachse des Eies die Scheitelachse der Gastrula bezeichne, das Prostoma sich gerade an dem unteren oder hinteren Eipol schließe, der Mund aber sekundär am entgegengesetzten Ende zur Entwicklung komme, dann hätten wir den echten pleurogastrischen Bilateraltypus vor uns. Es verhält sich damit aber wesentlich anders. Das Prostoma schließt sich keineswegs an dem einen Eipol, sondern rückt auf die spätere Bauchseite hinüber und bezeichnet die Stelle des definitiven Mundes, der ja bei allen hypogastrischen Bilateralien aus dem Prostoma (direkt oder indirekt) entsteht, während bei den pleurogastrischen Bilateralien daraus der After hervorgeht. Ein weiteres charakteristisches

Merkmal der hypogastrischen Bilateralien ist es, dass eine Kreuzachse der Gastrula zur Längsachse des fertigen Thieres wird. Auch dieses trifft für die Rotatorien zu, wenn wir bedenken, dass eine Verschiebung des gesammten Keimes stattfindet derart, dass der Scheitelpol, welchen wir Anfangs an dem in meinen Abbildungen stets nach rechts gezeichneten, d. h. dem ektodermalen Eiende annehmen müssen, allmählich auf die dorsale Seite hinüber wandert, so dass also die Scheitelachse, welche Anfangs mit der Längsachse des Eies zusammenfällt, schließlich senkrecht zu derselben steht, mithin also eine Kreuzachse zur Längsachse des Thieres wird. Es ist also nur scheinbar, dass das Hinterende des Embryo an dem Scheitelpol entsteht, es bezeichnet nur die Stelle, wo vor der Verschiebung der Scheitelpol lag. Eine solche Umlagerung des Ektoderms ist aber durchaus nicht charakteristisch und eigenthümlich für die Rotatorien, ganz dieselbe Erscheinung tritt uns entgegen bei den Nematoden und verschiedenen Crustaceen (*Oniscus*, *Balanus*).

Aus den bisherigen Betrachtungen geht nur so viel hervor, dass die Rotatorien als echte hypogastrische Bilateralien aufzufassen sind. Es lassen sich daraus aber noch keine Schlüsse ziehen für eine nähere Verwandtschaft mit einer bestimmten Abtheilung derselben.

Es seien nun zunächst die Punkte genauer erörtert und vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte beleuchtet, welche man mit Recht oder mit Unrecht für eine Verwandtschaft der Rotatorien zu den Würmern angeführt hat.

HATSCHKE gründet in seiner Trochophora-Theorie die nahe Verwandtschaft der Rotatorien mit den Anneliden namentlich auf das Verhalten des Räderorgans der ersteren, welches nach seinem Bau, wie auch nach seiner Funktion durchaus übereinstimmen soll mit den Wimperkränzen der Anneliden-Larven. Es ist in der That richtig, dass, wie von HATSCHKE angegeben wird, bei einigen Rotatorien ein doppelter Wimperapparat vorhanden ist, der aber in keiner Weise mit dem prä- und postoralen Wimperkranz der Trochophora verglichen werden kann. Von einem geschlossenen, präoralen Wimperkranz kann in den bei Weitem meisten Fällen durchaus keine Rede sein, weil das Räderorgan nicht dorsal vor der Mundöffnung hinzieht, sondern sich an der Ventralseite direkt in die Mundhöhle hinein fortsetzt und viel richtiger als ein perioraler Wimperkranz zu bezeichnen ist. Nur die Gattungen *Melicerta* und *Lacinularia*, so wie die sehr absonderliche Form der *Trochosphaera aequatorialis* besitzen einen geschlossenen präoralen Wimperkranz. Da bei diesen Formen außerdem noch ein postoraler — bei *Trochosphaera rudimentärer* — Wimperkranz vorhanden ist, so

ist eine scheinbare Übereinstimmung mit den Wimperkränzen der Anneliden-Larven nicht zu leugnen.

