

Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden.

I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*.

Von

R. S. Bergh.

Mit Tafel XIX—XXI.

Einleitung.

Die nachfolgenden Erwägungen bildeten die Veranlassung zu der hier vorliegenden Untersuchung.

Es schien noch vor wenigen Jahren, als ob zwischen Hirudineen und Oligochaeten in mehrfacher Hinsicht höchst bedeutende Abweichungen vorhanden seien mit Rücksicht auf den Aufbau und die Differenzirung des Keimstreifens. Während man bei den Oligochaeten am Hinterende des Keimstreifens gewöhnlich nur eine Urzelle (oder Polzelle) jederseits fand, durch deren Thätigkeit bekanntlich nur das sogenannte Mesoderm entsteht, war es gelungen bei den Blutegeln jederseits am Hinterende des Keimstreifens fünf Urzellen zu finden, und durch die Thätigkeit dieser Urzellen entsteht ein Keimstreifen, aus dem sich nicht nur »mesodermale« Theile bilden, sondern aus dem unter Anderem auch die Bauchkette entsteht. Ja, bei den Kiefern gelang es sogar nachzuweisen, dass der ganze Rumpf des erwachsenen Thieres mit Ausnahme des Mitteldarmepithels sich aus dem Keimstreifen entwickelt.

Der Erste, der die größere Anzahl von Zellen und Zellreihen gesehen hat, ist, so viel mir bekannt, RATHKE¹, der bei *Nephelis* ein Bild davon lieferte. Später hat BÜTSCHLI am Hinterende des Keimstreifens von *Nephelis* mehrere große Zellen gezeichnet², ohne in seinem Text

¹ H. RATHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862. Taf. V, Fig. 7.

² O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtl. Beiträge. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1876. Taf. XVIII, Fig. 43.

Genaueres darüber anzugeben; auch ROBIN stellte eine größere Anzahl solcher Polzellen für Clepsine in seinen zahlreichen Abbildungen dar¹. Die Sache wurde doch erst durch die vorzüglichen Untersuchungen WHITMAN's von 1878 über die Furchung und die Bildung des Keimstreifens von Clepsine² genauer aufgeklärt. WHITMAN hat hier nachgewiesen, dass alle zehn Urzellen des Keimstreifens aus einer einzigen Furchungskugel hervorgehen, die sich erst in zwei Zellen theilt, die als der »primäre Neuroblast« und der »primäre Mesoblast« bezeichnet wurden; letzterer theilt sich dann weiter in die zwei tiefer liegenden »Mesoblasten«, ersterer in die acht mehr oberflächlich liegenden »Neuroblasten«. Ich habe nach eigenen Untersuchungen diese Darstellung WHITMAN's für Clepsine bestätigt³, indem ich zwar mit Bezug auf die weitere Umbildung des Keimstreifens anderer Ansicht war wie WHITMAN; wie es schon der Name andeutet, ließ dieser Verfasser in der citirten Arbeit die »Neuroblasten« und die von ihnen ausgehenden Zellreihen alle in die Bildung des Nervensystems ganz und gar aufgehen.

Bei den Kieferegeln war es mir gelungen genau dieselbe Zusammensetzung des Keimstreifens nachzuweisen, wie sie WHITMAN bei Clepsine gefunden hatte: jederseits aus fünf Zellreihen, von denen die vier mehr oberflächlich liegen, die eine dagegen tiefer, und die hinten von Polzellen ausgehen⁴. Mit Bezug auf das weitere Schicksal dieser Zellreihen theilte ich in so fern die Ansicht WHITMAN's, dass es sich feststellen ließ, dass sich aus dem Keimstreifen (»Rumpfkeimen«) nicht nur »mesodermale« Theile, sondern auch Bauchkette und Epidermis bilden. Ich stellte somit den Satz auf, dass »die Rumpfkeime« der Blutegel nicht den Mesodermstreifen der Regenwürmer streng homolog sind, sondern letztere entsprechen nur einem Theil der in den ersteren enthaltenen Gebilde. Ich vermochte es aber nicht herauszubringen, was aus jeder einzelnen der fünf Zellreihen entsteht, und ob sich die vier oberflächlich liegenden mit Bezug auf ihre definitive Ausbildung von einander unterscheiden.

Später hat WHITMAN seine Untersuchungen an Clepsine wieder

¹ CH. ROBIN, Mém. sur le développement embryonnaire des Hirudinees. Mém. de l'acad. de l'inst. de France. Tom. XI. 1875.

² C. O. WHITMAN, The Embryology of Clepsine. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XVIII. (N. S.) 1878. p. 215 ff.

³ R. S. BERGH, Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kieferegel. Zool. Anzeiger. Nr. 216. 1886. p. 112.

⁴ R. S. BERGH, Die Metamorphose von Aulostoma gulo. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VII. 1885. p. 231, sowie: Über die Metamorphose von Nephelis. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1884. p. 284.

aufgenommen¹, und er gelangte rücksichtlich der Differenzirung des Keimstreifens theilweise zu neuen Ergebnissen. Die tieferen Zellreihen hält er wie früher für identisch mit den »Mesodermstreifen«; von den vier oberflächlich gelegenen geht aber, wie er jetzt erkannt hat, nur die der ventralen Medianlinie am nächsten gelegene in die Bildung der Bauchkette auf, und wird demgemäß jetzt nur diese als Neuralreihe, und ihre Urzelle als Neuroblast bezeichnet; die zwei nächst folgenden Zellreihen bezeichnet er als »Nephridialreihen« und ihre Urzellen als »Nephroblasten«, weil dieselben bei der Bildung der Nephridien (Segmentalorgane) verwendet werden sollen; die vierte (äußere) Reihe würde mit dem indifferenten Namen »laterale oder äußere Reihe« belegt, ihre Urzelle heißt »lateraler Teloblast«. WHITMAN gelangte mit Rücksicht auf die Bedeutung dieser Reihe nicht ganz ins Reine, jedoch vermuthete er, dass sich aus derselben Muskelgewebe entwickle². Es wäre somit nach der neuen Darstellung WHITMAN's jede Zellreihe als Anlage für ein besonderes Organsystem zu betrachten.

Eine andere Darstellung der Differenzirung der vier oberflächlichen Zellreihen gab kürzlich in vorläufiger Mittheilung nach Untersuchungen an *Nephelis* ST. APATHY³. Nach diesem Verfasser gehen jederseits die drei inneren Reihen ganz und gar in die Bildung der Bauchkette auf, und zwar so, dass aus der innersten das ganze System der Längskommissuren, aus der zweiten die Ganglien kapseln, aus der dritten die peripherischen Nervenstämmen entstehen. Aus der vierten (äußersten) Reihe soll sich die Längsmuskulatur bilden⁴.

Während somit alle neueren Untersucher, die sich eingehender mit der Entwicklung der Blutelgel beschäftigten, darüber einverstanden sind, dass ihre Keimstreifen (d. h. die Summe der fünf Zellreihen, die von Urzellen ausgehen) nicht schlechthin »Mesodermstreifen« sind⁵,

¹ C. O. WHITMAN, A contribution to the history of the Germ-layers in Clepsine. *Journal of Morphology*. Vol. I. No. 4. 1887. p. 405 ff.

² C. O. WHITMAN, The Germ-layers in Clepsine. *Zool. Anz.* Nr. 248. 1886. p. 473.

³ ST. APATHY, Nach welcher Richtung muss die Nervenlehre reformirt werden? *Biol. Centralblatt*. Bd. IX. Decbr. 1889. Nr. 49. p. 603.

⁴ APATHY drückt sich übrigens über die Zusammensetzung des Keimstreifens recht sonderbar aus: »Die Keimstreifen, welche, wie schon WHITMAN gezeigt hat, auf vier Teloblasten zurückgeführt werden können und in gewissen Stadien ziemlich weit nach vorn als vier Längsfelder von Zellen sich verfolgen lassen« etc. WHITMAN hat aber nachgewiesen, dass sich jede Keimstreifenhälfte auf fünf Teloblasten zurückführen lässt. Oder rechnet APATHY die tieferen Zellreihen mit ihren Urzellen gar nicht mit zum Keimstreifen?

⁵ Als Kuriosum sei erwähnt, dass kürzlich RABL (Theorie des Mesoderms. *Morphol. Jahrb.* Bd. XV. 1889. p. 496) mit der Behauptung auftrat, dass »die beiden Streifen an der Bauchseite« einfach »Mesodermstreifen« seien, und seinen

so ist dagegen die Frage noch nicht definitiv gelöst worden, was für eine Bedeutung jede einzelne der Zellreihen und Urzellen hat. Denn seit Jahren bin ich mit Untersuchungen über diesen äußerst schwierigen Gegenstand beschäftigt, die mir zwar noch nicht hinlänglich befriedigende Ergebnisse geliefert haben, die jedoch so viel erkennen lassen, dass weder die alte noch die neue Darstellung WHITMAN's, noch auch diejenige APATHY's ganz das Richtige getroffen hat.

Bei den Oligochaeten wurde, wie erwähnt, ganz allgemein die Existenz von nur einem Zellstreifen und einer Urzelle jederseits im Keimstreifen behauptet, nämlich der sog. Mesodermstreifen und Urmesodermzellen. Doch lag schon von früherer Zeit eine Angabe vor, nach welcher bei *Tubifex* eine größere Zahl von großen Zellen am Hinterende des Keimstreifens vorkommen soll. Die betreffende Angabe rührt von KOWALEVSKY her, der am Schluss seiner Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte von *Euaxes*¹ sagt: »Ich möchte hier nur noch bemerken, dass auch bei *Tubifex* so eine Scheidung der Keimblätter zu verfolgen ist, nur mit dem Unterschiede, dass die Keimstreifen an ihren hinteren Enden nicht zusammenliegen, sondern weit von einander abrücken, und dass man an dessen hinteren Enden nicht zu einer großen, sondern zu drei und in späteren Stadien zu fünf Zellen sieht, und dass die Keimstreifen selbst aus fünf Längsreihen von Zellen bestehen.« Diese Angaben scheinen sehr wenig beachtet worden zu sein, und es war daher von bedeutender Wichtigkeit, dass vor wenigen Jahren WILSON bei *Lumbricus* ganz entsprechende Verhältnisse nachwies² und außerdem die Mittheilung machte, dass die vier oberflächlichen Zellreihen im Ektoderm liegen³. Was das weitere Schicksal dieser vier Zellreihen betrifft, war WILSON ganz derselben Ansicht wie WHITMAN: dass aus der inneren die Bauchkette, aus den beiden mittleren die Nephridien entstehen, während er es nicht herausbringen konnte, was aus der äußeren hervorgeht.

Zweifel an dem Zugrundegehen der ursprünglichen Epidermis der Kieferegels in sehr sarkastischer Weise äußerte. RAEL ist also durch seine »Untersuchungen« nicht so weit gekommen wie vor etwa dreißig Jahren RATHKE trotz der Unvollkommenheit der damaligen Technik.

¹ A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'acad. impér. de St. Pétersbourg. Ser. VII. Tom. XVI. 1874. No. 12. p. 20.

² EDM. B. WILSON, The Germ-Bands of *Lumbricus*. Journal of Morphology. Vol. I. No. 4. 1887. p. 183 ff.

³ Bei *Lumbricus* »communis« (bekanntlich einer kollektiven Art) fand WILSON vier Urzellen und vier Zellreihen jederseits im Ektoderm, bei *Lumbricus* »olidus« (= foetidus) nur drei solche, bei *Lumbricus* »agricola« (= terrestris) vier Zellreihen, aber nur drei Urzellen (die äußere soll fehlen).

Schon vor dem Erscheinen von WILSON's Abhandlung war ich durch Untersuchungen an *Criodrilus* zu dem Ergebnis gelangt¹, dass die Nephridien keineswegs aus der Epidermis (oder Ektoderm sensu strictiori) entsteht, sondern sich ganz und gar aus der Hautmuskelpalte (»parietalem Mesoderm«) entwickeln; auch vermochte ich die ektodermalen Urzellen und Zellreihen bei *Criodrilus* in den von mir untersuchten Entwicklungsstadien weder damals noch später aufzufinden. Die Sache interessirte mich aber ungemein, erstens weil nach den Ergebnissen WILSON's eine so große Ähnlichkeit im Aufbau des Keimstreifens bei Oligochaeten und Hirudineen vorhanden wäre, und weil die Oligochaeten in der Hinsicht (wie auch sonst) primitivere Verhältnisse aufweisen würden; zweitens weil ich schon früher die Regenwurmembryonen als Objekte kannte, an denen es leichter ist mit Bezug auf den Schichtenbau des Embryo und auf die Organogenese vorwärts zu kommen als bei den Jungen der Blutegel. Ich ging daher an diese Untersuchung heran, und es gelang sehr leicht die Existenz der im Ektoderm gelegenen WILSON'schen Zellreihen und Urzellen zu konstatiren, und die Hauptvorgänge ihrer weiteren Entwicklung festzustellen war auch nicht allzu schwierig. So konnte ich Mitte Februar dieses Jahres einen vorläufigen Bericht über meine Untersuchungsergebnisse schreiben².

Diese Arbeit ist also in der Absicht verfasst, die Bedeutung der verschiedenen, dem Keimstreifen angehörigen Elementartheile aufzuklären und dadurch den Vergleich mit anderen Anneliden (besonders Hirudineen) um einen kleinen Schritt weiter zu führen. Danach behandle ich zunächst die WILSON'schen Streifen und ihre Entwicklung; nachher muss auch noch die Bildungsgeschichte der Segmentalorgane und der Borstensäcke genauer betrachtet werden, weil WILSON die ersteren, wie erwähnt, von den »Nephroblasten« und »Nephridialreihen« herleitet, und auch über die Entwicklung der Borstensäcke Angaben gemacht hat, die nicht richtig sind. Einen eigentlich histogenetischen Zweck hat diese Arbeit somit nicht; ich gehe auf histogenetische Vorgänge hier nur in so fern ein, als es die Darstellung der eben genannten Gegenstände nothwendig macht.

In einer Beziehung muss ich im Voraus um Entschuldigung bitten. Ich habe nämlich keine Reinkulturen einzelner Arten von Regenwürmern angelegt, sondern die Kokons einfach aus der Erde aufgedigelt.

¹ R. S. BERGH, Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei *Criodrilus*. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VIII. 1888. p. 223 ff.

² R. S. BERGH, Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer. Zool. Anz. 1890. Nr. 332. p. 486.

Desshalb war die Artbestimmung der Embryonen nicht so sicher wie erwünscht. Die Kokons waren (jedenfalls bei Weitem die meisten derselben) zwei Arten gehörig, einer größeren und einer kleineren, als welche ich *Lumbricus* (Allolobophora) *turgidus* Eisen (= *Lumbricus communis* p. p.) und *Lumbricus* (Allolob.) *riparius* Hoffm. (= *chloroticus*) vermuthe, weil nur diese beiden Arten in dieser Erde in großer Anzahl gefunden wurden. Übrigens stimmen die in beiden Arten von Kokons enthaltenen Embryonen mit einander ganz genau überein, sogar die Größenverhältnisse der Embryonen und der ganz jungen Würmer sind dieselben für beide. In beiden Fällen enthält jeder Kokon nur einen einzigen Embryo.

I. Zur Entwicklung und Differenzirung der Wilson'schen Zellreihen.

Nachfolgern auf diesem Gebiete möchte ich zur ersten Orientirung über die WILSON'schen Streifen folgendes, von L. RANVIER übrigens für ganz andere Zwecke angegebene Verfahren empfehlen. Embryonen von 0,5—0,8 mm Länge werden auf circa 5 Minuten in frisch ausgepressten und durch Flanell filtrirten Citronensaft gebracht, werden danach circa 20 Minuten in eine 4%ige Lösung von Goldchlorid eingelegt, worauf die Reduktion in einem Gemisch von einem Theil Ameisensäure und vier Theilen Wasser im Tageslicht erfolgt. Nach einer bis zwei Stunden sind die Embryonen röthlich und recht weich geworden; man bringe sie nun auf einen Objektträger, ziehe die ganze Rückenhaut ab und lege die isolirte Bauchwand mit der Außenseite nach oben (Deckglas mit Wachsfüßchen, Untersuchung in Wasser!); dies gelingt Alles sehr leicht. Bei dieser Behandlungsweise treten die Urzellen und die Zellreihen als solche individualisirt mit einer geradezu wunderbaren Klarheit hervor; im ganzen hinteren Theile sind sie durch helle Linien von einander getrennt (die Ursache dazu ist wohl eine Schrumpfung des Gewebes), und nur im vordersten Theil des Keimstreifens solcher Embryonen ist es nicht möglich die drei äußeren Reihen aus einander zu halten, dieselben fließen hier in eine zellige Masse zusammen. Es handelt sich bei Anwendung dieser Methode darum, den richtigen Zeitpunkt zu treffen, da die Präparate sich bald überfärben und unbrauchbar werden.

Für die feineren Untersuchungen ist diese Methode nicht zu verwenden. Ich brauche hierfür folgendes Verfahren, durch welches die Gewebe sehr hübsch differenzirt werden. Die Embryonen werden auf wenige Minuten in Osmium-Chromessigsäure nach FLEMMING's Vorschrift eingelegt, kommen danach etwa doppelt oder dreimal so lange in eine $\frac{1}{3}$ procentige Lösung von Platinchlorid, werden dann ausgewaschen und in gewöhnlicher Weise weiter behandelt. Die Flächenpräparate

werden am besten ungefärbt in Glycerin untersucht; die zu schneidenden Embryonen werden in wässriger Hämatoxylinlösung gefärbt, welcher Farbstoff die durch die vorausgehende Behandlungsweise hervorgerufene Differenzirung der Elemente noch erhöht. Es gelingt nicht so oft bei dieser Behandlungsweise so vollständige Flächenpräparate des Keimstreifens zu erhalten wie bei der vorigen, oft muss man sich mit Fragmenten begnügen, weil einige der Urzellen gewöhnlich gerade an der Krümmung am Hinterende liegen.

Vollständig ausgebildet und sehr deutlich findet man die Urzellen und Zellreihen bei Embryonen von circa 0,3—1,5 mm Länge; die Urzellen sind in diesen Stadien in voller Thätigkeit und treten recht klar hervor. Bei Würmern, die größer waren als 1,5 mm, sind die Zellreihen im hinteren Körpertheil noch recht deutlich zu unterscheiden, sind aber dann, wie schon WILSON bemerkt »more than one cell wide through their whole length«. Die Urzellen konnte ich aber bei solchen größeren Würmern niemals finden, weder an Schnittserien noch in Flächenpräparaten (auf die Verhältnisse bei ganz kleinen Embryonen gehe ich später ein). Ich glaube sie sicherlich nicht übersehen zu haben in den späteren Stadien, was ausdrücklich hervorgehoben werden muss, weil WILSON (l. c. p. 184) sie bei *Lumbricus foetidus* noch bei Würmern von 8—10 mm Länge findet. Verhalten sich in dieser Hinsicht verschiedene Arten in dem Grade verschieden?

Die Anordnung der vier Urzellen ist eine sehr konstante (Fig. 5). Etwas vor dem Hinterende des Embryo finden sich die innerste (N) und die äußerste (M_3) derselben (der Neuroblast und der »laterale Teloblast« WILSON's), während die beiden mittleren (M_1 und M_2 , die beiden »Nephroblasten« WILSON's) gewöhnlich gerade an dem stark gekrümmten Hinterende liegen, wesshalb sie in den Präparaten oft von dem vorderen Theil des Keimstreifens abgetrennt werden müssen. Die Bezeichnung »Neuroblast« habe ich beibehalten, während ich die drei äußeren Urzellen zusammen als vordere oder äußere Myoblasten bezeichne; die »Urmesodermzelle« mag innerer oder hinterer Myoblast heißen (vgl. hierüber meine vorläufige Mittheilung). Die Urzellen zeigen meistens eine eckige Gestalt und sind gewöhnlich vorn breiter, hinten etwas verjüngt. Sehr oft trifft man sie in Theilung, wobei die Kernfigur excentrisch (vorn) liegt; die Theilung ist ja als Zellknospung zu bezeichnen, durch welche kleinere Zellen nach vorn abgegeben werden. In Fig. 5 ist die äußerste Urzelle (M_3) eben in Theilung begriffen (hat eine sehr deutliche excentrische Äquatorialplatte). Diese Zelle liegt immer noch ein wenig weiter nach vorn als der Neuroblast; bei größeren Embryonen ist übrigens der Längen-

abstand zwischen den verschiedenen Urzellen viel bedeutender als bei kleineren, wo sie viel näher an einander liegen. Die Urzellen haben alle einen außerordentlich großen Kern und gewöhnlich ein einfaches, großes Kernkörperchen, das sich sehr intensiv färbt; das ist wohl der Ruhezustand der Zelle. Statt des einfachen Kernkörperchens findet man öfters mehrere kleine Nucleoli (Fig. 8); diesen Zustand fasse ich als Vorbereitung zur Theilung oder als Rückkehr zur Ruhe auf.

Von jeder Urzelle geht nach vorn eine einfache Zellreihe aus, die Anordnung dieser Reihen ist aus Fig. 5 ersichtlich. Im hintersten Theil verläuft jede Zellreihe gewöhnlich eine kurze Strecke getrennt von den anderen (von gewöhnlichen Epidermiszellen umlagert); wenig weiter nach vorn schließen sich die Zellreihen sehr eng an einander, und ihre gegenseitigen Begrenzungslinien bieten ein recht zierliches Bild dar. Die Zellen haben einen größeren Quer- als Längsdurchmesser, sie haben große runde oder ovale Kerne mit einfachem oder doppeltem Kernkörperchen. Nicht selten sind sie in Theilung zu finden.

Bei kleineren Embryonen lassen die Zellreihen dieselbe elementare Anordnung in ihrer ganzen Ausdehnung erkennen: sie sind bis ganz vorn deutlich von einander zu unterscheiden. Bei den etwas größeren ist das nur in der hinteren Region der Fall. Allerdings lässt sich die von dem Neuroblasten entspringende Neuralreihe (oder, wenn sie breiter wird, Neuralplatte) mit ziemlicher Deutlichkeit in der ganzen Länge des Keimstreifens unterscheiden, mit den drei äußeren Reihen ist das aber nicht so. Verfolgt man ihren Verlauf von hinten nach vorn, so verschmelzen mit einander erst die beiden der Neuralreihe am nächsten liegenden, und noch weiter nach vorn lässt sich auch die äußerste Reihe von ihnen nicht scharf abgrenzen¹. Zugleich werden die Streifen breiter; wie später zu erwähnen, enthalten ihre Querschnitte in der vorderen Körperregion (bei größeren Embryonen) eine größere Anzahl von Zellen. Die aus der Summe der drei äußeren Zellreihen gebildete tiefere Ektodermsschicht habe ich wegen ihrer weiteren Entwicklung als äußere Muskelplatten bezeichnet.

Gehen wir nun zunächst etwas zurück und sehen wir, wie es sich bei noch jüngeren Embryonen als den bis jetzt erwähnten mit den

¹ WILSON sagt hierüber für *Lumbricus foetidus*, wo nur drei Zellreihen vorkommen sollen (l. c. p. 486): »In early stages it (s: the outer row) sometimes fuses in front with the nephridial row, but in some specimens it seems to be distinct.« Im Postscriptum (p. 494) wird die betreffende Reihe als zweite »Nephridialreihe« gedeutet; wie sich aber die bei *Lumbricus* »communis« und *Lumbricus* »agricola« vorkommende vierte (äußerste) Zellreihe verhält, ob sie vorn mit der dritten verschmilzt oder nicht, wird nicht gesagt. WILSON wäre wohl in Folge seiner Deutung der Zellstreifen geneigt anzunehmen, dass sie ganz gesondert bliebe.

WILSON'schen Zellreihen und Urzellen verhält. WILSON giebt hierüber nur Folgendes an: »The neuroblasts, nephroblasts and the 'lateral teloblasts' (x) can first be distinguished with certainty in spherical embryos towards the end of the invagination« (l. c. p. 188). Ich bin mit Rücksicht auf diese Verhältnisse ein Stück weiter gekommen, muss aber bedauern die Sache doch nur bis zu einem gewissen Punkt zurückverfolgen zu können, nämlich bis zu einem Stadium, in welchem (außer den inneren Myoblasten) nur zwei Urzellen und zwei Zellstreifen jederseits vorhanden sind. Von den ganz jungen Gastrulae und von den Furchungsstadien habe ich bis jetzt nur ein recht kärgliches Material gehabt, und je frühere Stadien man untersucht, desto schwieriger wird es die WILSON'schen Urzellen zu unterscheiden, da sie sich in Größe und Gestalt von den gewöhnlichen Ektodermzellen um so weniger unterscheiden, je jünger die Embryonen sind. Diese Sache bis zum ersten Anfang zu verfolgen ist bei *Lumbricus* jedenfalls mit sehr großen Schwierigkeiten verbunden, und wird in dieser Beziehung wahrscheinlich *Tubifex*, der ja nach KOWALEVSKY entsprechende Verhältnisse darzubieten scheint, ein weit günstigeres Objekt sein.

Von den ganz jungen Embryonen habe ich verhältnismäßig wenige geschnitten; die Schnittrichtung lässt sich bei der fast sphärischen Form derselben nicht sicher bestimmen, und selbst wenn sie einmal ganz richtig war, werden nur wenige Schnitte brauchbar, indem die meisten schräg geführt werden müssen. Die Hauptuntersuchung solcher jungen Stadien ist somit an durchsichtig oder halb durchsichtig gemachten ganzen Embryonen vorzunehmen. Dieselben wurden (nach Behandlung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit und Platinchlorid) ungefärbt in Glycerin untersucht, und zwar unter einem Deckglas mit Wachsfüßchen, so dass sie in der verschiedensten Lage beobachtet werden können. Um den Bau eines solchen Embryo richtig zu verstehen, muss oft das Deckglas vielmals hin- und hergeschoben werden, zu dem Zweck, dass der Keimstreifen von allen Seiten (im Profil und en face) betrachtet werden kann. Bisweilen ist es auch zweckmäßig Stücke vom Keimstreifen unter dem Präparirmikroskop abzulösen.

Das erste von mir beobachtete Stadium des Keimstreifens ist in Fig. 4 abgebildet. Es waren hier erkennbar: die beiden hinteren oder inneren Myoblasten (*My*) sowie die von ihnen ausgehenden Zellreihen (*my* = »Mesodermstreifen« der Autoren), schon vom Ektoderm bedeckt. Jene liegen gerade am Hinterende dem Munde gegenüber, die von ihnen ausgehenden Zellreihen sind einfach und gebogen (die Konvexität ist gegen den Bauch, die Konkavität gegen den Rücken gekehrt). Etwas weiter nach vorn sind dann ferner erkennbar: jederseits zwei

größere Zellen (N und M) mit großem Kern und Kernkörperchen; dieselben liegen ganz seitlich und vollkommen oberflächlich, von den gewöhnlichen Ektodermzellen nicht bedeckt. Sie haben schon eine ähnliche Form wie die Urzellen in späteren Stadien (hinten verjüngt) und vorn schließen sich ihnen einige wenige, reihenartig angeordnete Zellen an. Nur die eine Hälfte des Keimstreifens ist in der Figur vollständig wiedergegeben (schräg von oben gesehen); die andere Hälfte verhielt sich ganz eben so, nur lagen die beiden oberflächlichen, vorderen Urzellen hier ein bischen näher an dem hinteren Myoblasten. Dieser ist noch viel größer als die vorderen Urzellen. — Das eben beschriebene Stadium wurde bei einem Embryo von 0,125 mm Durchmesser beobachtet.

Das nächste Stadium ist in Fig. 2 dargestellt (auch hier wurde nur die Hälfte des Keimstreifens gezeichnet). Der hintere Myoblast und die von ihm entspringende Zellreihe verhalten sich wie zuvor; weiter vorn im Ektoderm finden sich aber drei ansehnliche Urzellen von ähnlicher Form und Größe wie zuvor. Von zwei derselben (N und M_{1+2}) gehen Zellreihen aus, die schon aus einer größeren Anzahl von Zellen bestehen wie im vorigen Stadium; von der dritten (M^3) ging keine solche Zellreihe aus; an ihrem Vorderrande lag aber eine kleinere Zelle, die ich geneigt bin als den ersten Anfang einer solchen Zellreihe aufzufassen. Wie die Zelle M_3 entstanden ist, gelang es mir nicht direkt zu verfolgen; aus den im Folgenden mitzutheilenden Beobachtungen ist aber durch Analogie höchst wahrscheinlich, dass sich die Zelle M (in Fig. 1) in die beiden Zellen M_{1+2} und M_3 getheilt hat, wobei M_{1+2} im Zusammenhang mit der schon vorhandenen Zellreihe m_1 bleibt, während M_3 eine ganz neue Reihe (m_3) liefert. Das Stadium Fig. 2 wurde bei einem Embryo von 0,16 mm gefunden; die andere Keimstreifenhälfte zeigte genau dieselben Verhältnisse wie die eben beschriebenen.

Das nächste Stadium habe ich in Fig. 3 dargestellt; durch einen glücklichen Zufall ist mir dieser Zustand ein einziges Mal zu Gesicht gekommen. Das Stadium wurde bei einem Embryo von 0,19 mm Länge beobachtet; es war hier zwischen den beiden Hälften des Keimstreifens in so fern ein Unterschied vorhanden, als die nicht abgebildete ein wenig weiter entwickelt war: sie hatte vier im Ektoderm gelegene Urzellen (außer den hinteren Myoblasten), und von jenen hatten nur die beiden inneren (N und M_1 im folgenden Stadium) und die äußerste (M_3) Zellreihen producirt, während von der dritten Zelle (M^2) noch keine Zellreihe ausgeht. In der abgebildeten Hälfte sind nur drei Urzellen vorhanden, die mittlere derselben (M_{1+2}) ist aber im Begriff sich in zwei gleiche Hälften zu theilen, und die Theilungsebene steht fast parallel

zu der Längsrichtung des Keimstreifens. Ich kann nicht wohl daran zweifeln, dass durch diese Theilung die beiden Zellen M_1 und M_2 entstehen, und dass, wie aus dem folgenden Stadium hervorgeht, M_1 in Zusammenhang mit der ursprünglichen Zellreihe m_1 bleibt, während M_2 eine neue bilden muss. Von N und M_3 gehen in diesem Stadium deutliche Zellreihen (n und m_3) aus, jedoch ist die Reihe m_3 noch ziemlich kurz.

Das nächste Stadium (Fig. 4) nähert sich, wie leicht ersichtlich, der vollkommenen Ausbildung der Zellreihen und ihrer Urzellen (Fig. 5) sehr. Eigentlich sind ganz dieselben Verhältnisse zu beobachten wie hier, nur ist die Zellreihe m_2 noch sehr kurz, reicht bei Weitem nicht so weit nach vorn wie die drei anderen Reihen, sie besteht nur aus ganz wenigen Zellen, die sich zwischen den Reihen m_1 und m_3 einschieben und diese aus einander schieben. Es ist die Kürze der Zellreihe m_2 sehr einfach dadurch zu erklären, dass die Urzelle M_2 später als die übrigen Urzellen angefangen hat Zellen nach vorn zu knospen. Das Stadium Fig. 4 entstammt einem Embryo von 0,2 mm Länge; die nicht abgebildete Hälfte des Keimstreifens zeigte entsprechende Verhältnisse. In solchen Stadien sind die hinteren Myoblasten schon ein bisschen vom Hinterende auf die Rückenfläche verschoben.

Also um das über die Entwicklung der WILSON'schen Streifen Mitgetheilte kurz zu rekapituliren: im ersten von mir genauer untersuchten Stadium finden sich jederseits drei Urzellen des Keimstreifens, die schon nach vorn Zellreihen producirt haben, und die als der hintere Myoblast (= Urmesodermzelle My), als Neuroblast (N) und als primärer vorderer Myoblast bezeichnet werden können. Während die beiden ersteren keine weiteren Veränderungen eingehen, sondern ununterbrochen fortfahren vorn kleinere Zellen zu knospen, theilt sich wahrscheinlich der letztere erst in eine äußere (M_3) und eine mittlere (M_{1+2}) Zelle, und die letztere theilt sich nochmals in die beiden mittleren Urzellen (M_1 und M_2); in dieser Weise entstehen also die drei sekundären vorderen Myoblasten. Von diesen bleibt die innere (M_1) mit der ursprünglichen Zellreihe (m_1) in Zusammenhang, während die beiden äußeren (M_2 und M_3) neue Zellreihen (m_2 und m_3) produciren müssen¹.

In solchen Stadien wie Fig. 1—3 liegen alle die WILSON'schen Urzellen und Zellreihen ganz frei an der Oberfläche, zwischen den

¹ In diesem Zusammenhang mag nochmals daran erinnert werden, dass KOWALEVSKY erst in späteren Entwicklungsstadien von *Tubifex* die volle Zahl von Urzellen (jederseits 5), in jüngeren Stadien nur 3 fand. Die Sache verläuft wohl bei *Tubifex* in derselben Weise wie bei *Lumbricus*.

gewöhnlichen Ektodermzellen. In Fig. 20 ist ein gut gelungener Querschnitt aus einer Serie durch einen Embryo von 0,17 mm dargestellt. Die beiden großen Zellen im Ektoderm, die frei an der Oberfläche vorragen, sind die Neuroblasten; neben der einen (rechts in der Figur) liegt auch ganz oberflächlich eine kleinere Zelle (m_1), die dunkler gefärbt ist als die sonstigen oberflächlichen Ektodermzellen und die der von der Urzelle M_1 ausgehenden Zellreihe angehörig ist. In späteren Stadien ändern sich aber diese Verhältnisse. WILSON giebt hierüber an (l. c. p. 188): »At this period (s. bei ganz jungen Embryonen) they have the same arrangement as in later stages, but lie in the ectoblast, extending to the surface of the body. Each gives rise to a row of cells, that can be traced forwards for a short distance and then is lost amongst the surrounding cells. In later stages these teloblasts are gradually crowded below the surface by adjoining ectoblast cells, though they always remain embedded in the ectoblast«, und (p. 185): »The neuroblasts fit closely into the ectoblast, and in some cases unquestionably extend to the outer surface, as may be seen with especial clearness when they are rounded and swollen at the time of division«; genau dasselbe soll von den vorderen Myoblasten (= WILSON's Nephroblasten und lateralen Teloblasten) gelten. Ich finde in dieser Beziehung einen ganz konstanten Unterschied zwischen den Neuroblasten und den vorderen Myoblasten. Die Neuroblasten werden nämlich sehr bald von gewöhnlichen Ektodermzellen überwachsen; in Fig. 6 (Sagittalschnitt durch einen Embryo von 0,34 mm Länge) sieht man den Neuroblasten und die Neuralreihe von einer platten Ektodermsschicht bedeckt, in der zwei Kerne liegen, und dass die Neuroblasten nicht einmal bei ihren Theilungen die Oberfläche erreichen, zeigt der Sagittalschnitt Fig. 7 (Embryo von 0,55 mm Länge). Die vorderen Myoblasten dagegen bleiben bei den von mir untersuchten Arten ganz frei an der Oberfläche liegen, so lange sie überhaupt nachzuweisen sind; so finde ich sie noch bei einem Würmchen von 1,45 mm Länge in ganz oberflächlicher Lage. In Fig. 8 ist ein Schnitt aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 0,53 mm abgebildet; die Serie ist ein bisschen schief ausgefallen, so dass in dem abgebildeten Schnitt sowohl der innerste der drei vorderen Myoblasten (M_1) und der Neuroblast (N) vorhanden sind. Ersterer nebst den jüngsten Zellen der von ihm entspringenden Zellreihe liegen frei an der Oberfläche; letzterer ist bedeckt. Die von den vorderen Myoblasten ausgehenden Zellreihen oder die äußeren Muskelplatten bleiben auch viel länger frei an der Oberfläche liegen als die Neuralreihen; so ist in Fig. 24 ein Stück eines Querschnittes durch einen Embryo von 0,33 mm Länge abgebildet, wo die Neuralreihe (n)

bedeckt ist, während die äußeren Muskelplatten ($m_1—m_3$) frei an der Oberfläche vorragen. Schließlich werden jedoch auch diese von gewöhnlichen Ektodermzellen überwachsen.

Querschnitte von etwas älteren Embryonen, die eine kurze Strecke vor den vordersten Urzellen (N und M_3) geführt sind, ergeben ein sehr zierliches Bild. Ein Stück eines solchen (von der betreffenden Region eines Embryo von 0,84 mm Länge) ist in Fig. 22 dargestellt. Die Epidermis ist einschichtig, aber zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie, die durch die Wimperzelle (wz) gekennzeichnet ist, finden sich in der Tiefe der Epidermis von der Oberfläche ausgeschlossen vier ziemlich abgeplattete Zellen, die von den Epidermiszellen durch ihr Aussehen recht scharf unterschieden sind (worauf ich gleich zurückkomme) und die den Neuralreihen (n) und den äußeren Muskelplatten ($m_1—m_3$) angehörig sind. Dieses Bild wiederholt sich in den Querschnitten der betreffenden Region mit großer Regelmäßigkeit.