Wenn wir aber auf die Entwicklung des Räderorgans der Rotatorien Rücksicht nehmen, welches nach meinen Untersuchungen aus der vorderen Ektodermeinstülpung auf ähnliche Weise entsteht wie der Tentakelkranz der Bryozoen, so fällt jede Möglichkeit hinweg, es mit den Wimperkränzen der Würmer zu homologisiren. Der präorale Wimperkranz umsäumt bei allen Würmern das Scheitelfeld, so dass also innerhalb desselben an dem Scheitelpol das Hirn entsteht. Bei den Rotatorien liegt aber das Hirn stets außerhalb des Räderorgans, welches hier also nicht das Scheitelfeld umfasst. Selbst bei der *Trochospaera aequatorialis*, welche in ihrer kugeligen Gestalt sehr an Wurmlarven erinnert, liegen die beiden Augen außerhalb des äquatorialen Wimperreifens. Würde derselbe wie bei den Wurmlarven das Scheitelfeld umgrenzen, so würden auch die Augen innerhalb desselben am Scheitelpol gelegen sein. Das Räderorgan der Rotatorien entspricht demnach in keiner Weise den Wimperkränzen der Wurmlarven, und es lassen sich darauf hin also keine verwandtschaftlichen Beziehungen aufstellen.

In der Entwicklungsgeschichte der Rotatorien tritt uns aber eine andere Bildung entgegen, welche meiner Ansicht nach viel eher auf eine Verwandtschaft mit den Würmern — und zwar den niederen — hindeutet. Ich meine die lappenförmigen Bildungen in der Umgebung des Mundes, welche bei allen jungen Embryonen sehr deutlich wahrzunehmen sind (Fig. 35 und 36). Es scheint mir dies ein Erbtheil zu sein von den Turbellarien-Larven her, bei denen diese lappigen Anhängen zu so großer Entwicklung gelangen.

Auch in ihrem anatomischen Bau erinnern die Rotatorien in manchen Punkten an die Würmer, namentlich was den Exkretionsapparat anbelangt, so dass also nicht zu bestreiten ist, dass sie mit denselben in einem genetischen Zusammenhang stehen. Doch kann ich mich der Ansicht HATSCHEK's, dass sie mit den Anneliden in Verbindung zu bringen und den Larvenformen derselben gleich zu stellen seien, durchaus nicht anschließen. Wir müssen die Anknüpfungspunkte viel tiefer suchen, bei den niedrigst stehenden und am einfachsten organisirten Wurmformen, den Turbellarien. Gegen eine Verwandtschaft der Rotatorien mit den Anneliden spricht namentlich auch noch die Mesodermbildung. Wie oben genauer aus einander gesetzt, liegt das Mesoderm der Rotatorien am vorderen Rande des Prostoma, während es doch bei allen höheren Würmern ohne Ausnahme am Hinterende des Körpers entsteht. Die Mesodermbildung der Rotatorien kann sich nur entwickelt

haben aus einer ganz niederen, noch nicht bestimmt lokalisirten Bildungsweise des Mesoderms, wie wir sie bei den Turbellarien antreffen.

Bei der Frage, wohin die Rotatorien im System zu stellen seien, sind außer den Würmern namentlich die Krebse in Betracht genommen, und aus der Anatomie unserer Thiere besonders von LEYDIG und BURMEISTER sehr viele Punkte angeführt, welche für eine Verwandtschaft mit den Krebsen sprechen. Auch die Entwicklungsgeschichte lässt es nicht an Merkmalen fehlen, welche uns entschieden auf die Krebse verweisen.

Da käme zunächst die Mesodermbildung. Während das Mesoderm der Rotatorien wegen seiner Lage vor dem Prostoma durchaus nicht mit dem der höheren Würmer verglichen werden kann, finden sich ganz dieselben Lagebeziehungen bei einigen Crustaceen. Es sei hier nur erinnert an die Entwicklung des Flusskrebse, von der REICHENBACH (12) festgestellt hat, dass das Mesoderm in der Umgebung des vorderen Prostomarandes vom Entoderm aus entsteht.

In erster Linie verweist aber das embryonale Postabdomen der Rotatorien auf die Krebse. Dass, je mehr sich der Embryo der Reife nähert, eine Rückbildung des Postabdomens auftritt, indem das Entoderm sich mehr und mehr zurückzieht und der Darmkanal schließlich vor dem Postabdomen durch den dorsalen After ausmündet, ist eine Erscheinung, die auch bei den Krebsen ihr Homologon findet. Die dorsale Lage des Afters ist für gewisse Krebse (cf. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* [6, Fig. 24 und 25]) eben so charakteristisch wie für die Rotatorien. Was ferner die Gliederung und die Gabelung des Postabdomens der Rotatorien betrifft, so erinnert auch das wieder an gewisse Krebse, namentlich an die Copepoden. Ich bin der Ansicht, dass diese in Betreff des Postabdomens der Rotatorien angeführten Verhältnisse von großer Wichtigkeit sind und uns ganz entschieden berechtigen, daraufhin eine Verwandtschaft derselben mit den Krebsen anzunehmen. Die Möglichkeit, das Postabdomen der Rotatorien mit dem Fuße der Mollusken zu vergleichen, wie es auch schon geschehen ist, fällt also hinweg, sobald wir auf seine Entwicklung Rücksicht nehmen und nicht allein danach urtheilen, wie es sich uns am fertigen Thier darstellt.

Der Kauapparat der Rotatorien spricht weder für die Würmer noch für die Krebse, weil derselbe nach meinen Untersuchungen entodermalen Ursprungs ist, die entsprechenden Bildungen bei den Würmern und Krebsen aber aus dem Ektoderm (Schlund) entstehen.

Was nun noch das Nervensystem betrifft, so spricht das Fehlen

eines Bauchmarkes sowohl gegen die höheren Würmer wie gegen die Krebse.

Das Resultat meiner Untersuchungen besteht nun schließlich darin, dass es in Zukunft nicht mehr möglich sein wird, wie es in letzter Zeit vielfach geschah, die Rotatorien in die Klasse der Würmer selbst einzureihen. Andererseits kann aber auch davon nicht die Rede sein, sie direkt zu den Krebsen zu stellen. Wir haben vielmehr die Rotatorien als eine Zwischenform zwischen den niederen Würmern und den niederen Krebsen zu betrachten und in dem System als besondere Abtheilung zwischen den Würmern und den Krebsen aufzuführen.

Rostock, März 1886.

Litteraturverzeichnis.

1. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und Konjugation der Infusorien. Abhandlungen, herausgegeben von der SENCKENBERG'schen naturf. Gesellschaft. Bd. X. 1876.
2. K. ECKSTEIN, Die Rotatorien der Umgegend von Gießen. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
3. W. FLEMMING, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissensch., math.-naturw. Klasse. T. 71. 3. Abth. 4.
4. A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1. und 2. Theil. Leipzig 1882 und 1884.
5. GROBEN, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arbeiten des zool. Inst. zu Wien. Tom II, Heft 2.
6. — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. Arbeiten des zool. Inst. zu Wien. Tom III, Heft 3.
7. HATSCHKE, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut der Universität Wien. I. 1878.
8. FR. LEYDIG, Über den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Diese Zeitschr. Bd. VI. 1854.
9. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Lacinularia socialis*. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
10. NÄGELI, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Räderthiere. Diss. inaug. Zürich 1852.
11. L. PLATE, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XIX.
12. REICHENBACH, Die Embryonalanlage und die erste Entwicklung des Flusskrebse. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
13. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des *Brachionus urceolaris*. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.

14. SEMPER, *Trochosphaera aequatorialis*. Das Räderthier der Philippinen. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
15. WEISSE, Über die Entwicklung der Eier der *Floscularia ornata* Ehg. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
16. ZACHARIAS, Über Fortpflanzung und Entwicklung von *Rotifer vulgaris*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

- ds*, Dottersack;
eh, Eihaut;
ek, Ektoderm;
en, Entoderm;
k, Keimfach;
kl, Kopfklappen;
km, Anlage des Kaumagens;
kv, künftiges Vorderende;
ms, Mesoderm;
n, Nucleus;
n', Nucleolus;
o, Ei;
p, Postabdomen;
pr, Prostoma;
sl, Seitenlappen;
sp, Scheitelpol;
ves, vordere Ektodermeinstülpung.

Tafel XIX und XX.

Fig. 1—3. Weibliche Geschlechtsorgane von *Brachionus urceolaris*. Pikrokarmenpräparate. Vergr. 700.

Fig. 4. Ein Theil von einem Schnitt durch den Dottersack von *Eosphora digitata*. Die vier Kerne zeigen die stark gelappten Nucleoli. Vergr. 700.