Stammen die Zellreihen, die von den WILSON'schen Urzellen entspringen, allein von diesen her, oder nehmen auch die gewöhnlichen Ektodermzellen an der Bildung derselben Theil? Trotzdem es schwierig sein dürfte einen vollkommen positiven Beweis dafür zu liefern, ist es mir doch in hohem Grade wahrscheinlich, dass sie einzig und allein von den Urzellen producirt werden. Dafür spricht erstens die Thatsache, dass in diesen letzteren so außerordentlich häufig statt ruhender Kerne karyokinetische Figuren gefunden werden (Fig. 1, 7), dass sie also immerfort lebhaft kleinere Zellen nach vorn produciren; dann lässt sich auch am besten die einfache, reihenförmige Anordnung der Zellen aus diesem Ursprung erklären. Es spricht für diese Deutung auch noch die Thatsache, dass die gewöhnlichen Ektodermzellen von den Zellen der Neuralreihen und der äußeren Muskelplatten scharf differenzirt sind, und zwar sowohl in jüngeren wie in älteren Stadien. Nach Hämatoxylinfärbung behält die Zellsubstanz der gewöhnlichen Ektodermzellen einen gelblichen oder schwach bräunlichen Ton und erscheint körnig, oft enthält sie Vacuolen. Die Zellsubstanz der Zellen der Neuralreihen und der äußeren Muskelplatten dagegen erscheint bei schwächerer Vergrößerung homogen und nimmt einen hellblauen Ton an. Zur Illustration dieser Verhältnisse mögen die Fig. 6, 7, 8, 20, 21, 22, 23, 24 und 25 dienen. Dieselbe Beobachtung machte übrigens WILSON, der nach Färbung mit Boraxkarmin die verschiedenen Zellformationen von einander hübsch differenzirt fand (l. c. p. 185); desshalb ist dieser Verfasser derselben Ansicht über den Ursprung der Zellreihen, wie ich sie soeben vertreten habe.

Ich füge nur noch bei, dass Neuralreihen und äußere Muskel-

platten gegen die inneren Muskelplatten überall ganz scharf abgegrenzt sind. —

Wir gehen nun zur Beantwortung der Frage über: welche Bedeutung für den Aufbau des Körpers besitzen die WILSON'schen Zellstreifen, was entsteht aus ihnen? Wie schon in der Einleitung erwähnt, meinte WILSON mit Bezug hierauf, dass aus den Neuralreihen die Bauchkette hervorgehe, während die zwei nächstfolgenden Reihen die Schlingentheile der Nephridien bilden, indem sie sich hinter jedem Septum in die inneren Muskelplatten und schließlich in die Leibeshöhle einstülpen (der Trichter soll aus einer einzigen größeren »mesodermalen« Zelle entstehen); über das Schicksal der äußersten Zellreihe gelang es ihm nicht klar zu werden. Ehe ich zur Detailschilderung meiner Beobachtungen hierüber übergehe, möchte ich nur gleich bemerken, dass solche Einstülpungen der äußeren Muskelplatten niemals vorkommen; dieselben behalten im Gegentheil ihre Lage zwischen der Epidermis und den inneren Muskelplatten mit großer Beharrlichkeit. Meine Vermuthung darüber, wie WILSON's Resultate entstanden sind, werde ich in dem Abschnitt über die Entwicklung der Nephridien darlegen.

Wenn wir zunächst die Entwicklung der Neuralreihe betrachten wollen, so lässt sich dieselbe, wie schon erwähnt, in kleineren Embryonen immer recht deutlich von den äußeren Muskelplatten abgrenzen und zwar sowohl an Flächenpräparaten, wie an Querschnitten. Verfolgen wir sie nun in einer Querschnittserie durch einen Embryo von circa 0,8 mm Länge von hinten nach vorn, so ist sie (in den Schnitten) ursprünglich nur durch eine einzige Zelle repräsentirt (Fig. 22, rechts), bald aber erscheinen in den Querschnitten statt dieser eine Zelle zwei oder mehrere neben einander liegende (Fig. 23), was auch in Flächenpräparaten erkennbar ist (Fig. 9). In der letztgenannten Figur ist von den WILSON'schen Streifen nur die Neuralreihe dargestellt: dieselbe besteht hier nicht mehr aus einer einfachen Zellreihe, sondern es erscheinen fast überall zwei Zellen neben einander. Zugleich findet nach und nach eine Verdickung statt: auf dem Querschnitt zeigen sich die Zellen über einander geschichtet (Fig. 24); kurzum, die ursprünglich einfache Neuralreihe geht in eine breitere und dickere Neuralplatte über. Das geschieht natürlich durch eine sehr lebhaft vermehrte der Zellen: dieselben sind sehr oft in Theilung begriffen und zwar gehen die Theilungen in allen möglichen Richtungen vor: bald steht die Theilungsebene parallel, bald senkrecht zur Oberfläche. Die Zellen der Neuralplatten sind immer ganz scharf von den gewöhnlichen Epidermiszellen in derselben Weise wie früher unterschieden; lateralwärts lassen sie sich in den Schnitten noch immer sehr deutlich von den gar

nicht verdickten, sondern eher abgeplatteten äußeren Muskelplatten abgrenzen (Fig. 23—25); die Zellen dieser beiden Anlagen stimmen übrigens (wie auch früher) in ihrer Empfänglichkeit für Farbstoffe gut überein.

Bevor wir nun die Neuralplatten in ihrer Entwicklung weiter verfolgen, müssen wir erst eine andere nervöse Anlage betrachten, die früher in Funktion tritt als sowohl das obere Schlundganglion wie die Neuralplatten, die aber bisher — so weit mir bekannt — von Niemand gesehen wurde, trotzdem es gar nicht schwer ist die Existenz derselben nachzuweisen. Es ist dies ein Plexus von Nervenzellen und Nervenfasern, der sich entlang der Mittellinie des Bauches, zwischen den Neuralplatten der linken und rechten Seite entwickelt. Schon bei Embryonen von 0,5 mm Länge, bei denen die Zellen sowohl in den Neuralplatten wie in der Anlage des oberen Schlundganglions noch einen ganz embryonalen und nicht specifisch nervösen Charakter tragen, und wo noch keine »fibrilläre Punktsubstanz« gebildet ist, lässt sich der betreffende Plexus nachweisen und auch in viel späteren Stadien ist er im hinteren Körpertheil noch immer sehr deutlich. Die Zellen, die ihn zusammensetzen, sind meistens unipolar oder bipolar und die Ausläufer verlaufen fast immer in der Längsrichtung des Embryo; deshalb sind sie in Flächenpräparaten (Fig. 9, 10) und in sagittalen Längsschnitten (Fig. 12) leicht nachzuweisen, während in Querschnitten nur die centralen Zellkörper und nicht die Ausläufer erkannt werden können (Fig. 11 *nz*). An Flächenpräparaten lassen sich die Ausläufer, die sehr fein und dünn sind, oft eine ansehnliche Strecke weit verfolgen, wobei sie sich bisweilen verzweigen. Die Zellen und ihre Ausläufer liegen in der Tiefe der Epidermis, gewöhnlich zwischen den großen ventralen Wimperzellen oder zwischen diesen und anderen Ektodermelementen eingelagert (Fig. 9, wo die Zellen durch Druck zufällig halb isolirt wurden); in dem Fig. 10 zu Grunde liegenden Präparat waren die Nervenzellen mit ganz vorzüglicher Klarheit zu erkennen. Die Kerne dieser Zellen scheinen mir gewöhnlich im Verhältnis zum Zellkörper kleiner wie bei den noch einen embryonalen Charakter tragenden Zellen; sie enthalten ein oder zwei Kernkörperchen. Die Zellsubstanz färbt sich durch Osmiumbehandlung ein bischen dunkler wie die der übrigen Elemente, besonders als die Epidermiszellen und besonders in Hämatoxylin nimmt sie eine viel kräftigere blaue Farbe an als die der meisten übrigen Elemente (Fig. 11, 12, 13). Am lehrreichsten ist aber die Behandlung mit Goldchlorid. Zu diesem Zweck werden die Embryonen wie vorhin erwähnt in Citronensaft und danach in einprocentige Goldchloridlösung gebracht; die Reduktion darf aber nicht in starker Ameisensäure, son-

dern in äußerst verdünnter Essigsäure erfolgen (im Tageslicht). Nach zwei Tagen (im Winter) sind sie violett gefärbt und können nun (im Dunkeln) in Alkohol weiter erhärtet werden; schließlich werden sie eingebettet und in Serien zerlegt. Bei solchen ganz jungen Embryonen zeigen sich Epidermis, Neuralplatten, Muskelplatten hell gefärbt, und nur die Nervenzellen erscheinen dunkelviolett bis schwärzlich. Nach einem durch diese Behandlungsweise hergestellten Präparat wurde Fig. 14 gezeichnet. — In späteren Stadien, wenn schon die Zellen der Neuralplatten und des oberen Schlundganglions sich als Nervenzellen ausgebildet haben und wenn die fibrilläre Punktsubstanz aufgetreten ist, färbt sich die letztere durch die Goldbehandlung tief schwarz, während die größtentheils unipolaren Zellen dunkelviolett erscheinen; ihre in die Punktsubstanz sich begebenden Ausläufer treten äußerst deutlich hervor. Die meisten übrigen Theile nehmen nur einen ganz schwachen Ton an. Ich habe die eben erwähnte Methode genauer angegeben, da sie, wie ich glaube, für das Studium der Entwicklung des Nervensystems recht gut ist und vielleicht auch bei anderen Thierformen in dieser Beziehung Aufklärungen geben könnte.

Es entsteht die Frage: woher stammen die Zellen, die den eben erwähnten ventralen nervösen Plexus zusammensetzen? Stammen sie von den Neuralplatten her, oder sind sie von gewöhnlichen Epidermiszellen herzuleiten? Positiv kann ich die Sache nicht entscheiden; indessen spricht alle Wahrscheinlichkeit für die letztere Alternative. Wenn Ersteres der Fall wäre, müssten sich in dem einen oder in dem anderen Stadium Zellen beobachten lassen, die sich von den Neuralplatten ablösen, um sich in Nervenzellen umzubilden und ein solches Verhalten hätte mir bei den vielen Embryonen der verschiedensten Stadien, deren Keimstreifen ich sowohl von der Fläche wie an Schnitten untersuchte, auffallen müssen; das war aber niemals der Fall. Die Zellen der Neuralreihen schließen immer fest an einander und ein Auswandern von Zellen aus denselben findet nicht statt. Dazu kommt aber noch ein anderer Umstand. Der erwähnte ventrale Nervenplexus bildet sich nicht nur in der Region aus, wo die Neuralplatten vorhanden sind, sondern es entstehen auch Nervenzellen in der Region hinter den Neuroblasten. Gerade am Hinterende des Körpers finde ich eben ziemlich konstant jederseits eine Gruppe von solchen Nervenzellen und zwar sowohl bei jüngeren wie bei älteren Embryonen. In den Querschnittserien treten sie in den ersten Flachschnitten der Körperwand oft mit großer Deutlichkeit hervor (Fig. 13, 14) zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen¹. Würde man nun annehmen, dass diese Zellen von den Neu-

¹ Fig. 13 und 14 rühren von Embryonen von resp. 2 und 4 mm Länge her;

ralplatten herkommen, so müssten sich von den letzteren Zellen losgelöst haben, die bis an das Hinterende wanderten, um sich hier nervös auszubilden; eine solche Annahme dürfte aber wohl schwerlich Anhänger finden. Nach alledem möchte ich also annehmen, dass sich der ventrale Nervenplexus aus Epidermiszellen entwickelt; denn ich wusste keine andere Quelle für denselben.

Indem sich die Neuralplatten während der weiteren Entwicklung medianwärts verbreitern, werden die Zellen, die den eben erwähnten Plexus bilden, von ihnen einverleibt. Wir müssen uns mit den hierhergehörigen Vorgängen ein bisschen näher beschäftigen. In seiner so ungemein sorgfältigen Untersuchung über die Entwicklung von *Lumbricus trapezoides*¹ sprach KLEINENBERG die Ansicht aus, dass die Neuralplatten unmittelbar innerhalb der großen Wimperzellen sich mit einander vereinigen, während die letzteren nachher sich in gewöhnliche Ektodermzellen umbilden, indem sie ihre Wimperhaare verlieren und sich mehrfach theilen. Das ist nach meinen Beobachtungen nicht der Fall; im Gegentheil werden die Wimperzellen von innen nach außen nach und nach resorbiert. Während dieselben in früheren Stadien, ein feinkörniges, vakuolenhaltiges, helles Plasma besitzen, das sich durch Osmiumsäure nicht stärker als gewöhnliche Ektodermzellen imprägnirt und in dem sich feine Stränge unterscheiden lassen, die von den Wimperhaaren in das Innere der Zelle hineinziehen und während sie in solchen Stadien mit breiter Basis die Grenzlamelle zwischen Epidermis und inneren Muskelplatten erreichen (Fig. 7, 11, 12, 22, 23), ist das in späteren Stadien wie Fig. 17—19 anders. In Fig. 17 ist der Basaltheil der Zelle recht schmal (in der Figur sogar noch ein bisschen zu breit gezeichnet), und zwischen demselben und den Neuralplatten wuchern die Ektodermzellen. In den in Fig. 18 und 19 abgebildeten Schnitten, die weiter vorn durch denselben Embryo geführt sind, ist die Basalpartie der Wimperzellen bereits gänzlich resorbiert, und die Zellen liegen als dünne Platten den gewöhnlichen Epidermiszellen auf, die sich als dünne Schicht unter ihnen verbreitern (die Epidermis ist hier viel dünner als weiter nach hinten, was in der durch das Wachsthum vergrößerten Spannung seinen Grund hat). Weiter vorn werden die wimpernden Platten noch dünner und verschwinden schließlich ganz. Schon in solchen Stadien wie Fig. 17—19 haben die Wimperzellen ihre früher sehr großen Kerne eingebüßt (was die Flimmerbe-

aber auch in solchen von 0,5 mm Länge finde ich entsprechende Verhältnisse am Hinterende.

¹ N. KLEINENBERG, Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*. Napoli 1878. p. 45.

wegung keineswegs zu beeinträchtigen scheint¹, und sie bräunen sich durch Osmiumsäure sehr stark; auch lassen sich in der Zellsubstanz keinerlei feinere Strukturen erkennen. Also die großen Wimperzellen bilden sich nicht in Elemente der bleibenden Epidermis um, sondern werden resorbiert.

Indem nun die Neuralplatten sehr stark wachsen, drängen sie sich auf einander zu; die Epidermiszellen werden dadurch emporgehoben, die ursprünglichen, plexusbildenden Nervenzellen werden aber, wie gesagt, der Bauchkette einverleibt. Dabei gehen sie wahrscheinlich auch ganz neue Beziehungen ein, indem Ausläufer in anderen Richtungen als die ursprünglich vorhandenen zu entstehen scheinen. So sind in Fig. 45 drei solche Nervenzellen abgebildet, von denen die zwei schräg nach außen laufenden Ausläufer besitzen, nur die eine zeigt die ursprüngliche Anordnung der Ausläufer. Auch an Schnitten lässt sich solches beobachten. In Fig. 48 sind die Zellen der Neuralplatten noch nicht nervös ausgebildet, und es ist noch keine fibrilläre Punktsubstanz gebildet; nur nahe an der Medianlinie zeigt sich eine Zelle mit einem schräg lateralwärts laufenden Ausläufer versehen; in anderen Schnitten erweisen sich an solchen Zellen mehrere Ausläufer. Zum Vergleich diene Fig. 49: hier haben sich sehr viele Zellen der verwachsenen Neuralplatten in unipolare Nervenzellen ausgebildet und die Punktsubstanz ist deutlich erkennbar. Auch in den Goldchloridpräparaten erweisen sich in den jungen Ganglienanlagen Anfangs nur ganz wenige, nahe an der Medianlinie liegende Zellen sehr stark gefärbt, erst später reduzieren auch die übrigen Zellen das Gold in hohem Grade. Alle diese Zellen, die der Medianlinie so nahe liegen und früher nervös ausgebildet werden als die übrigen Elemente der Bauchkette, halte ich für Mitglieder des ursprünglichen Plexus, der in dieser Weise in die Bildung der Bauchkette mit eingezogen wird. Es ist ja nicht wohl möglich einen vollkommen exakten Beweis hierfür zu liefern; nach alledem, was ich gesehen, halte ich aber diesen Verlauf der Entwicklung für äußerst wahrscheinlich.

Die Bauchkette der Regenwürmer würde demgemäß aus zwei verschiedenen Anlagen entstehen: 1) aus einem aus gewöhnlichen Epidermiszellen hervorgehenden und frühzeitig fungirenden Plexus; 2) aus den durch die Thätigkeit der Neuroblasten entstehenden Neuralplatten, deren Zellen erst später in Funktion treten.

Es wäre nun interessant zu wissen, welche Zellen der Bauchkette

¹ Das wäre also ein neues Beispiel dafür, wie ganz unabhängig vom Kern die Flimmerbewegung vorgeht.

aus der einen und welche aus der anderen dieser Anlagen hervorgehen. Ich vermag keine sichere Lösung dieser Frage zu geben, es lag dieselbe auch außerhalb der ursprünglichen Aufgabe, die ich mir gestellt hatte. Ich kann jedoch eine Vermuthung in dieser Beziehung nicht unterdrücken. Durch eine sorgfältige Untersuchung von B. FRIEDLÄNDER¹ ist die elementare Zusammensetzung der Bauchkette vom Regenwurm genauer bekannt geworden als früher und besonders hat FRIEDLÄNDER uns mit einer von dem gewöhnlichen unipolaren Typus der Nervenzellen abweichenden Art von Elementen bekannt gemacht: es sind multipolare, nicht sehr zahlreiche Zellen, die ventral in und neben der Medianlinie an bestimmten Stellen gelegen sind und die sich auch in chemischer Beziehung von den gewöhnlichen Elementen unterscheiden². Ich möchte nun die Vermuthung aussprechen, dass diese Zellen von dem ursprünglichen Plexus herkommen, während die gewöhnlichen Elemente ihren Ursprung aus den Neuralplatten nehmen. Weitere Untersuchungen müssen hierüber entscheiden. —

Über die ältere Litteratur zur Genese der Bauchkette kann ich mich kurz fassen; nur über die allerneuesten Angaben hierüber habe ich mich näher auszusprechen. Die oben gelieferte Darstellung liefert in dem einen Hauptpunkt eine Bestätigung der von KOWALEVSKY und von KLEINENBERG (l. c.) gegebenen Schilderung: dass die beiden seitlichen ventralen Ektodermverdickungen in die Bildung der Bauchkette aufgehen, indem sie in der Medianlinie mit einander verwachsen. Von der Theilnahme einer mittleren Ektodermeinstülpung, wie HATSCHKE³ wollte, ist keine Rede; eine solche Einstülpung existirt nicht und konnte nur durch schlecht konservirte und stark geschrumpfte Embryonen vorgetäuscht werden. — Über die späteren Entwicklungsstadien hat KLEINENBERG sehr genaue Auskunft gegeben: so hat er beobachtet, dass die Sonderung in einzelne Ganglien schon anfängt, während die Anlage noch im Ektoderm liegt, und dass die fibrilläre Punktsubstanz

¹ B. FRIEDLÄNDER, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. 1888. p. 47.

² In einer kürzlich erschienenen Arbeit (Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien. Bd. VIII. 1889. p. 81) sagt B. HALLER, dass ihm zwischen den Medianzellen und den anderen Zellen der Bauchkette »nach der von mir angewandten Methode« kein Unterschied in chemischer Beziehung aufgefallen sei. Um aber die bestimmt lautenden Angaben FRIEDLÄNDER'S hierüber in Abrede zu stellen, wäre es doch nothwendig gewesen die Sache durch die von ihm angewandte Methode (Osmiumsäure, Reduktion in Holzessig) zu prüfen, und das hat HALLER jedenfalls nicht gethan.

³ B. HATSCHKE, Beiträge zur Entwicklungsgesch. und Morphol. der Anneliden. Sitzungsberichte der Wiener Akad. Bd. LXXIV. 1876. Abth. I.

sich in jedem Ganglion gesondert anlegt und dass erst nachträglich eine kontinuierliche Leitung zu Stande kommt, endlich wie die Anlage nach und nach von der Epidermis getrennt und von den inneren Muskelplatten umwachsen wird. Dies ist Alles richtig. Zur Erläuterung des ersten Punktes habe ich noch die Fig. 16 gegeben, die ein Stück eines sagittalen Längsschnittes darstellt, wo die segmentalen Anschwellungen der im Ektoderm gelegenen Neuralplatten (*n*) sichtbar sind. Solche Längsschnitte sind mit Bezug auf diese Erkenntnis wenigstens eben so instruktiv wie die Querschnitte, die KLEINENBERG abbildet. — Der einzige Fehler in KLEINENBERG's Darstellung der Entwicklung der Bauchkette war die Ableitung der Neuralplatten. Da er die Bedeutung der Neuroblasten nicht kannte, leitete er — wie ja früher auch KOWALEVSKY — die Elemente der Neuralplatten von gewöhnlichen Epidermiszellen her, besonders am Hinterende sollte eine lebhafte Proliferation derselben stattfinden, um die Neuralplatten zu bilden. Dies ist unrichtig, und die Sache wurde erst von WILSON richtig aufgefasst. Auch in späteren Stadien, wenn die Neuroblasten verschwunden sind, sind es nicht die gewöhnlichen Epidermiszellen, sondern die Abkömmlinge jener, die Elemente der Neuralplatten, die selbständig weiter wuchern, um die neuen Segmente der Bauchkette zu bilden, wie auch schon WILSON richtig eingesehen hat.

In neuester Zeit wurde gegen die paarige Anlage der Bauchkette von L. ROULE¹ Opposition gemacht. ROULE fand bei *Enchytraeoides Marioni* n. sp. die Bauchkette gleich von ihrem ersten Auftreten median angelegt, und stellte diesen Befund mit den Darstellungen von SALENSKY und NUSBAUM für *Branchiobdella* resp. *Clepsine* zusammen; dann generalisirt er: »Il est probable que les assertions émises par les divers auteurs et tendant à faire admettre qu'il se produit d'abord deux plaques médullaires séparées, ont été données d'après l'étude de stades assez avancés; il existe toujours dès l'abord, un seul centre de prolifération, dans lequel prennent naissance ensuite les deux cordons fibrillaires.« Nun, ich denke, dass ein Jeder, der das erste Stadium der Bauchkette, das ROULE abbildet (seine Fig. 83), mit den Figuren von KLEINENBERG und von mir vergleicht, darüber nicht im Zweifel sein wird, dass das erste Stadium, das ROULE untersuchte, weit älter ist als die z. B. in dieser Arbeit gegebenen Bilder der Anfangsstadien, und damit kann ich mich weiterer Bemerkungen enthalten.

¹ L. ROULE, *Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin*. Ann. des sc. nat. Sér. 7. Tom. VII. Zoologie. 1889. p. 107—442.

Die neueste Arbeit VEJDVSKÝ's ¹ stellt die Entwicklung der Bauchkette bei den Regenwürmern in einer Weise dar, die mit allen bisherigen Angaben darüber unvereinbar ist. Während alle anderen Beobachter — ihre Angaben mögen sonst so verschiedenartig wie möglich lauten — darüber einverstanden sind, dass die Anlagen der Ganglien der Bauchkette ursprünglich mit einander zusammenhängen, dass sie (einen oder) zwei kontinuierliche Zellstränge bilden, so leugnet dies VEJDVSKÝ. Die WILSON'schen Urzellen und Zellreihen hat er nicht nachweisen können; nach seinen Untersuchungen kommen nur zwei Urzellen des Keimstreifens vor, nämlich die »Promesoblasten« (= hintere Myoblasten). Und die Ganglien sollen nach seiner Darstellung vollständig gesondert von einander entstehen, indem jederseits der Medianlinie in jedem Segment eine Epidermiszelle zu besonderer Größe sich heranbildet, um dann durch Theilung eine Zellgruppe zu erzeugen, aus der die Hälfte eines Ganglions entsteht (in ähnlicher Weise lasse sich auch, wenigstens bei *Allurus tetraeder*, die Bildung des Gehirns auf zwei größere Ektodermzellen zurückführen). Diese Bildungszellen des Gehirns und der Ganglien der Bauchkette werden als »Neuroblasten« bezeichnet (l. c. p. 237—244). Die Schilderung der weiteren Entwicklung des Nervensystems wird erst im dritten Heft desselben Werkes erfolgen.

Zu diesen Angaben VEJDVSKÝ's möchte ich mir folgende Bemerkungen erlauben. Dass einem so bewährten Beobachter die WILSON'schen Urzellen und Zellreihen unbekannt bleiben konnten, findet seine Erklärung in der etwas einseitigen Methodik, die er angewandt hat. Die betreffenden Bildungen treten am deutlichsten in durchsichtig gemachten Flächenpräparaten der abpräparirten Bauchwand sowie in Sagittalschnittserien hervor, und auf diese Präparationsmethoden hat VEJDVSKÝ, wie aus seiner Arbeit hervorgeht, wenig Gewicht gelegt. Er untersuchte hauptsächlich die lebenden Embryonen, und diese Methode hat ihm mit Rücksicht auf andere Verhältnisse — namentlich bez. der Furchung und der Ausbildung der Larvennieren — sehr schöne Resultate ergeben; für die Erkenntnis der Entwicklung des Nervensystems und der Existenz der WILSON'schen Streifen betrachte ich sie aber als unzuverlässig. Dann hat VEJDVSKÝ auch Querschnittserien durch ältere Embryonen gemacht; dass indessen diese an und für sich nicht genügen, um die Existenz der WILSON'schen Streifen klar hervor-

¹ FRANZ VEJDVSKÝ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft II. Prag 1890. — Ich bin Herrn Professor VEJDVSKÝ zu großem Dank verpflichtet für seine Liebenswürdigkeit, mir die sämtlichen Druckbogen und Tafeln dieser Arbeit zu übersenden, ehe sie noch im Druck erschienen war.

treten zu lassen, geht daraus hervor, dass die letzteren einem Beobachter von KLEINENBERG's Schärfe unbekannt geblieben sind, trotzdem er zahlreiche Querschnittserien durch ältere und jüngere Embryonen untersuchte. Indessen bleibt es mir doch unerklärlich, dass VEJDovský die zusammenhängenden, von KLEINENBERG so genau dargestellten Neuralplatten in Abrede stellen konnte, und was die großen Zellen sind, die er als »Neuroblasten« bezeichnet, kann ich nicht sagen, da ich niemals Ähnliches beobachtet habe¹.

Übrigens hat VEJDovský sicherlich die Urzellen der WILSON'schen Streifen gesehen. Das geht mir aus mehreren seiner Abbildungen hervor, so namentlich aus der Fig. 1, Taf. XVI (rechts). Ihre Bedeutung hat er jedoch nicht verstanden; er fasste sie im Gegentheil als Elemente auf, die (durch besondere Größe ausgezeichnet) im »Mesoblast« entstehen, um nachher auszuwandern und das »magere« Ektoderm verstärken zu helfen; etwas Derartiges meinte er auch bei Rhynchelmis zu finden. Indessen hat er, wie er selbst zugiebt, bis jetzt keine Abbildungen gegeben, die mit Bezug hierauf beweisend seien, und ich kann die Deutung, die er seinen diesbezüglichen Beobachtungen gegeben hat, unmöglich für richtig halten. — Auf die höchst werthvollen Angaben VEJDovský's über die Furchung von Rhynchelmis werden wir weiter unten zurückkommen. —

Die andere Quelle, aus welcher die Bauchkette entsteht, der Plexus, war bisher unbekannt geblieben. Ich glaube auch, dass dies an den Methoden liegt, die die früheren Forscher in Anwendung brachten. — Der Plexus ist wohl mit den Plexusbildungen in eine Kategorie zu stellen, die bei so vielen Polychaeten- und Blutegellarven vorkommen. Wahrscheinlich ist bei allen solchen Anneliden, die entweder frühzeitig als Larven ins Freie ausschlüpfen oder als Larven im Kokon frühzeitig anfangen Eiweiß aktiv aufzunehmen, ein solches Nervensystem vorhanden, bevor noch die Neuralplatten in Funktion treten, während in Fällen direkter Entwicklung, wo das ganze Nahrungsmaterial für die Jungen in den Eiern selbst als Nahrungsdotter abgelagert ist, auch die Entwicklung des Nervensystems auf mehr direktem Wege, ohne Vermittlung eines Larvennervensystems vorgeht. —

Es bleibt uns noch übrig darzulegen, was aus den drei äußeren WILSON'schen Zellreihen (seinen »Nephridialreihen« und »äußeren Reihen«) entsteht. Wie schon oben erwähnt, erweisen sie sich sowohl in Flächenpräparaten wie in Schnittserien von den Neuralplatten recht

¹ In einer früheren Arbeit (System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1885. p. 93) schilderte übrigens VEJDovský die Entwicklung der Bauchkette wesentlich übereinstimmend mit den früheren Angaben KLEINENBERG's.

gut gesondert, und zwar nicht nur am Anfang ihrer Entwicklung, sondern auch später. Dagegen verschmelzen, wenn wir sie von hinten nach vorn verfolgen, erst die Reihen m_1 und m_2 , später mit diesen auch m_3 , so dass sie sich in etwas größeren Embryonen vorn als eine einheitliche Anlage kund geben, in der die Descendenten der Zellen M_1 , M_2 und M_3 nicht von einander unterschieden werden können. Diese Anlage bezeichnete ich als äußere Muskelplatten.

Die äußeren Muskelplatten wuchern stark, aber in einer ganz anderen Weise als die Neuralplatten. Während sich die letzteren nur verhältnismäßig wenig verbreitern, sich aber dabei erheblich verdicken, verdicken sich die äußeren Muskelplatten zunächst durchaus nicht. Wenn wir von einem solchen Stadium ausgehen wie Fig. 22, wo noch alle Zellreihen deutlich unterschieden sind, so erhalten wir nach dem weiteren Stadium, wo m_1 und m_2 verschmolzen sind, m_3 aber noch gesondert (welches Stadium ich nicht für nothwendig hielt abzubilden), ein solches Querschnittsbild wie Fig. 23. Alle drei Zellreihen bilden eine Platte (m), die am lateralen Rande der Neuralplatte (n) beginnend sich eine Strecke lateralwärts erstreckt, als eine tiefere Ektodermschicht von gewöhnlichen Epidermiszellen überlagert. Im nächst abgebildeten Schnitt sind die Verhältnisse ähnlich, nur sind die Zellen der äußeren Muskelplatten (m) bedeutend abgeplattet und sind eine gute Strecke weiter lateralwärts gewuchert; überall bilden sie eine einfache Schicht, nur ganz lateral lagen zufällig zwei Zellen übereinander (Fig. 24); von den gewöhnlichen Epidermiszellen sind sie noch immer wohl differenzirt. Noch weiter lateralwärts verbreitert und noch mehr abgeplattet sind die Elemente der äußeren Muskelplatten im nächsten Querschnittsbild (Fig. 25); sie liegen hier als spindelförmig ausgezogene Zellen zwischen der Epidermis und den inneren Muskelplatten, gegen die sie immer durchaus scharf abgegrenzt sind. In den sämtlichen eben erwähnten Schnitten sind die ventralen Längsmuskelbündel (lm) in der äußersten Schicht der inneren Muskelplatten sehr deutlich; nach und nach werden sie breiter (Fig. 22—25). Die Neuralplatten erweisen sich auch in allen Schnitten scharf umschrieben.

Es ergibt sich also aus der Verfolgung der äußeren Muskelplatten von hinten nach vorn oder an älteren und jüngeren Stadien, dass die Elemente jener in der Weise wuchern, dass sie sich seitlich verbreitern und dabei spindelförmig ausziehen und abplatten, noch immer eine einfache Schicht in der Tiefe des Ektoderms bildend. Nirgends wo erscheint die Schicht sonderlich verdickt und nirgends wo stülpt sie sich in die inneren Muskelplatten hinein (wie WILSON meinte, um Nephridialanlagen zu bilden); die Elemente bleiben (wie auch später)

in ihrer Lage zwischen Epidermis und inneren Muskelplatten (spätere Längsmuskulatur). Es fragt sich, wie sie sich weiter differenzieren.

Zunächst hellt sich die Zellsubstanz auf; die lang ausgezogenen Zellen der äußeren Muskelplatten erscheinen in den Schnitten hell, und nur ihre Kerne ziehen das Hämatoxylin an; zugleich zeigen sich die Begrenzungslinien der Zellen noch schärfer wie vorher (Fig. 26). Sie haben noch immer gewuchert und sich mehr nach dem Rücken zu verbreitert, dabei sind sie sehr lang ausgezogen, noch mehr wie früher, und die zugespitzten Enden der Zellen sind außerordentlich schmal und dünn, so dass es an vielen Stellen scheinen kann, als sei die Schicht unterbrochen und als wäre die Epidermis den inneren Muskelplatten direkt aufgelagert (stellenweise in Fig. 26); das ist nun kaum der Fall, aber die spitzig zulaufenden Enden der Zellen sind so dünn, dass sie sich in den Schnitten hier und da der Beobachtung entziehen. Nur ganz dorsal fehlt die Schicht noch (die Abbildung ist der unteren Region des dorsalen Längsmuskels entnommen). Andererseits lagern hier und da (wie in Fig. 26) zwei Zellen der Schicht schon jetzt über einander, so dass eine Verdickung derselben stattzufinden anfängt. — Die Aufhellung der Zellen sowie ihre Längsstreckung schreitet noch weiter fort, dabei werden auch die Kerne, die ursprünglich rund waren (z. B. Fig. 23), oval (Fig. 26) und noch später recht lang und schmal (Fig. 27). Zugleich zeigt sich am Rand einer solchen Zelle in diesem letzten Stadium eine sehr stark brechende, oft wellig gebogene Faser, wodurch die Zelle sich schon jetzt als Muskelzelle charakterisirt (Fig. 27). Die speciellen histologischen Vorgänge bei dieser Ausbildung der Zellen habe ich nicht ermittelt, z. B. in wie fern eine und dieselbe Zelle nur an einer oder an mehreren Seiten in kontraktile Substanz sich umbildet. Dies lässt sich an den Schnitten nicht entscheiden, sondern wäre mittels Maceration der jungen Würmer und Abziehen der äußeren Schichten zu untersuchen und wie ich schon betont habe, verfolgt die vorliegende Arbeit keinen speciell histogenetischen Zweck. Zur Feststellung der Thatsache, dass die Zellen der äußeren Muskelplatten in die Bildung der Ringmuskulatur aufgehen, genügen die Schnittserien, nach denen die obigen Figuren gemacht wurden, vollständig, indem die Muskelfasern sich als ganz zweifellos den Zellen der genannten tieferen Ektodermschicht angehörig kund geben.

Die muskulöse Ausbildung der Zellen der äußeren Muskelplatten geht zuerst in einer Zone vor, die zwischen dem ventralen und dem dorsalen Längsmuskelbündel liegt; später, wenn sich die Schicht nach der Ventrallinie und der Dorsallinie ausgebreitet hat, findet die Bildung von Ringmuskelfasern auch in diesen Regionen statt. Diese erst

gebildete Ringmuskelschicht ist eine recht dünne und feine, später verdickt sie sich erheblich; ist ja die erwähnte Schicht bei den Regenwürmern durch eine viel bedeutendere Dicke ausgezeichnet wie bei den meisten übrigen Oligochaeten. Die Dickenzunahme findet in der Weise statt, dass neue Fasern den alten außen aufgelagert werden; die äußeren Fasern sind also die jüngeren, die inneren die ältesten. Um dies zu erläutern sind die Fig. 28—29 hergestellt; dieselben stellen Theile von Querschnitten durch ein schon circa 3 mm langes Würmchen dar. Die Ringmuskelschicht ist im Verhältnis zu den früheren Stadien schon verdickt; man sieht mehrere, wellig gebogene, stark lichtbrechende Fasern über einander geschichtet und zwischen denselben erscheinen hier und da sehr schmale, lang ausgezogene Kerne. Um diese Verhältnisse recht zu verstehen ist es zweckmäßig ein Objectiv für homogene Immersion¹ anzuwenden und Strukturbild und Farbbild mit einander zu kombiniren. Gegen die inneren Muskelplatten, die jetzt schon sehr weit ausgebildet sind, ist die Ringmuskulatur (wie in allen früheren Stadien) sehr scharf abgegrenzt; ihre Begrenzung nach außen, gegen die Epidermis, ist stellenweise viel weniger scharf, indem hier und da Zellen der inneren schon histologisch ausgebildeten Ringmuskelschicht außen aufsitzen, die noch ähnlichen Charakters sind wie die jugendlichen Ringmuskelzellen von Fig. 26: helle spindelförmige Zellen, an deren Außenseite noch keine Muskelfaser entwickelt ist, deren Grenze gegen die Epidermis demgemäß weniger scharf ist. Diese Zellen sind offenbar dazu bestimmt, sich in neue Muskelzellen umzubilden und also die Ringmuskelschicht von außen her zu verstärken. Dass sie von gewöhnlichen Epidermiszellen herkommen sollten, halte ich für sehr unwahrscheinlich, da ich auch in diesen späteren Stadien niemals Übergangsstadien zwischen den beiden Zellarten fand. Vielmehr spricht Alles dafür, dass diese jugendlich gebliebenen Zellen ganz eben so wie die schon ausgebildeten Elemente der Ringmuskulatur von den äußeren Muskelplatten abstammen.

Die Entstehung der Ringmuskulatur bei den Oligochaeten wurde bisher nur sehr selten zum Gegenstand specieller Untersuchungen gemacht; die meisten Autoren haben sich damit begnügt stillschweigend anzunehmen, dass sie denselben Ursprung habe wie die Längsmuskulatur: aus den inneren Muskelplatten (»Mesodermstreifen« der Autoren).