Fig. 5. Schnitt durch den Geschlechtsapparat und ein in Bildung begriffenes Ei von *Rotifer vulgaris*. Von den vier Kernen des Dottersackes sind nur zwei getroffen, eben so nur einige von den Kernen des Keimfaches. Vergr. 800.

Fig. 6—10. Schnitte durch Eier von *Eosphora digitata*. Vergr. 800.

Fig. 6. Schnitt durch ein ganz junges Ei.

Fig. 7. Schnitt durch ein älteres Ei, in dem der Dotter schon anfängt grobkörnig zu werden. Eikern wie in voriger Figur länglich, bläschenförmig.

Fig. 8. Schnitt durch ein fast reifes Ei, in dem die Membran des Eikernes, welcher an die Peripherie gerückt ist, sich theilweise aufgelöst hat.

Fig. 9 und 10. Innerhalb der Substanz des aufgelösten Eikernes hat sich eine Kernspindel gebildet. Der Dotter ist sehr grobkörnig geworden.

Fig. 11—37. Fortlaufende Entwicklungsstadien von *Eosphora digitata*. Alle Figuren sind mit dem künftigen Vorderende (*kv*) nach rechts gezeichnet. Vergr. 350.

Fig. 41. Erste Eitheilung; ein größeres Blastomer *a* und ein kleineres *b*.

Fig. 42. Von dem größeren Blastomer *a* hat sich ein kleineres *a'* abgetheilt.

Fig. 43. Das kleinere Blastomer *b* hat sich getheilt.

Fig. 44. Dasselbe Stadium. Die drei kleineren Blastomeren rücken auf die spätere dorsale Seite hinüber, dadurch wird der Keim bilateral-symmetrisch.

Fig. 45. Dasselbe Stadium von der Bauchseite. Die größere Zelle *a* ragt gegen die kleineren vor.

Fig. 46. Die drei dorsalen Zellen haben sich in sechs getheilt, von denen die drei vorderen in ihrer vorderen Hälfte eine starke Anhäufung von Dotterkörnern zeigen.

Fig. 47. Dasselbe Stadium in der linken Seitenansicht. Von der Zelle *a* hat sich die ventrale Zelle *a''* abgetheilt.

Fig. 48. Dasselbe Stadium von der Bauchseite.

Fig. 49. Ebenfalls Ansicht von der Bauchseite. Die dorsalen Zellen und die hintere ventrale Zelle *a''* haben sich getheilt.

Fig. 20. Ebenfalls von der Bauchseite dargestellt. Nachdem sich von der größeren, vorderen Zelle *a* noch eine Zelle *a^{IV}* abgetheilt hat, wird der Rest, die Zelle *en*, zum Entoderm, alles Andere wird zum Ektoderm mit Ausnahme der dunklen Zellen *ms*, welche die Anlage des Mesoderms bilden.

Fig. 24—23. Dieselben Stadien, und zwar ist

Fig. 24 halb von unten und halb von der Seite,

Fig. 22 in der linken Seitenansicht,

Fig. 23 von der Rückenseite dargestellt.

Fig. 24. Aus den drei dorsalen Zellreihen sind durch meridionale Theilungen deren sechs hervorgegangen.

Fig. 25. Linke Seitenansicht. Auch die ventralen Ektodermzellen haben sich bereits getheilt, jedoch sind die mittleren Theilstücke derselben noch verhältnismäßig groß. Die Entodermzelle wird in das Innere des Keimes gedrängt.

Fig. 26. Ebenfalls linke Seitenansicht. Das Entoderm, welches ganz in das Innere des Keimes gerückt ist, hat sich bereits getheilt in eine kleine hintere und zwei größere vordere Zellen. Das Prostoma liegt am Vorderende ventral.

Fig. 27. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitt.

Fig. 28. Ansicht von der Bauchseite. Die sechs Mesodermzellen bilden einen Halbkreis am vorderen Rande des Prostoma. Im Grunde des Prostoma erblickt man die beiden vorderen Entodermzellen.

Fig. 29. Linke Seitenansicht von einem etwas späteren Entwicklungsstadium. Die Mesodermzellen, welche immer mehr von dem nachwachsenden Ektoderm auf die Bauchseite hinübergedrängt werden, haben sich durch quere Theilungen auf zwölf vermehrt. Die beiden vorderen Entodermzellen haben sich gleichfalls getheilt.