¹ Ich bin der Direktion des »Carlsberg-Fond« zu vielem Dank verpflichtet, weil sie mir ein apochromatisches Objectiv für homogene Immersion nebst zugehörigen Ocularen von Zeiss zur Verfügung gestellt hat. Der »Carlsberg-Fond« ist eine reiche Stiftung für Kunst und Wissenschaft, die vom verstorbenen Brauer J. C. JACOBSEN der dänischen Akademie der Wissenschaften vermacht wurde.

Bei KOWALEVSKY, KLEINENBERG, HATSCHKE¹ und VEJDOVSKÝ habe ich keine diesbezüglichen Angaben finden können; auch SEMPER², der über die Entstehung der Längsmuskulatur so genaue Angaben machte, musste die Entstehung der bei Nais und Chaetogaster äußerst feinen Ringmuskelschicht unbekannt bleiben. BÜLOW³ hat sich die Frage vorgelegt, es ist ihm aber nicht gelungen sie zu lösen. Er sagt (l. c. p. 88): »Ob diese (s. die Ringmuskelschicht) ekto- oder mesodermalen Ursprungs ist, kann nicht entschieden werden, doch müssen wir als höchst wahrscheinlich annehmen, dass auch sie aus dem mittleren Blatt entstanden ist.« Die Abbildungen Bülow's, die sich auf das erste Auftreten der Ringmuskelschicht beziehen, gestatten aber gerade eben so gut die Annahme, dass sie aus dem Ektoderm entsteht. — Von WILSON erfahren wir hierüber nur sehr summarisch (l. c. p. 187): »The mesoblastic bands give rise to all the muscles and vessels of the body«; Näheres wird aber nicht mitgeteilt. Endlich wird uns in der neuen Arbeit von ROULE nachdrücklich versichert, dass die Ringmuskulatur aus dem »Mesoblast« und nicht aus dem Ektoblast entsteht (l. c. p. 219 und p. 365), und es wird uns zum ersten Male eine, übrigens recht schlechte Abbildung gegeben, die dies illustriren soll. Die Sache hat aber ihre bedenkliche Seite. Die Zellen, die die Ringmuskulatur bilden, sollen sich schon in die Länge strecken, ehe noch die kontraktile Fasern der Längsmuskulatur in den Querschnitten sichtbar sind, und an einer Stelle erzählt uns der Verfasser (p. 202), dass die Differenzierung der kontraktile Substanz von der Peripherie centralwärts vorschreitet, dass erst die äußerste Schicht und dann nach und nach die inneren muskulös ausgebildet werden. Mit anderen Worten, wenn ich ROULE recht verstehe, tritt bei Enchytraeoides nicht — wie bei allen anderen Oligochaeten — die Längsmuskulatur zuerst auf, sondern im Gegentheil die Ringmuskelschicht und nach dieser differenzieren sich erst die Längsmuskelfasern. Diese Annahme würde zu unseren sonstigen Erfahrungen im Widerspruch stehen und es scheint mir aus mehreren Gründen eine viel einfachere und näherliegende Annahme zu sein, dass ROULE die Entwicklung der Muskulatur nur recht oberflächlich untersucht hat.

Noch eine Weile, bevor sich die Ringmuskulatur histologisch aus-

¹ B. HATSCHKE, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien. Bd. I. 1878.

² C. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg. Bd. III. 1876.

³ C. BÜLOW, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbricus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883. p. 64 ff.

zubilden anfängt, haben sich schon in bekannter Weise die ersten Längsmuskeln entwickelt. Es sind dies die beiden zu den Seiten der Neuralplatten gelegenen Bündel (Fig. 22—25 *lm*), SEMPER's »primäre Muskelplatten«. Dieselben entstehen bekanntlich aus der äußersten Schicht der inneren Muskelplatten. Nachdem sich erst diese »primären« Bündel ausgebildet haben, entstehen auch, fern von diesen, eine Strecke weiter dorsalwärts eben solche. Eine speciell-topographische Darstellung der Entwicklung der Längsmuskulatur will ich hier nicht geben, sondern füge nur ein paar allgemeine Bemerkungen bei. Anfänglich sind die Muskelfasern in einer einfachen Schicht an der äußeren Grenze der inneren Muskelplatten vorhanden, ein Zustand, in dem ja viele niedere Oligochaeten zeitlebens verharren; bald wird aber eine dem definitiven Zustand ähnliche Ausbildung erreicht, indem kontraktile Fasern nicht nur an der Oberfläche der inneren Muskelplatten gebildet werden, sondern auch in Ebenen, die radial zu dieser stehen. So kommen nach und nach kleine Muskelkästchen zu Stande (Fig. 28—29), die sich nur weiter zu vergrößern brauchen. Die Muskelfasern zeigen sich schon frühzeitig bandförmig.

Trotzdem wie erwähnt diese Arbeit keinen speciell histogenetischen Zweck verfolgt, kann ich doch eine diesbezügliche Bemerkung nicht unterlassen. Die Muskelfasern der meisten Lumbriciden enthalten bekanntlich beim Erwachsenen niemals Kerne. In seiner Arbeit über die Muskulatur der Chaetopoden¹ sagt nun RONDE: »Sehr oft ist im Inneren der Muskelfasern von *Lumbricus olidus* deutlich ein sehr großer Kern zu erkennen (Fig. 19 *A*). Da eben so bei *Branchiobdella* und *Phreoryctes*, wie ich gezeigt habe, der Kern stets in der Achse der Muskelfaser liegt, so scheint mir gerechtfertigt bei allen Oligochaeten den Kern der Muskelfasern axial anzunehmen. LANG giebt von den Polycladen an, dass bei jungen Larven der Kern stets in der Achse der Muskelfaser liegt, während bei ausgewachsenen Thieren nie ein solcher zu beobachten ist, und hält es für das Wahrscheinlichste, dass die Kerne der Larvenmuskeln später reducirt werden. Dies scheint mir auch bei den Oligochaeten die beste Erklärung der Fälle, in denen ich keinen axialen Kern beobachten konnte.« — Es mag sein, dass für die Polycladen LANG's Vermuthung zutrifft, das kann ich nicht beurtheilen; die Vermuthung RONDE's mit Bezug auf die Oligochaeten findet aber in den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte nicht nur keine Stütze, sondern wird im Gegentheil durch dieselben direkt widerlegt, und hätten die schon existirenden Abbildungen von Längsmuskeln der

¹ Zoologische Beiträge, herausgegeben von A. SCHNEIDER. Bd. I. 3. Heft. 1885. p. 184.

Regenwurm-Embryonen ROHDE von der erwähnten Vermuthung zurückhalten können. Denn die Querschnitte der embryonalen Muskelfasern erscheinen Anfangs ganz außerordentlich klein, aber in ähnlicher Gestalt wie später; es sind diese ganz kleinen Muskelfäserchen, die später so stark anwachsen und die bleibenden Fasern herstellen; an keinem Stadium ist aber irgend eine Spur von Kernen in ihnen nachzuweisen, sondern die Kerne liegen immer zwischen denselben (Anfangs innerhalb der Längsbündel, später in den Muskelkästchen, zwischen den Fasern). Die Vermuthung ROHDE's trifft also für die von mir untersuchten Lumbricus-Arten sicherlich nicht zu. —

Bei den Polychaeten soll nach den Untersuchungen SALENSKY's¹ und KLEINENBERG's² die ganze Muskulatur (sowohl die Ring- als die Längsmuskeln) des erwachsenen Thieres aus den vom Ektoderm her gebildeten Muskelplatten im Sinne KLEINENBERG's (= Muskelplatten + Seitenplatten SALENSKY's) entstehen.

Um nun die Ergebnisse dieses Abschnittes kurz zusammenzufassen: aus der medialen der vier WILSON'schen Zellreihen entsteht die Bauchkette, an deren Bildung noch ein frühzeitig entwickelter Nervenplexus Theil nimmt; aus den drei lateralen Zellreihen entwickelt sich die Ringmuskulatur. Die Längsmuskulatur bildet sich in bekannter Weise aus den inneren Muskelplatten.

II. Zur Entwicklungsgeschichte der Nephridien und der Borstensäcke.

Wie schon vorhin erwähnt, wollte WILSON zwei der von ihm entdeckten Zellreihen in Beziehung bringen zu der Bildung der Nephridien, indem sich die betreffenden Zellreihen segmentweise einstülpen sollten, um die Anlagen der genannten Organe zu erzeugen. Schon die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Nephridien bei *Criodrilus* (l. c.) mussten lebhaften Zweifel an der Richtigkeit der WILSON'schen Mittheilungen aufkommen lassen, indem es nicht wohl denkbar wäre, dass sich bei so nahe verwandten Formen die Bildung gleicher Theile in fundamental verschiedener Weise vollziehe, und wir haben denn auch im vorhergehenden Abschnitt dieser Abhandlung gesehen, dass nirgend wo und niemals Einstülpungen der äußeren Muskelplatten vorkommen. Ich halte es nun für zweckmäßig die

¹ W. SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biologie. Tom. III—IV. 1882—1883.

² N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886. p. 138 ff.

Hauptvorgänge der Entwicklung der Segmentalorgane auch für *Lumbricus* darzulegen, weil die Sache hier etwas schwieriger zu verfolgen ist als bei *Criodrilus*, und somit von Forschern, die das letztgenannte Objekt nicht kennen und nicht mit besonderer Sorgfalt verfahren, wieder in Konfusion gebracht werden könnte.

Wie bei *Criodrilus*, so sind auch bei *Lumbricus* die erst erscheinenden Theile der Nephridien die großen Zellen, die sich zu den Trichtern entwickeln, und die ich deshalb schon früher Trichterzellen genannt habe. Dieselben treten schon in den inneren Muskelplatten auf, wenn diese noch solid sind, d. h. wenn die Ursegmente schon gegen einander abgegrenzt, aber noch nicht gespalten sind; so erscheinen sie mit Regelmäßigkeit in dem Längsschnitt Fig. 30 (*tz*). Wenn die Ursegmente erst gespalten werden, sind die Trichterzellen immer mit großer Deutlichkeit zu erkennen, sie liegen dann immer an den Vorderwänden der jungen Dissepimente, seitlich vor den primären Längsmuskelbündeln (Fig. 34). Diese Figur ist in so fern ein diagrammatisches Bild, als sie nach einem Flächenpräparate entworfen ist, in dem zahlreiche Zellschichten über einander geschichtet sind, von denen nur diejenigen, worauf es hierbei ankommt, gezeichnet wurden. Ich hielt es für zweckmäßig ein solches Diagramm herzustellen, das sich den thatsächlichen Verhältnissen möglichst genau anschließt, weil sowohl HATSCHKE wie WILSON derartige Figuren zur Erläuterung der Nephridien-Entwicklung gegeben haben, die recht fehlerhaft sind¹. In diesem Bild, das also einem bestimmten mikroskopischen Präparate möglichst genau entspricht, ist von dem hintersten Nephridium nur die Trichterzelle erkennbar; schon im zweiten schließen sich der Trichterzelle mehrere kleinere Zellen an, deren Kerne in der Querachse verlängert sind; noch weiter nach vorn wächst die Zahl dieser Zellen, und sie scheinen sich in zwei Reihen anzuordnen. Es verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, dass niemals die Spur eines Zusammenhanges zwischen den einzelnen hinter einander liegenden jungen Nephridialanlagen vorhanden ist; davon ist es äußerst leicht sich zu überzeugen, sowohl an Flächenpräparaten wie an Schnitten. Die Trichterzellen bestehen noch unverändert in dem vordersten Nephridium der Fig. 34. Die hinten sich denselben anschließenden Zellen stellen die Anlagen des Schlingen- und Endtheils der Organe vor.

¹ Um die Entwicklung der Nephridien sowohl an Flächenpräparaten wie an Schnittserien zu untersuchen, thut man am besten nicht die ganz jungen, sondern etwas größere Embryonen zu verwenden, wo die hinteren Nephridien noch in Bildung begriffen sind. Alle diesbezüglichen Vorgänge treten bei solchen größeren Jungen mit viel größerer Klarheit hervor.

In Fig. 34 ist auch im vordersten Theil noch keine Spur der Borstensäcke, weder der äußeren noch der inneren sichtbar. In dem Stück aus der vorderen Region des Keimstreifens von demselben Embryo, das in Fig. 35 dargestellt ist, sind die Borstensäcke erschienen, die inneren decken das hintere Stück des Schlingentheils der Nephridien und compliciren hierdurch das Bild. Die Schlingentheile bestehen jetzt aus zwei Schenkeln, die aber nicht deutlich in der Figur hervortreten, weil sie sich im größten Theil ihres Verlaufs gegenseitig decken; an denselben ist schon ein sehr deutlicher Peritonealüberzug vorhanden. Die Trichterzellen persistiren als solche noch in den beiden hinteren Nephridien der Fig. 35, in den beiden vorderen haben sie sich dagegen in kleinere Zellen getheilt.

In Fig. 34 *a—c* ist eine Serie von drei Querschnitten (von $\frac{1}{100}$ mm Dicke) durch ein Segmentalorgan etwa von dem Alter der vordersten in Fig. 34 dargestellt; *a* ist der vorderste, *c* der hinterste Schnitt. In diesem letzteren ist die Anlage des Segmentalorgans als eine kleine Zellgruppe sichtbar (*so*), die der äußersten Schicht der inneren Muskelplatten angehörig, also von innen den äußeren Muskelplatten aufliegt, von welchen sie durch eine vollkommen scharfe Grenzlinie getrennt ist. Medianwärts liegen die schon deutlich ausgebildeten »primären« Längsmuskelbündel (*lm*), lateral sind noch keine Längsmuskeln vorhanden. Die Segmentalorgananlage ist durch andere Zellen der inneren Muskelplatten von der Ursegmenthöhle getrennt. Der nächste Schnitt (Fig. 34 *b*) bietet ganz entsprechende Verhältnisse, nur die Form der Zellgruppe (*so*) erscheint ein bischen verschieden. Im Schnitt Fig. 34 *a* sieht man schließlich die große Trichterzelle, deren Plasma sehr hell ist und die mit einem auffallend großen Kern und Kernkörperchen versehen ist; sie sieht frei in die Ursegmenthöhle, hat keinen Peritonealüberzug, liegt aber nicht mehr so wie früher (Fig. 30) den äußeren Muskelplatten an, sondern ist durch mehrere Zellschichten von ihnen getrennt. Ob die beiden Zellen, die zwischen ihr und den äußeren Muskelplatten liegen, ob diese mit zur Anlage des Nephridium gehören, vermag ich nicht bestimmt zu entscheiden.

Noch in diesem Stadium liegt also das Nephridium ganz und gar in den inneren Muskelplatten; zu der Epidermis oder zu den äußeren Muskelplatten hat es noch (wie auch in den früheren Stadien) auch nicht die geringste Beziehung.

Die soeben geschilderten Verhältnisse wiederholen sich in der angezogenen Serie durch eine gewisse Region mit großer Regelmäßigkeit. Aus meinem Journal führe ich beispielsweise an: in den Schnitten

47—48 (von hinten; Embryo von circa 2 mm Länge) Anlage eines Nephridium, in 49 die zugehörige Trichterzelle; in 53—54 wieder Anlage eines Nephridium, in 55 die Trichterzelle; in 62—63 Anlage eines Nephridium, in 64 die Trichterzelle etc. Auch in den Schnitten sieht man in dieser Region noch keine Spur von Anlagen der Borstensäcke; dieselben treten erst weiter vorn auf.

Indem die Anlagen der inneren Borstensäcke auftreten, werden nun die Bilder complicirter, und zwar, weil die Nephridialanlagen etwa gleichzeitig in die Epidermis hinauswachsen, und weil diese distale Verlängerung des Nephridium und die Borstensackanlage sich sehr nahe anliegen. Es ist desshalb nothwendig die Bilder mit einander zu kombiniren, die man in Quer- und Längsschnittserien erhält. In Fig. 32 *a—b* sind Stücke von zwei auf einander folgenden Querschnitten dargestellt, die derselben Serie angehörig sind, der Fig. 34 *a—c* entnommen wurden; *a* ist der vordere, *b* der hintere Schnitt. Im letzteren erkennt man die beiden Schenkel des Segmentalorgans (*so*), die zusammen eine Schleife bilden, und von den umgebenden Geweben, sowohl von den inneren Muskelplatten wie von der Epidermis scharf abgegrenzt sind. Die Epidermis stülpt sich aber in der Form eines ansehnlichen soliden Zapfens (*i.bo*), gegen das Segmentalorgan gerichtet, in die innere Muskelplatte hinein; diese Wucherung ist die Anlage des ventralen (inneren) Borstensackes. Zu beiden Seiten der Segmentalorgananlage sind Längsmuskelbündel angelegt, lateralwärts allerdings noch aus ganz wenigen Fasern bestehend; die »primäre Muskelplatte« ist dagegen recht breit geworden gegen früher. Im nächsten Schnitt (Fig. 32 *b*) ist nur der eine Schenkel der Schleife des Nephridium vollständig, nämlich der distale (vom proximalen fällt nur ein kleines Stück in den Schnitt), und dieser distale Schenkel liegt nicht ganz und gar in der inneren Muskelplatte, sondern ist mit seinem freien Ende in die Epidermis hinausgewachsen, um das Endstück und die äußere Mündung des Organs herzustellen. Aus den beiden abgebildeten Schnitten (besonders aus *b*) ist ferner ersichtlich, dass die Nephridien sich schon in die Leibeshöhle eingestülpt haben und dabei eine Schicht der inneren Muskelplatten als Peritonealüberzug (*p*) mitgenommen haben.

Aus Querschnitten allein geht die Deutung, die ich den beiden Schnitten Fig. 32 *a* und *b* gegeben habe, schon mit einiger Wahrscheinlichkeit hervor. Denn die Verlängerung des Nephridium in die Epidermis hinaus sieht in der Beziehung anders aus als die Borstensack-Einstülpung, dass die Kerne der ersteren stark verlängert sind in querer Richtung zur Längsachse des soliden Zellstranges, während die Kerne der letzteren einigermaßen rund sind. Hieraus ist schon wahr-

scheinlich, dass es sich um zwei verschiedene Bildungen handelt; indessen lässt sich aus den Querschnitten allein nicht mit Sicherheit ermitteln, ob zwischen jenen beiden Theilen irgend welcher Zusammenhang besteht, oder ob nicht. Um dies zu entscheiden, müssen Längsschnitte zu Hilfe genommen werden; es ist mir aber nur selten gelungen so klare und beweisende Bilder zu erhalten wie das in Fig. 33 dargestellte. Es sind in diesem Bilde zwei Nephridialanlagen (*so*) mit ihren Trichterzellen (*tz*) vorhanden; die hintere Trichterzelle ist im Begriff sich zu theilen (Äquatorialplatte). Von dem vorderen Nephridium ist nur der distale Schenkel im Schnitt vollständig getroffen, derselbe bohrt sich in die Epidermis hinaus, und hier ist mit größter Deutlichkeit ersichtlich, dass Nephridium und Borstensack mit einander nichts zu thun haben, indem sich die Epidermis unmittelbar hinter der distalen Verlängerung des Nephridium zur Borstensackanlage (*i.bo*) einstülpt; beide Bildungen sind aber ganz scharf von einander abgegrenzt, trotzdem sie sich genau anliegen. Dass man selten so klare Präparate erhält wie Fig. 33, hat — glaube ich — seinen Grund darin, dass der distale Auswuchs des Nephridium fast immer schräg lateralwärts gerichtet ist (Fig. 32 *a*), und desshalb in senkrechten Längsschnitten, die die Borstensackanlagen enthalten, nur unvollständig getroffen wird. Alle diese Verhältnisse sind bei *Criodrilus* viel leichter erkennbar, weil hier die Ursegmente sammt ihren Höhlen verlängert sind im Verhältnis zu denen von *Lumbricus*, und weil desshalb die Endstücke der Nephridien und die jungen Borstensäcke durch andere Elemente von einander getrennt sind (vgl. Taf. XIII, Fig. 5—6 meiner Arbeit über *Criodrilus*).