Fig. 30. Ein etwas weiter entwickelter Embryo in derselben Lage. Die Mesodermzellen sind von dem Ektoderm ins Innere gedrängt.

Fig. 31. Optischer Frontalschnitt des in Fig. 30 abgebildeten Stadiums mit fünf Entodermzellen.

Fig. 32. Linke Seitenansicht. Das Ektoderm ist im optischen Durchschnitt gezeichnet. Die Ektodermeinstülpung *ves* besitzt eine schräge Richtung nach vorn und aufwärts. Das Entoderm hat sich wiederholt getheilt und bildet eine kugelige, solide Masse. Das Mesoderm rückt in Form einer Zellschicht auf die dorsale Seite hinüber.

Fig. 33. Derselbe Embryo in der Rückenansicht, Ektoderm ebenfalls im optischen Durchschnitt gezeichnet.

Fig. 34. Äußere Ansicht von einer etwas späteren Entwicklungsstufe. An der Bauchseite hat sich eine längliche Vertiefung im Ektoderm gebildet. Anlage von Kopf- (*kl*) und Seitenlappen (*sl*).

Fig. 35. Dasselbe von einem älteren Embryo. Die Anlage des Postabdomens *p* wächst nach vorn aus. Die Lappenbildungen treten deutlicher hervor.

Fig. 36. Dasselbe von der Bauchseite.

Fig. 37. Ein weiter entwickelter Embryo in der linken Seitenansicht.

Fig. 38. Schnitt durch ein frühes Entwicklungsstadium von *Rotifer vulgaris*. Derselbe zeigt die körnige Beschaffenheit der ersten Blastomerenkerne, von denen einer in Theilung begriffen ist. Vergr. 800.

Fig. 39. Frontalschnitt durch einen Embryo von *Rotifer vulgaris*, welcher sich auf demselben Entwicklungsstadium befindet wie der in Fig. 27 im optischen Durchschnitt dargestellte. Vergr. 800.

Fig. 40—44. Schnitte durch Embryonen von *Brachionus urceolaris*. Vergr. 700.