In dem Querschnitt, der gerade hinter dem in Fig. 32 *b* dargestellten folgt, erscheint weit lateralwärts die noch sehr junge Anlage des äußeren Borstensackes desselben Segmentes (Fig. 39), und diese Anordnung wiederholt sich in jedem Segment der betreffenden Region des Embryonalkörpers mit großer Regelmäßigkeit: in einem Schnitt findet sich die Anlage des äußeren Borstensackes, im Schnitt unmittelbar davor liegt die (etwas weiter entwickelte) Anlage des inneren Borstensackes; im dritten Schnitt findet sich das in die Epidermis hinausragende Endstück des Segmentalorgans.

In den bisher erwähnten Stadien war die zellige Anlage des Nephridium noch eine ganz solide; später höhlt sich dieselbe aus, und zwar geschieht das in der Weise, dass innerhalb jeder Zelle Hohlräume auftreten, so dass das Lumen der Röhre intracellulär wird¹. Die

¹ In seinen »Untersuchungen an neuen Turbellarien« (Zool. Jahrbücher. Bd. III. Abtheilung für Anat. und Ontog. der Thiere. 1888. p. 463—464) spricht KENNEL die

weiteren specielleren Umbildungen habe ich nicht verfolgt, namentlich nicht wie die Sonderung in die drei Abtheilungen des Schleifenkanals zu Stande kommt; nur das vermag ich zu sagen, dass die Epidermis an der Bildung derselben durchaus keinen Antheil nimmt, dass dieselben im Gegentheil allein auf Grundlage der ursprünglichen, einheitlichen Anlage entstehen.

Also kurz, die Entwicklung der Nephridien findet bei *Lumbricus* in derselben Weise statt, wie es früher für *Criodrilus* geschildert wurde: Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt differenzieren sich aus einer einheitlichen Anlage heraus, die in den inneren Muskelplatten ohne Betheiligung der Epidermis entsteht. Und die auf einander folgenden Nephridien stehen gleich von ihrem ersten Anfang an untereinander in keinem Zusammenhang.

Das Verhalten solcher Schnitte wie Fig. 32*a* und *b* hat wahrscheinlich WILSON auf die Ansicht geführt, dass die Schlingentheile der Segmentalorgane als Einstülpungen der äußeren Muskelplatten entstehen, die sich sekundär mit den in den inneren Muskelplatten entstandenen Trichterzellen verbinden. Er hat diese Sache nur im höchsten Grade oberflächlich untersucht und die ersten Entwicklungsstadien der Nephridien hat er überhaupt gar nicht gesehen. Dies geht deutlich hervor aus dem, was er von den Borstensäcken sagt (l. c. p. 187): »They arise at the same time with the nephridia.« Nun geht ja die Bildung der Nephridien und der Borstensäcke in zeitlicher Hinsicht sehr gesetzmäßig vor sich, indem in jedem Segment erst die Anlage der Nephridien deutlich wird, dann die Anlagen der inneren und zuletzt die der äußeren Borstensäcke auftreten (vgl. Fig. 34—35), und diese Regel scheint sich nicht nur auf die Regenwürmer zu beschränken, sondern eine weitere Verbreitung zu haben; VEJDOVSKÝ hat schon vor Jahren¹ für *Rhynchelmis* festgestellt, dass »die Bauchborsten um zwei Tage früher zur Entwicklung gelangen wie die Rückenreihen«. Wenn nun WILSON angiebt, dass Borstensäcke und Segmentalorgane gleichzeitig entstehen, so liegt darin implicite — was allerdings fast unglaublich

Vermuthung aus, dass in den Fällen, wo wir es mit »durchbohrten Zellen« zu thun haben, diese sich nicht eigentlich ausgehöhlt, sondern eher zusammengekrümmt haben bis zum Verwachsen ihrer Ränder, dass also das Lumen in dieser Weise zu Stande kommt. Wie plausibel mir das auch scheint, was KENNEL darüber schreibt, so glaube ich doch, dass er Unrecht hat eine solche Bildungsweise der intracellulären Kanäle überall anzunehmen. Jedenfalls stimmt das, was ich bezüglich der Entwicklung der Nephridien und der Urnieren der Blutegel beobachtet habe, nicht mit seiner Annahme überein.

¹ VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1885. p. 75.

scheint —, dass er die lange Reihe von Stadien, die in Fig. 34 dargestellt sind, gar nicht beachtet hat. Seine Beobachtungen fangen erst mit dem Stadium an, wo sich die innere Borstensackanlage bildet und einstülpt; er hat dieselbe nicht von der Anlage des Nephridium zu sondern gewusst, sondern beide zusammen als einheitliche Bildung, als Nephridialanlage aufgefasst; dabei hat er noch den Fehler begangen, Zellen der Epidermis und der äußeren Muskelplatten zu verwechseln, indem es nach ihm die äußeren Muskelplatten sind, die sich einstülpen. Mit dieser Deutung von WILSON's Beobachtungen stimmt auch die Tatsache, dass er die Borstensäcke gar nicht aus dem Ektoderm herleitet, sondern es nach seinen Beobachtungen für wahrscheinlich hält, dass die Urzellen der Borstensäcke in den inneren Muskelplatten entstehen (*»believes them to be of mesoblastic origin«*). Was endlich WILSON's Angabe von dem Entstehen der Nephridien aus zwei genetisch verschiedenen Theilen (dem ektodermalen Schlingentheil und der mesodermalen Trichterzelle) betrifft, so kann dieselbe unmöglich auf Beobachtungen fußen, da, wie erwähnt, WILSON so frühe Stadien, die hierüber entscheiden können, gar nicht beobachtet hat. Die Ansicht von WILSON ist wohl von seinen theoretischen Voraussetzungen herzuleiten, indem die nach seiner Ansicht aus den »Nephridialsträngen« entstehenden Schlingentheile der Nephridien dem Vornierengang, die »mesoblastischen« Trichter den Segmentalorganen des Mesonephros der Vertebraten homolog seien.

In meiner Arbeit über *Criodrilus* habe ich übrigens die frühere Litteratur über die Entwicklung der Nephridien eingehend analysirt und ich habe mich desshalb hier nur mit einigen neueren, in der erwähnten Schrift nicht zur Besprechung gekommenen Arbeiten zu befassen.

Gegen Ende des Jahres 1887 erschienen bald nach einander drei Arbeiten über das hier angezogene Thema, nämlich eine Abhandlung von O. LEHMANN¹, eine vorläufige Mittheilung von VEJDOVSKÝ² und eine sehr stattliche Arbeit von EDUARD MEYER³. Die beiden ersteren beziehen sich auf Oligochaeten, die letztere auf Polychaeten.

LEHMANN lässt die Nephridien ganz richtig in den inneren Muskel-

¹ O. LEHMANN, Beiträge zur Frage von der Homologie der Segmentalorgane und Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochaeten. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXI. 1887. p. 322.

² FR. VEJDOVSKÝ, Das larvale und definitive Exkretionssystem. Zool. Anzeiger. 1887. Nr. 268.

³ EDUARD MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. I. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VII. 1887. p. 593.

platten entstehen; auch fand er als erste Anlage derselben die Trichterzellen an den Vorderwänden der Septa und er vermuthete, dass dieselben identisch sind mit den großen Zellen, die schon im ungespaltenen Mesoderm vorhanden sind; den direkten Zusammenhang konnte er jedoch nicht ermitteln. Wie er aber zu den folgenden Angaben kommt, ist mir unverständlich geblieben. Die große Zelle soll nämlich in der Mitte des Segments hinwandern, indem sie sich zugleich vermehrt, und in dieser Weise »entsteht ein Haufen von Zellen, in dem sich bald ein intracelluläres Lumen bildet«. »Der Trichter entsteht erst in verhältnismäßig später Zeit und zwar wenn in dem Zellhaufen schon ein Kanal gebildet und dieser mit der Außenwelt verbunden ist.« LEHMANN hat also den genetischen Zusammenhang zwischen Trichterzelle und Trichter gar nicht verstanden und dies erscheint uns um so wunderlicher, weil die Trichterzelle durchaus nicht wandert, sondern im Gegentheil in ihrer Lage an der Vorderwand des Septum treulich verharret, wovon es sehr leicht ist sich zu überzeugen. Richtig hat er aber gesehen, dass die Epidermis keinen Antheil an der Bildung der Nephridien nimmt, sondern dass die ursprünglichen Anlagen derselben in die Epidermis hinauswachsen, um die äußere Mündung zu bilden. — LEHMANN fand außerdem die Urnieren von *Lumbricus*¹; diese wurden etwa gleichzeitig von VEJDovský entdeckt und in neuester Zeit viel eingehender beschrieben (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft II). Die Zeichnungen, die LEHMANN seiner Arbeit beigegeben hat, können keinen Anspruch auf Naturtreue machen; sie sind Schemata und nicht einmal gute Schemata.

Die vorläufige Mittheilung von VEJDovský bezieht sich theils auf die Urnieren von *Rhynchelmis* und *Lumbricus*, theils auf die Entwicklung der bleibenden Nephridien; wir haben es hier nur mit dem letzten Gegenstand zu thun². Die Angaben VEJDovský's hierüber stimmen im

¹ Die Existenz dieser Larvenorgane ist mir (auch bei *Lumbricus*) schon seit Jahren bekannt; indessen habe ich mich nicht eingehender mit denselben beschäftigt. Ihr Bau ist jedenfalls schwieriger zu eruiren wie bei *Criodrilus*. Nach VEJDovský stehen die Kanäle mit den großen, von HATSCHKE »Schluckzellen« genannten vorderen Ektodermzellen in Verbindung, und sehr interessant ist seine Angabe, dass die letzteren bei gewissen Arten schon als Furchungskugeln sich zu exkretorischer Funktion ausbilden und in ihrem Inneren Kanäle bilden.

² Etwa gleichzeitig mit der citirten Mittheilung hat VEJDovský noch einen etwas ausführlicheren Artikel über den genannten Gegenstand in Tschechisch veröffentlicht (Vývoj e morfologie exkretčních orgánův. Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1887. p. 697). Trotzdem mir dieser Aufsatz durch die Güte des Verfassers zugeing, war es mir der Sprache wegen nur möglich die beigegebenen Figuren zu benutzen, was ich bedauern muss, da der Artikel auch die allgemeinen Ansichten VEJDovský's über das Exkretionssystem enthält. Ich habe auch nirgendwo ein Referat dieser Abhandlung gefunden.

Allgemeinen gut mit den meinigen überein; nur Folgendes möchte ich hervorheben. VEJDVSKÝ fasst die Anlage von Trichter- und Schlingentheil (wie ich) als eine einheitliche auf; aber die große Zelle, die als erste Spur derselben erscheint, soll nicht an der Vorderwand, sondern an der Hinterwand des Septum liegen; erst später entsteht die Trichterzelle an der Vorderwand. Diese Angaben beziehen sich ursprünglich auf *Rhynchelmis*; in der neuesten Arbeit wird aber auch eine Zeichnung eines *Lumbricus*-Embryo gegeben, in der man eine große Zelle an der Hinterwand jedes Septum als erste Anlage des Nephridium sieht (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft II. Taf. XVI, Fig. 15). Hier befindet sich VEJDVSKÝ jedenfalls im Irrthum. Von der erwähnten Zelle leitet nun VEJDVSKÝ das ganze Nephridium her, das Anfangs einen geraden Strang darstellt und in diesem Zustand als »Pronephridium« bezeichnet wird; indem sich dasselbe zur Bildung der Schleife ausstülpft, wird es zum Nephridium. Ob VEJDVSKÝ auch für die Lumbriciden die Entstehung des Endstückes aus der Epidermis annimmt, oder ob sich seine diesbezüglichen Angaben allein auf *Rhynchelmis* beziehen, weiß ich nicht; im ersteren Fall würde er Unrecht haben. Von größter Bedeutung sind seine Angaben über die Entstehung des Trichters bei *Rhynchelmis*. Die Trichterzelle erscheint hier als eine geschlossene Wimperzelle, in der sich ein Kanal entwickelt, in dem Kanal schwingt ein sehr langes und kräftiges Wimperhaar; später bildet sich dieses »Pronephrostom« in das definitive Nephrostom um, indem sich jene Zelle theilt und das Lumen intercellulär wird. Somit würde sich der Trichter aus einer Bildung entwickeln, die in ihrem Bau anfänglich eine genaue Übereinstimmung zeigt mit den Endorganen der feinsten Kanäle des Exkretionsapparates der Plattwürmer und der Räderthiere.

Die entwicklungsgeschichtlichen Mittheilungen in der ersten Abtheilung der sehr werthvollen Studien von EDUARD MEYER beziehen sich auf *Polymnia nebulosa*. Die Wimpertrichter entstehen hier als peritoneale Wucherungen, und eine kurze Strecke hinter jedem derselben entsteht der übrige Theil des Nephridium, dessen erste Anlage »allem Anschein nach außerhalb des Peritoneums liegt«; die beiden Anlagen verwachsen erst später mit einander. So deutet MEYER seine Befunde; aus seinen hübschen und gewiss sehr naturgetreuen Abbildungen lässt sich aber eben so gut Anderes herauslesen und ich wäre geneigt dieselben so umzudeuten, dass bei *Polymnia* die Anlage des Nephridium einheitlich auftritt und dass die Anlage vorn und hinten, wo Trichter resp. Schleife entstehen, viel stärker wuchert als in der Mitte, wo der dünne Trichtergang entsteht (vgl. namentlich Fig. 14, Taf. XXVII von

MEYER). Auf MEYER's Deutung seiner Befunde an Polymnia waren gewiss seine gleich zu erwähnenden Befunde bei *Psymbranchus* von Einfluss; denn MEYER giebt selbst in einer Anmerkung (p. 663) zu, dass »die gesonderte Anlage von Wimpertrichter und Nierenschlauch gerade in der ontogenetischen Entwicklung von *Polymnia nebulosa* nicht einmal besonders deutlich hervortritt«. — Bei den Larven der erwähnten Art findet sich, bevor noch die bleibenden Nephridien entstehen, ein Paar Exkretionsorgane von ähnlichem Bau wie der Exkretionsapparat der Plattwürmer und Räderthiere (mit terminaler Wimperzelle); sie gehen frühzeitig zu Grunde. Die Trichter der bleibenden Organe entstehen gleich als mehrzellige Anlagen.

In der zweiten Abtheilung seiner »Studien über den Körperbau der Anneliden« bespricht MEYER u. A. die Entwicklung der Nephridien bei *Psymbranchus protensus*¹. Auch hier findet sich zunächst ein Paar Larvenorgane im Kopfmundsegment von ähnlichem Bau wie bei *Polymnia*; sie degeneriren später. Jedes einzelne der bleibenden Nephridien entsteht aus zwei gesonderten Anlagen, nämlich erstens aus einer einzigen, großen und sehr charakteristischen Zelle, die lange ungetheilt bleibt, sich aber in die Länge streckt und krümmt, somit den Nephridialschlauch herstellt, später theilt sie sich und bildet sich so nach und nach in ein echtes Drüsenepithel um. Zweitens aus den Anlagen der Trichter. Diese werden vom Peritoneum an den Vorderwänden der Septa gebildet und treten erst sekundär mit den großen »Nierenzellen« in Verbindung; die Trichteranlagen sind gleich von Anfang an mehrzellig.

Nach EDUARD MEYER würden also bei *Psymbranchus protensus* Trichter und Schlingentheil der Nephridien aus gesonderten Anlagen entstehen, die sich erst nachträglich verbinden. Die Nephridien der auf einander folgenden Segmente fand MEYER immer bei allen von ihm untersuchten Formen bei ihrem ersten Auftreten ganz von einander gesondert, niemals durch Gänge verbunden².

In neuester Zeit hat dagegen ROULE den Versuch gemacht, die von HATSCHKE bei *Criodrilus* beschriebenen kontinuierlichen Längsstränge, aus denen sich die Segmentalorgane durch Abgliederung bilden sollten, wieder aufzufrischen, und diese Stränge nochmals mit den auch von

¹ Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII. 1888. p. 462.

² In einer Anmerkung zu der ersten Abtheilung seiner Schrift theilt MEYER mit, dass von APATHÝ die gesonderte Anlage von Trichter und Nierenschlauch für gewisse Oligochaeten und Hirudineen beobachtet worden sei. Das möchte ich nach VEJDOVSKÝ's und nach meinen eigenen Untersuchungen recht energisch bestreiten.

HATSCHKE entdeckten, aber bekanntlich nicht existirenden Gängen von Polygordius zu vergleichen¹. Nach ROULE soll ursprünglich im ungespaltenen Mesoderm jederseits ein solcher Strang vorhanden sein, von dem sich die Nephridien successiv abgliedern; sie liegen dann in der Hautplatte (l. c. p. 213—215). Die einzige Abbildung, die diesen Entwicklungsgang erläutern soll (Fig. 12), ist aber so schlecht, dass ich den eben erwähnten Mittheilungen von ROULE durchaus keinen Werth beimessen kann. Und wenn der Verfasser noch dazu sagt, dass seine Beobachtungen über die ursprüngliche Continuität der Nephridien »s'accordent avec celles de HATSCHKE sur les Archiannelides et de R.-S. BERGH sur les Hirudinées« (l. c. p. 374), so muss ich mir nachdrücklich verbitten, dass man meine diesbezüglichen Beobachtungen mit denjenigen HATSCHKE's in eine Kategorie wirft, denn ich habe immer gegen die Richtigkeit der letzteren protestirt. Aber vielleicht hat ROULE meine Angaben über Urnieren und Segmentalorgane verwechselt?!

In einer früheren Arbeit² habe ich die Morphologie des Exkretionsapparates der Würmer eingehend behandelt; besonders habe ich die Ableitung der Nephridien der Anneliden von dem Exkretionsapparat der Plattwürmer bestritten und die von den Anhängern der genannten Lehre beigebrachten Beweisführungen widerlegt. Dieser Widerlegung hat sich später EISEN fast in jedem Punkte angeschlossen und außerdem noch Weiteres gegen die genannte Lehre vorgeführt. Nichtsdestoweniger erscheinen die alten, längst entkräftigten Argumente alltäglich in neuer Gestalt. Es sind besonders zwei englische

¹ Nachdem schon ich und FRAIPONT erwähnt hatten, dass wir bei den von uns untersuchten Polygordiuslarven keine Spur der Gänge finden können, ist EISEN in seiner Monographie der Capitelliden nochmals auf diese Gänge zurückgekommen; er will ihnen »die letzte Ehre erweisen«, nämlich sie zum Grabe bringen. Er berichtet nämlich (l. c. p. 662): »Von allen denen, die hier in Neapel Polygordiuslarven untersucht haben, ist es nicht einem Einzigen gelungen den fraglichen Längskanal aufzufinden. Ich nenne von diesen Untersuchern nur E. MEYER, weil er sich sehr eingehend mit der betreffenden Larve befasst hat, und weil er, der für die Ableitung der Nephridien von Plathelminthennieren eingenommen war, gewiss als für diese Wiederauffindung disponirt gelten konnte. Nun, auch dieser Forscher erklärte mir mit Bestimmtheit, dass der gesuchte Kanal nicht existire.« — Es muss danach befremden, wenn KORSCHULT und HEIDER in ihrem übrigens verdienstvollen und recht unparteiisch geschriebenen »Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere« (Specieller Theil. I. 1890) nicht nur HATSCHKE's Schemata zur Entwicklung der Nephridien von Polygordius nochmals zum Abdruck bringen, sondern auch (p. 232) diesen Modus der Entwicklung als den ursprünglichen aufstellen. Wie lange wird es denn dauern, bis die imaginären Gänge endlich aufhören Unheil zu stiften?

² Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos 1885. Bd. II. p. 97.

Forscher auf dem Gebiete der Oligochaeten, nämlich BEDDARD¹ und SPENCER², die sich versucht fühlten eine Lanze für die »Einheitstheorie des Exkretionsapparates« zu brechen. Diese beiden Verfasser haben uns mit einer Anzahl interessanter anatomischer Thatsachen bekannt gemacht; ihre Beweisführung in der genannten Sache ist aber nicht gerade glücklich. Man erlasse es mir alle ihre Argumente eingehender zu widerlegen — denn sie widerlegen sich ganz von selbst. Ich führe sie nur an. Erstens: die Gänge von Polygordius, die nicht existiren. Zweitens die WILSON'schen »Nephridialstränge«, die zur Entstehung der Nephridien durchaus keine Beziehung haben. Drittens: gewisse anatomische Verhältnisse (Existenz eines »nephridialen Netzwerkes« bei Perichaeta und bei einigen anderen hochdifferenzirten Regenwürmern), die ohne Weiteres als ursprüngliche Einrichtungen gedeutet werden. Viertens: die Nephridialgänge bei *Terebella* (*Lanice*) *conchilega*. Fünftens: der histologische Gegensatz zwischen Trichter- und Schlingentheil bei Oligochaeten und Hirudineen, indem das Trichterlumen intercellulär, dasjenige des Schlingentheils intracellulär ist. SPENCER geht in dieser Beziehung so weit, dass er sich nicht recht die Homologie der Nephridien und der Geschlechtsgänge (bei den Regenwürmern) vorstellen kann ohne anzunehmen, dass der »intracelluläre Theil« der Nephridien bei der Umbildung in Geschlechtsgänge verloren gegangen und durch Neubildungen ersetzt worden sei (l. c. p. 44). Wie nun, wenn bei zahlreichen Polychaeten der ganze Nephridialschlauch ein sehr schönes Epithel besitzt (vgl. hierüber namentlich die Arbeiten EDUARD MEYER's)? Wird hierdurch nicht erwiesen, was ich schon früher aussprach, dass der erwähnte histologische Unterschied als Kriterium zur Aufstellung von Homologien nicht gelten kann?

Es sind nur zwei Argumente, die sich wirklich für die Annahme einer Homologie des Exkretionsapparates der Anneliden und der Plattwürmer verwenden lassen und diese widersprechen sich gegenseitig. Erstens VEJDOVSKÝ's Angaben über die Entstehung der Trichter von *Rhynchelmis*; werden diese in dem genannten Sinne verwendet, dann gelangt man zu der Annahme, dass die Nephridialtrichter aus den terminalen Wimperzellen des Exkretionsapparates der Plattwürmer oder

¹ F. E. BEDDARD, On the occurrence of numerous Nephridia in the same segment in certain Earthworms, and on the Relationship between the Excretory system in the Annelida and in the Platyhelminths. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXVIII. N. S. 1888. p. 397. — On certain points in the structure of *Urochaeta* and *Dichogaster*, with further remarks on the Nephridia of Earthworms. Ibid. Vol. XXIX. N. S. 1889. p. 235.

² W. B. SPENCER, The Anatomy of *Megascolides australis*. Transactions of the Royal Society of Victoria. Vol. I. Part I. 1888.

der Rotiferen entstanden seien. Zweitens die Beobachtungen E. MEYER's über die gesonderte Anlage von Trichter und Schlauch der Nephridien von *Psygmorebranchus protensus*. Die Verwerthung dieser Beobachtungen für die genannte Lehre führt zu dem Schluss, der auch schon früher von LANG gezogen wurde, dass die Wimpertrichter der Nephridien Neubildungen seien, die im Exkretionsapparat der Plattwürmer kein Homologon haben.

Nach alledem meine ich noch immer, dass es um die Homologie der Nephridien der Anneliden mit dem Exkretionsapparat der Plattwürmer und der Rädertiere recht schlecht steht. —

Die *Entstehung der Borstensäcke* gestaltet sich bei *Lumbricus* wesentlich folgendermaßen. Sie bilden sich als Einwucherungen der Epidermis, und zwar lässt sich dies leichter für die äußeren als für die inneren nachweisen, weil die inneren, wie oben erwähnt, in unmittelbarer Nähe der Nephridien entstehen, welche letztere etwa gleichzeitig in die Epidermis hinauswachsen. Ich schildere desshalb zunächst die ersten Stadien der Entwicklung der äußeren Borstensäcke. In Fig. 35 sind die sehr jungen Borstensäcke sichtbar und zwar sowohl die äußeren wie die inneren. Die inneren, die den Nephridialanlagen aufliegen, bestehen schon jeder aus einer ansehnlichen Anzahl von Zellen; auch die beiden vorderen der äußeren Säcke sind aus mehreren Zellen zusammengesetzt (die zweite aus drei Zellen); die beiden hinteren bestehen dagegen jeder nur aus einer einzigen sehr großen Zelle; auch diese ragen in die inneren Muskelplatten hinein und sind von einer Schicht von diesen angehörigen Elementen umgeben. Hinter dem letzten der abgebildeten äußeren Borstensäcke sind keine Anlagen von solchen sichtbar; die inneren setzen sich dagegen nach hinten noch durch eine Anzahl von Segmenten fort, werden dann aber undeutlich. Die vorhin erwähnten größeren Zellen können wir als Urzellen der Borstensäcke bezeichnen und sie finden sich hier und da in den Schnitten wieder. Sie entstehen höchst wahrscheinlich durch tangentiale Theilung einer Epidermiszelle; jedenfalls spricht dafür das in Fig. 38 dargestellte Bild, das mir allerdings nur einmal zu Gesicht gekommen ist. Man sieht hier eine Epidermiszelle im Begriff sich zu theilen; die Äquatorialplatte steht parallel oder vielleicht ein bisschen schräg zur Oberfläche, so dass die Theilung in tangentialer Richtung stattfinden muss. Dass nun diese Zelle wirklich einem Borstensack Ursprung giebt, ist aus den topographischen Verhältnissen sehr wahrscheinlich. Erstens mit Bezug auf die Querrichtung: die Zelle liegt eben da, wo die breiten dorsalen Längsmuskelbündel ventralwärts aufhören, gerade

in derselben Region, wo sich die weiter entwickelten äußeren Borstensäcke in die inneren Muskelplatten einsenken (vgl. mit Fig. 38 die Fig. 39—40). Zweitens mit Bezug auf die Längsrichtung: Fig. 38 ist dem Schnitt Nr. 90 (einer Serie durch einen Embryo von 2 mm Länge, von hinten anfangend) entnommen; im Schnitt 91 findet sich die schon weiter entwickelte und aus mehreren Zellen bestehende innere Borstensackanlage, im Schnitt 92 das Endstück des Segmentalorgans desselben Segmentes, in die Epidermis hinauswachsend; also ganz entsprechende topographische Verhältnisse, wie sie sich auch in wenig älteren Stadien finden, und wie sie oben (bei der Entwicklung der Nephridien) erwähnt wurden.

In dem in Fig. 39 abgebildeten Schnitt derselben Serie, aber wenige Segmente weiter vorn, ist die äußere Borstensackanlage nur von einer großen Zelle gebildet, die von einer gewöhnlichen Epidermiszelle bedeckt wird und die schon in die innere Muskelplatte hineinragt. Das dorsale Längsmuskelbündel wird durch das Einragen der Zelle etwas einwärts gebogen; ventralwärts der Zelle finden sich noch keine Muskelfasern entwickelt. In Fig. 40 ist ein weiter entwickeltes Stadium des äußeren Borstensackes abgebildet; er setzt sich jetzt aus mehreren Zellen zusammen und ragt schon etwas tiefer in die innere Muskelplatte hinein; sowohl ventralwärts wie dorsalwärts sind neben ihm jetzt Muskelfasern deutlich. Fig. 39 entspricht etwa den hinteren äußeren Borstensäcken in Fig. 35, Fig. 40 ist noch ein wenig weiter entwickelt als die vorderen daselbst¹. — In den bis jetzt beschriebenen Stadien ist die Verbindung der Borstensackanlagen mit der Epidermis sehr deutlich. Erst später, wenn sich schon in den Follikeln Borsten zu bilden angefangen haben, scheinen die Borstensäcke in vielen Fällen ganz von der Epidermis getrennt in den inneren Muskelplatten zu liegen, indem sich Ringmuskelfasern und Zellen zwischen ihnen und den Epidermiszellen einschieben (Fig. 41).

In den meisten früheren embryologischen Arbeiten über Anneliden (so in denjenigen von SEMPER, HATSCHKE, v. DRASCHE, GOETTE, SALENSKY) wird behauptet, dass die Borstensäcke vollkommen unabhängig von der Epidermis in dem »Mesoderm« entstehen. Doch hatte schon KOWALEVSKY (1874) die epidermoidale Entstehung derselben hervorgehoben ohne es jedoch bildlich gut darzustellen. Erst die Untersuchungen von VEJDovsky (1885) und namentlich von KLEINENBERG (1886) haben jedoch

¹ Die früheren Stadien der Entwicklung der inneren Borstensäcke habe ich nicht verfolgt; meine Beobachtungen fangen hier etwa mit dem Stadium Fig. 32b an, wo die aus einer größeren Anzahl von Zellen gebildete Anlage von der Epidermis in die inneren Muskelplatten hineinragt.

diese Entwicklungsweise resp. für Oligochaeten und Polychaeten genügend sichergestellt; ich habe dann (1888) die Resultate letztgenannter Untersuchungen für *Criodrilus* bestätigt. Bei den Regenwürmern, sowohl bei *Lumbricus* wie bei *Criodrilus* ist es durchaus nicht schwierig die epidermoidale Entstehung der Borstensäcke nachzuweisen, falls man denn überhaupt die jüngeren Stadien an Schnitten untersucht und nicht erst mit den ganz alten Anlagen seine Untersuchung anfängt. Es ist mir deshalb unbegreiflich, wie WILSON noch 1887 der früheren Ansicht geneigt sein konnte, die Borstensäcke aus dem »Mesoderm« herzuleiten. Dieser Verfasser hat — glaube ich — die Flächenbilder zu einseitig berücksichtigt und seine Schnittserien — denn er giebt an solche gemacht zu haben — nicht gründlich genug untersucht. ROULE behauptet für *Enchytraeoides* zwar die epidermoidale Entstehung der Borstensäcke (l. c. p. 234); indessen ist auf diese Angabe nur recht wenig Gewicht zu legen, da die Figuren, die die Ansicht des Verfassers unterstützen sollen, schon sehr weit entwickelten Stadien entsprechen, indem schon in dem jüngsten derselben (Fig. 409) die Borste weit entwickelt ist und aus dem Follikel hinausragt. Die jüngsten Anlagen der Borstensäcke hat ROULE demgemäß wohl kaum beobachtet. —

Nachdem sich die Zahl der in den jungen Borstensackanlagen enthaltenen Zellen etwas erhöht hat, findet eine Sonderung derselben statt, wodurch in jeder der primären Anlagen zwei Follikel gesondert werden, die dazu bestimmt sind, den beiden ersten Borsten Ursprung zu geben. Fig. 36 stellt ein solches Stadium dar, wo diese Sonderung kürzlich stattgefunden hat: man sieht in dem Borstensack, innerhalb der wohlentwickelten Peritonealhülle zwei recht gut abgegrenzte Zellgruppen, die eine an der medialen (ventralen), die andere an der lateralen (dorsalen) Seite. Am Vorder- und Hinterrand liegen noch einzelne Zellen, die in die beiden Follikel nicht mit aufgenommen sind; in Fig. 36 ist besonders eine solche Zelle am Hinterrande deutlich. Bald nachdem sich die Follikel differenzirt haben, fängt nun die Bildung der Borsten an. Sie entstehen in jedem Segment ganz gesetzmäßig in folgender Reihenfolge: erst bildet sich in dem inneren (ventralen) Borstensack die mediale Borste; danach entsteht in demselben die laterale Borste und etwa gleichzeitig fängt die Bildung der lateralen Borste im äußeren (dorsalen) Borstensack an; zu allerletzt bildet sich in diesem letzteren die mediale (mehr gegen die Ventralseite gelegene) Borste. In Fig. 37 ist eine Darstellung zweier äußeren Borstensäcke gegeben, in denen die Bildung der Borsten schon angefangen hat; die äußeren sieht man im Profil, die inneren en face. In Flächenpräparaten der ausgebreiteten Körperwand junger, aus dem Kokon herausgenommener Würmer

sieht man fast immer die innere Borste des inneren und die äußere des äußeren Borstensackes in Profil, jene nach innen, diese nach außen gerichtet. Die äußere Borste des inneren und die innere des äußeren sieht man en face; sie sind fast genau senkrecht zur Oberfläche gerichtet.

In Fig. 37 liegen noch am vorderen und hinteren Rande der Borstensäcke einzelne Zellen (innerhalb des Borstensackes selbst), die nicht in die Bildung der beiden die ersten Borsten bildenden Follikel aufgegangen sind; in Fig. 42, die einen Schnitt durch einen schon etwas weiter entwickelten Borstensack darstellt, sieht man neben dem Follikel, in dem schon eine ansehnliche Borste sich findet, eine einzige große Zelle, von genau derselben Beschaffenheit wie die Follikelzellen; sie liegt dicht innerhalb der Ringmuskelschicht. Es fragt sich, was für eine Bedeutung diese Zellen haben. Ich kann das nicht mit Sicherheit beantworten, möchte aber vermuthen, dass sie bei der Bildung der Ersatzborsten eine Rolle zu spielen haben. Das, was über die Herkunft der die Ersatzborsten bildenden Follikel bei den Lumbriciden in der Litteratur vorliegt, ist nicht sehr viel. VEJDOVSKÝ lässt sie bei *Dendrobaena* aus Divertikeln des alten Follikels entstehen¹, in ähnlicher Weise wie es SPENGEL für *Echiurus* so eingehend beschrieben hat²; principiell weicht diese Entstehungsweise von der von mir vermuthungsweise angenommenen durchaus nicht ab. Noch größer wäre aber die Ähnlichkeit mit *Rhynchelmis*, wenn die vergrößerten, in die inneren Schichten einragenden Epidermiszellen, die VEJDOVSKÝ neben dem sich entwickelnden Borstenfollikel zeichnet, dazu bestimmt wären Ersatzborsten zu bilden, was mir ganz wahrscheinlich ist (vgl. VEJDOVSKÝ, l. c. Taf. XII, Fig. 26). — Ob jede Borste nur durch die Thätigkeit einer einzigen Basalzelle entsteht, wie es für *Echiurus* durch SPENGEL's schöne Untersuchung festgestellt ist, kann ich nicht entscheiden. Eine so ausgesprochene Differenzirung der an der Basis und der zu den Seiten der Borste liegenden Zellen findet sich bei den Lumbriciden jedenfalls nicht.

III. Über den Keimstreifen der Anneliden.

Zunächst möchte ich hier so genau als möglich bestimmen, was ich unter dem Begriff »Keimstreifen« verstehe. Denn diese Bezeichnung ist so höchst verschiedenartig gebraucht worden: der eine Forscher verstand darunter nur die »Mesodermstreifen«, ein anderer fasste die

¹ VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1885. p. 76.

² J. W. SPENGEL, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. II. Die Organisation des *Echiurus Pallasii*. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880. p. 473 ff.

Anlage von Rumpfnervensystem und »Mesoderm« darunter zusammen etc. Deshalb ist gegen den Gebrauch des genannten Wortes mehrfach opponirt worden, so z. B. von HATSCHKE und von mir. Wenn ich jetzt die Bezeichnung wieder aufnehme, so geschieht es, weil ich das System der Urzellen und Zellreihen bei den Oligochaeten in eine gemeinsame Kategorie zusammenfassen möchte und das Wort »Rumpfkeme«, das ich für die Blutegel in Anwendung brachte, applicirt sich weniger gut auf die Oligochaeten, da sich bei diesen Thieren — wenigstens bei *Lumbricus* und *Criodrilus* — die bleibende Epidermis aus der ursprünglichen Larvenepidermis hervorbildet, also nicht wie bei den Kieferegeln aus dem Material des Keimstreifens neugebildet wird und eben so sicher auch die Borstensäcke nicht aus dem Material des Keimstreifens hervorgehen. Bei den bis jetzt genauer untersuchten Oligochaeten und Hirudineen lässt sich der Begriff Keimstreifen schlechthin als das System sämmtlicher von den hinten gelegenen Urzellen ausgehenden Zellreihen und deren Umbildungsprodukte definiren. Um aber den Begriff auch auf die Polychaeten auszudehnen, wo in vielen Fällen gar keine Urzellen nachgewiesen werden konnten, muss die allgemeine Fassung folgendermaßen lauten: Unter dem Namen Keimstreifen sind embryonale Gewebswucherungen zu verstehen, die von hinten ausgehend nach vorn immer weiter vorschreiten und unter Differenzirungsvorgängen wesentlichen Theilen des Rumpfes (in vielen Fällen auch des Kopfes) Ursprung geben. Es versteht sich von selbst, dass die Rumpfkeme der Blutegel in diesen allgemein gefassten Begriff aufgehen müssen.