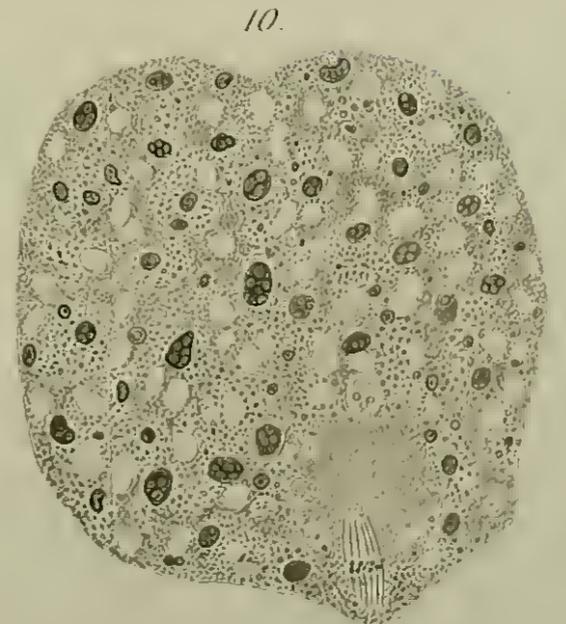
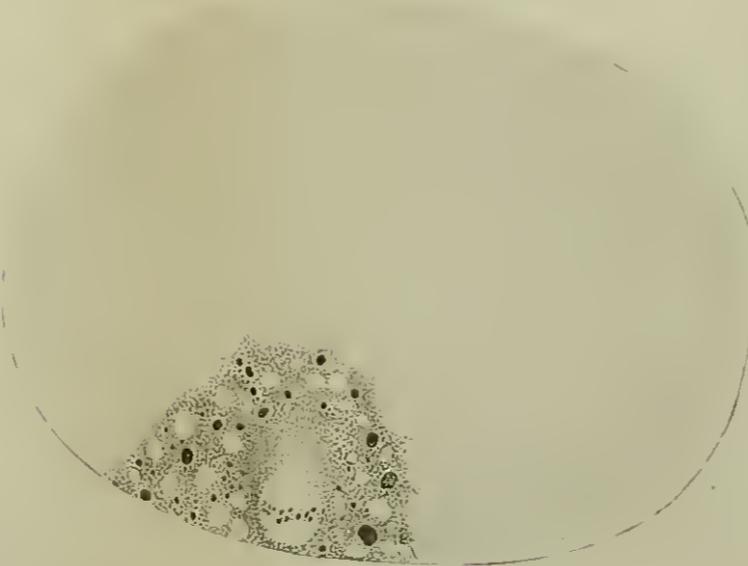
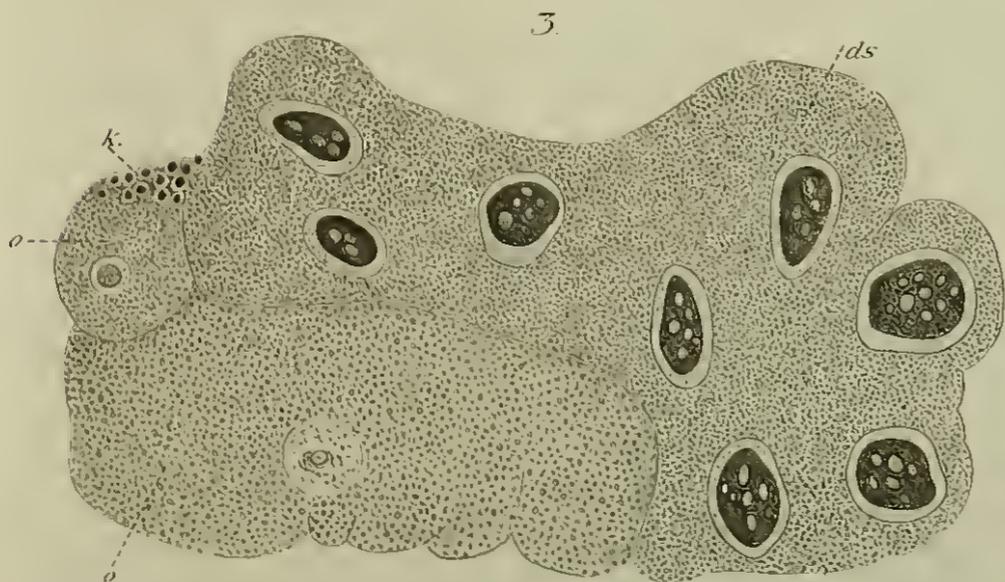
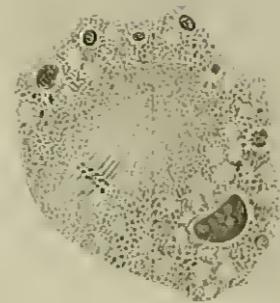
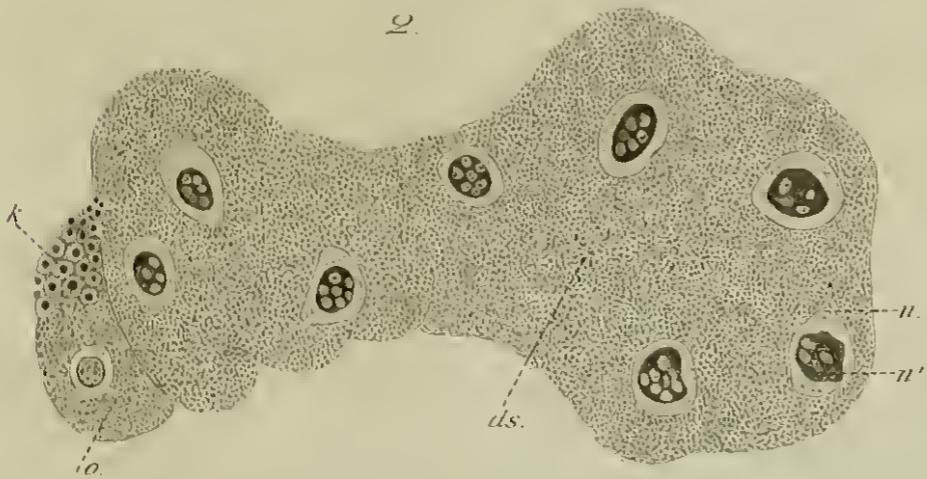
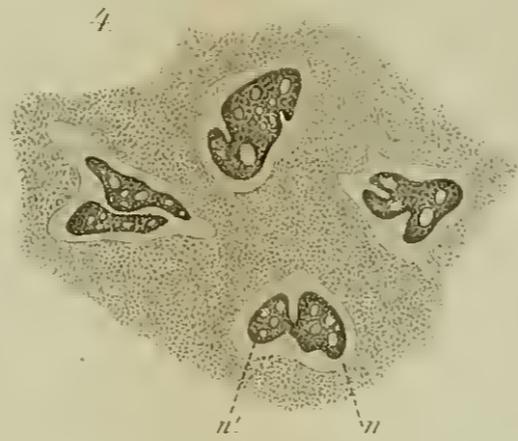
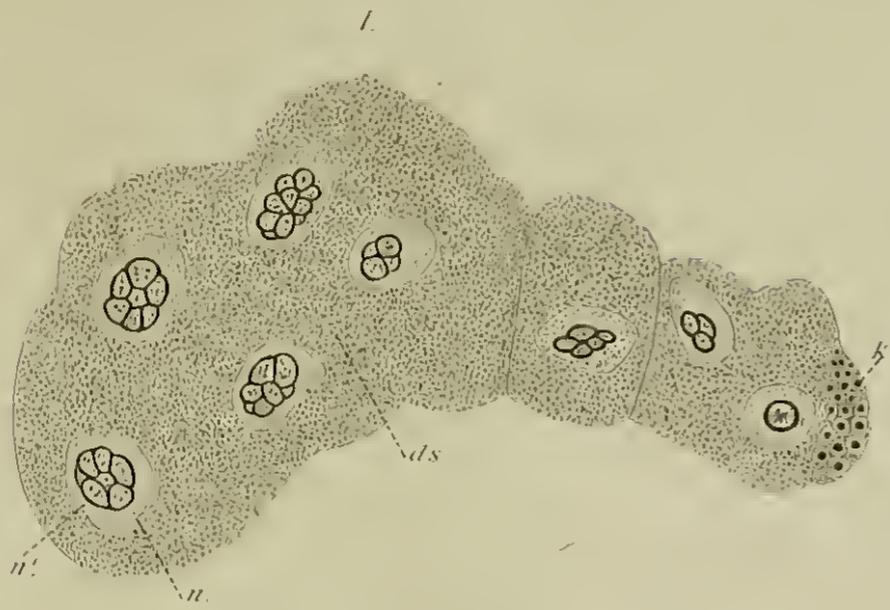
Fig. 40. Ein nicht ganz medianer Längsschnitt von demselben Stadium wie Fig. 27 und 39.

Fig. 41. Ein ziemlich der Medianebene entsprechender Längsschnitt, welcher ungefähr das in Fig. 32 dargestellte Stadium betrifft. Leider ist die vordere Partie des Schnittes etwas zerrissen, so dass die Ektodermeinstülpung *ves* an Deutlichkeit zu wünschen übrig lässt. Die Mesodermis *ms*, desgleichen das radiär angeordnete, solide Entoderm sind deutlich zu erkennen.

Fig. 42. Ein gleichfalls nicht ganz medianer Schnitt von einem älteren Embryo. Das Entoderm hat sich in eine vordere und eine hintere Hälfte gesondert.

Fig. 43. Medianschnitt von einem weiter entwickelten Embryo. Aus der vorderen Entodermhälfte *km* geht der Kaumagen hervor. In derselben sind bereits die ersten Chitinstäbe *ch* des Kiefergerüsts angelegt.

Fig. 44. Medianschnitt durch einen fast reifen Embryo, an dem schon Theile des Hautpanzers zu erkennen sind (*Z* ist eine Zacke des vorderen Panzerrandes). Aus der vorderen Ektodermeinstülpung sind das embryonal eingestülpte Räderorgan *R* und der kurze Schlund hervorgegangen, während der Kaumagen *km* durch seine Lage deutlich seine Entstehung aus dem Entoderm erkennen lässt.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Tessin G.

Artikel/Article: [Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. 273-302](#)