Dass ich das System sämmtlicher Urzellen und Zellreihen bei Oligochaeten und Hirudineen in eine Kategorie zusammenfasse, erscheint auf den ersten Blick sehr natürlich; denn die Weise, in der sich die Urzellen benehmen, wie sie Zellen nach vorn produciren, und wie sie während der Furchung entstehen, ist für sie alle so gleichartig, dass man bei vorurtheilsfreier Betrachtung kaum anders könnte als die Urzellen als genau verwandt und das System derselben als einheitliche Anlage zu betrachten. Hier kommen aber die Vorurtheile mit ins Spiel, und es handelt sich also darum, dieselben zu beseitigen. Es handelt sich dabei wesentlich um den unglückseligen Begriff des »Mesoderms«, der immer noch in der Embryologie eine ganz hervorragende Rolle spielt. Wenn nämlich der Keimstreifen der Anneliden als eine einheitliche Bildung zu betrachten ist, dann muss derselbe zweifellos vom Ektoderm hergeleitet werden, und darin liegt implicite, dass die »Mesodermstreifen« der Anneliden nicht als den Urdarmdivertikeln von *Sagitta*, Echinodermen etc. homolog betrachtet werden können;

kurzum es wäre der beste Beweis dafür geliefert, dass eine Homologie dessen, was man in den verschiedenen Thiergruppen als »Mesoderm« bezeichnet hat, nicht existirt; der Begriff des Mesoderms wäre in dem Falle also definitiv aufgelöst.

Es handelt sich also zunächst darum, die positiven Angaben über die Bildung des sogenannten Mesoderms bei den Anneliden zu durchmustern. Es sind hier zwei Gruppen von Autoren zu unterscheiden, die zu entgegengesetzten Ergebnissen gekommen sind: die Einen leiten das »Mesoderm« aus dem inneren, die Anderen aus dem äußeren der beiden primären Keimblätter her.

Betrachten wir zunächst die Verfasser, die, indem sie sich eingehender mit der Entwicklungsgeschichte der Anneliden beschäftigten, zu der erstgenannten Ansicht gelangten. Sowohl bei *Lumbricus* wie *Euaxes* wies zunächst KOWALEVSKY die Existenz von »Urmesodermzellen« nach; dieselben entstehen bei *Euaxes* — wie später noch eingehender von VEJDOVSKÝ verfolgt wurde — während der Furchung durch Sprossung aus der hinteren großen Furchungskugel; bei *Lumbricus* leitete KOWALEVSKY die »Urmesodermzellen« vom Entoderm her, indem sie erst in dem Gastrulastadium aus dem Verband der übrigen Entodermzellen austreten sollten. Die letztgenannte Angabe beruht gewiss auf einem Irrthum; denn nach den Untersuchungen von KLEINENBERG, HATSCHKE (*Criodrilus*), WILSON und VEJDOVSKÝ werden die Urmesodermzellen bei den Regenwürmern schon etwas früher gesondert (nach den drei ersteren der genannten Autoren schon während der Furchung). Auch für *Euaxes* sind die Angaben KOWALEVSKY's über die Entstehung des Mesoderms in ihrem ganzen Umfange nicht aufrecht zu halten, wie VEJDOVSKÝ eingehend aus einander gesetzt hat; die Angaben des letztgenannten Verfassers sind unten näher zu betrachten.

Von den späteren Autoren hat zunächst GOETTE¹ für *Nereis* die entodermale Entstehung der Urmesodermzellen behauptet. Der einzige Grund dafür ist der, dass die Mutterzelle jener beiden Zellen aus der größten Makromere hervorsprosst; dieses Argument ist aber hinfällig, weil vorher die Ektodermzellen auch von den Makromeren hervorsprossen; die betreffende Zelle kann man demnach ganz eben sowohl als den zuletzt gesonderten Theil des Ektoderms betrachten. Sie liegt anfänglich ganz oberflächlich am Rande des Blastoporus, an der Grenze von Ektoderm und Entoderm, sie theilt sich bald in die beiden »Urmesodermzellen« und wird in die Tiefe gedrängt.

v. DRASCHE hat sich in seinen entwicklungsgeschichtlichen Studien

¹ A. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgesch. der Thiere. 4. Heft. Leipzig 1882. p. 85.

an Polychaeten nicht über die Herkunft des Mesoderms (aus welchem der primären Blätter) ausgesprochen. Er fand bei *Sabellaria spinulosa* in dem Stadium der sich zur Gastrula einstülpenden Blastosphaera zwei weit aus einander liegende Zellen an der Grenze von Ekto- und Entoderm, die er »geneigt ist für Mesoblasten anzusprechen«¹.

Bei *Eupomatus* fand HATSCHKE² im Stadium der Blastosphaera an der Grenze von Ekto- und Entoderm zwei neben einander liegende Zellen, die jedenfalls als »Urmesodermzellen« zu deuten sind, indem sie später in die Furchungshöhle hineingeschoben werden und hier die »Mesodermstreifen« produciren. HATSCHKE leitet sie aus dem Entoderm ab, ohne indessen irgend welche Gründe dafür anzugeben; denn nach seinen Bildern können sie ganz eben so gut als an das Entoderm angrenzende Ektodermzellen angesehen werden. Ganz Ähnliches gilt auch von den Mittheilungen FRAIPONT's³ (der derselben Ansicht ist wie HATSCHKE) mit Rücksicht auf *Polygordius*.

Als Autoren, die sich in neuerer Zeit mit der Entwicklung der Anneliden eingehender beschäftigten, und dabei die »Urmesodermzellen« aus dem Entoderm herleiten, sind, so viel ich weiß, eben nur GOETTE, HATSCHKE und FRAIPONT anzuführen, und diese Verfasser haben, wie erwähnt, ihre diesbezügliche Ansicht gar nicht oder nur mit sehr schwachen Gründen gestützt, mit Gründen, die nicht aus der Entwicklungsgeschichte selbst resultiren, sondern aus den allgemeinen Anschauungen der betreffenden Verfasser. Aber im Allgemeinen dürfte ihre Ansicht unter den Zoologen die verbreitetste sein, eben weil man noch allgemein eine totale oder partielle Homologie des »Mesoderms« der höheren Thierstämme annimmt, und weil dieselbe durch die entgegenstehende Anschauung aufgehoben wird. So finden wir denn auch in mehreren Schriften allgemeinen Inhalts die »entodermale« Entstehung des »Mesoderms« der Anneliden behauptet. Schon in der »Coelomtheorie« sprechen sich die Gebrüder HERTWIG⁴ dahin aus, dass sich »Mesodermstreifen« der Anneliden und Urdarmdivertikel der Chaetognathen etc. entsprechen, und ihren schärfsten Ausdruck findet diese Ansicht in einem neuen Erzeugnis von RABL⁵, das ich an einem anderen Ort eingehender beleuchtet habe⁶. Eben so findet sich die

¹ R. v. DRASCHE, Beiträge zur Entw. der Polychaeten. 2. Heft. Wien 1885. p. 5.

² B. HATSCHKE, Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* Phil. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien. Bd. VI, 1. 1885. p. 9.

³ J. FRAIPONT, Le Genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Nr. XIV. 1887. p. 44.

⁴ Studien zur Blättertheorie. 4. Heft. Jena 1884. p. 46—47.

⁵ C. RABL, Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889. p. 113 ff.

⁶ Ein moderner Theoretiker und seine Methodik. Zool. Anz. 1890. Nr. 325.

genannte Anschauung in HATSCHEK's »Lehrbuch der Zoologie« vertreten, wie auch KORSCHOLT und HEIDER in ihrem neuen Lehrbuch der Embryologie der wirbellosen Thiere geneigt sind diese Anschauung anzunehmen (Einleitung, p. XII).

In der neuesten Zeit leitete übrigens noch ein Autor das »Mesoderm« der Anneliden von dem Entoderm her, nicht aber durch Bildung von Urmesodermzellen. Bei Enchytraeoides lässt nämlich ROULE nach der Furchung die Keimblätterbildung in der Weise vorgehen, dass sich durch eine Art Delamination eine innere Zellmasse (»Meso-Entoblast«) von der äußeren Schicht (Ektoblast) sondert; es giebt also demgemäß eine Embryonalform, ähnlich einer Coelenteraten-Planula, und ohne besonders differenzirte Regionen. Nachher sondern sich dann aus der inneren Zellmasse eine äußerste Schicht (Mesoblast) von der innersten (Entoblast); Urmesodermzellen sollen gar nicht vorkommen. — Die Untersuchungen ROULE's machen mir (sowohl nach dem Text wie nach den Abbildungen zu urtheilen) den Eindruck, dass dieser Verfasser das vielleicht etwas schwierige Objekt, womit er gearbeitet, nicht recht verstanden hat. Wenn aber ROULE (l. c. p. 336) bei den Verfassern, die das Mesoderm aus dem Ektoderm herleiten, eine Unvollkommenheit ihrer Technik vermuthet (ohne Genaueres hierüber mitzutheilen), so macht das wirklich einen recht sonderbaren Eindruck. Denn falls die Abbildungen ROULE's korrekt sind, dann ist wohl so viel sicher, dass dieser Autor seine Eier und Embryonen nicht gerade glänzend konservirt hat. Auch mit Bezug auf die Litteratur ist es ersichtlich, dass ROULE das, was er gelesen, nicht immer verstanden hat. So meint er, dass bei den Hirudineen (l. c. p. 333) Urmesodermzellen (»initiales mésoblastiques«) gänzlich fehlen (seine Autorität dafür ist — — J. NUSBAUM); an einer anderen Stelle heißt es aber (p. 339), dass es bei Clepsine eine einzige Urmesodermzelle gebe, die den beiden der Trochospaera entspreche. Nach alle Dem wird man wohl ROULE als Autorität für die entodermale Entstehung des »Mesoderms« kaum ins Feld führen können.

Die Frage, ob die Urmesodermzellen ekto- oder entodermalen Ursprungs sind, ließ WHITMAN in seiner früheren Arbeit über Clepsine (1878) unentschieden; indessen neigte er eher zu der Ansicht, dass sie aus dem Entoderm herzuleiten seien, als der entgegengesetzten, indem er die Lage der Zellen am unteren Pol des Eies berücksichtigt. Das hat nun recht wenig zu sagen, denn bei Rhynchelmis liegen sie viel näher am animalen Pol. In seiner späteren Arbeit (1887) sprach er sich über diese Frage nicht aus, so wenig wie auch WILSON.

Die Mehrzahl der Forscher, die sich eingehender mit der Entwick-

lung der Anneliden beschäftigten, sind der Ansicht, dass das sog. Mesoderm ektodermalen Ursprungs ist. Dies wurde mit Bestimmtheit zunächst von KLEINENBERG in seiner Arbeit über *Lumbricus* (1878) ausgesprochen. KLEINENBERG behauptete, dass die inneren Muskelplatten »Mesodermstreifen« nicht ausschließlich durch die Thätigkeit der Urmesodermzellen entstehen, sondern auch durch Proliferation von gewöhnlichen Ektodermzellen an der Ventralseite. Ich hatte mich in dieser Hinsicht früher KLEINENBERG angeschlossen¹, und zwar war diese Deutung, so lange die Existenz der WILSON'schen Urzellen und Zellstreifen unbekannt war, sehr natürlich, indem das Ektoderm, da, wo es dem »Mesodermstreifen« anliegt, in Wucherung begriffen ist und immer größere Zellen enthält, die in das Mesoderm hinein vorspringen (nämlich die Urzellen). Die Bilder KLEINENBERG's sind außerordentlich naturgetreu; es lässt sich an ihnen mit größter Sicherheit erkennen, dass ihr Autor sowohl die Neuroblasten wie die äußeren Myoblasten gesehen hat; so ist in seiner Fig. 11 *b* einer der äußeren Myoblasten, in Fig. 12 jederseits ein Neuroblast und einer der äußeren Myoblasten dargestellt. Jetzt können aber solche Bilder nicht mehr in der Weise gedeutet werden, wie es damals von KLEINENBERG und von mir geschah; die Ektodermverdickungen stellen die WILSON'schen Streifen dar, die an der Bildung der inneren Muskelplatten keinen Antheil nehmen. Nachdem ich die Existenz der WILSON'schen Streifen erkannt habe, habe ich nichts mehr sehen können, was für irgend eine Antheilnahme des Ektoderms (*s.s.*) an der Bildung der inneren Muskelplatten sprechen könnte. Ich schließe mich daher rückhaltslos der Ansicht HATSCHEK's und VEJDOVSKÝ's an, dass die inneren Muskelplatten einzig und allein aus den hinteren Myoblasten ihren Ursprung nehmen. — Der andere Punkt von KLEINENBERG's Lehre ist aber jedenfalls richtig, dass nämlich die »Urmesodermzellen« ektodermaler Herkunft sind, wie unten näher aus einander gesetzt werden soll.

Nachher hat sich zunächst SALENSKY für verschiedene Polychaeten dahin ausgesprochen², dass das »Mesoderm« der Anneliden aus dem Ektoderm entstehe. In einigen Fällen finden sich auch hier Urmesodermzellen (*Psygmorebranchus*, *Nereis*), und dieselben sind nach SALENSKY ektodermaler Herkunft; bei *Nereis* liegen sie Anfangs ganz oberflächlich, in einer Reihe mit den sonstigen Ektodermzellen. Dieselben produciren nach SALENSKY nur einen Theil der Mesodermstreifen, ein an-

¹ Die Metamorphose von *Aulastoma gulo*. Arbeiten aus dem zool. Inst. Würzburg. Bd. VII. 1885. p. 275 und 285.

² W. SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biologie. Tom. III—IV. 1882—1883.

derer Theil soll vom Ektoderm geliefert werden. In anderen Fällen fehlen die Urmesodermzellen, und in diesen Fällen bildet sich das Mesoderm in der Form zweier Längsbänder, die durch Wucherung des Ektoderms entstehen (*Aricia*, *Pileolaria*¹). SALENSKY tritt demgemäß in dem allgemeinen Theil seiner Arbeit² sehr energisch für die ektodermale Ableitung des Mesoderms ein; wie er aber damit seine Mittheilungen über die Embryologie der *Branchiobdella*³ in Einklang bringen kann, ist mir unklar geblieben.

In meinen Arbeiten über Hirudineen-Entwicklung habe ich mich der Lehre vom ektodermalen Ursprung der inneren Muskelplatten angeschlossen; ich sprach schon 1885 aus, dass »Ektoderm und Mesoderm bei den Anneliden ein Keimblatt bilden im Gegensatz zum Entoderm«. Maßgebend für diese Ansicht waren mir 1) die Furchungsvorgänge bei *Clepsine*, 2) die Deutlichkeit, womit der Keimstreifen sich auch in späteren Stadien bei den Blutegehn als einheitliche Anlage erkennen lässt, 3) die eben erwähnten Angaben KLEINENBERG's und SALENSKY's.

Kurz nachher erschien die epochemachende Arbeit KLEINENBERG's über *Lopadorhynchus*. Diese Arbeit fängt zwar mit einem Larvenstadium an, das aber so einfachen Baues ist, dass gegen die Benutzung desselben als Ausgangspunkt für das Studium der betreffenden Vorgänge kein vernünftiger Einwand gemacht werden kann, indem die Bildung der Muskelplatten erst in einem späteren Stadium anfängt. Bei dieser Larve finden sich keine Urmesodermzellen; die Muskelplatten (= Mesoderm der Autoren) entstehen schlechthin als bilaterale

¹ Bekanntlich sind auch bei vielen Gastropoden Urmesodermzellen nicht nachzuweisen, während sie ja bei anderen Formen vorhanden sind. Über das Fehlen derselben liegen aus neuerer Zeit Angaben von BLOCHMANN, SARASIN und RAEL vor, welche Verfasser sie vergeblich suchten.

² Archives de Biologie. Tom. VI. 1885 (erschien 1887). p. 617 ff.

³ SALENSKY's Darstellung der Bildung der Keimblätter bei *Branchiobdella* (Arch. de Biologie. Tom. VI. p. 4 ff.) resultirt in einem ähnlichen Schluss wie demjenigen, zu dem ROULE für *Enchytraeoides* kam (vgl. oben). Es soll sich zunächst eine innere Zellmasse »Meso-Endoblast« von dem äußeren Ektoblast sondern, die dann weiterhin in Entoderm und Mesoderm gespalten wird; hier würde also das Mesoderm nähere Verwandtschaft zu dem Entoderm als zu dem Ektoderm haben. Indessen glaube ich, dass SALENSKY sich in mehrfacher Hinsicht an dem schwierigen Objekte getäuscht hat, so z. B., wenn er die Anlage des »Meso-Endoblasts« jedenfalls theilweise aus Zellreihen hervorgehen lässt, die von großen, bilateral angeordneten Zellen am Hinterende gesprosst werden. So weit ich seine Darstellung verstehe, sollen dieselben Zellen nachher Zellreihen produciren, die in die Bildung der Bauchkette aufgehen. Ich glaube, dass diese großen Zellen am Hinterende nur dieselbe Bedeutung haben wie sonst bei *Oligochaeten* und *Hirudineen*: nämlich den Keimstreifen zu produciren, und dass sie zur Bildung des Entoderms keine Beziehung haben.

Wucherungen des ventralen Ektoderms; von einer Theilnahme des Entoderms an der Bildung derselben ist gar keine Rede.

Endlich hat sich in neuester Zeit VEJDovský und zwar für Rhynchelmis und Lumbricus für die ektodermale Herkunft der inneren Muskelplatten bestimmt ausgesprochen. VEJDovský rechnet bei beiden Formen die »Urmesodermzellen« mit zum Ektoderm: sie liegen bei Rhynchelmis noch im Gastrulastadium frei an der Oberfläche und werden in genau derselben Weise gebildet wie die »vorderen Mesomeren«, die sich in kleinere Ektodermzellen theilen (hierüber unten mehr). Auch bei Lumbricus stammen sie wahrscheinlich vom Ektoderm, doch gelang es ihm nicht dies so genau zu verfolgen¹.

Nach dieser historischen Übersicht handelt es sich darum die Argumente anzuführen, die dafür sprechen, dass der Keimstreifen der Anneliden eine einheitliche und demgemäß ektodermale Bildung ist². Zunächst ist hier KLEINBERG's Darstellung der Bildung der Muskelplatten bei Lopadorhynchus zu erwähnen. Denn diese Darstellung ist wörtlich und bildlich so klar und einfach, dass ich nicht recht wusste, wie die Anhänger der Lehre von der entodermalen Entstehung der Muskelplatten über dieselbe hinwegkommen können, ohne sie geradezu für falsch zu erklären. Nun, ich bin — außer bei ROULE! — noch nicht der Behauptung begegnet, dass KLEINBERG seine Objekte nicht ordentlich zu behandeln verstehe, oder dass er seine Figuren schematisch und phantastisch zeichne; wer sich mit denselben Objekten beschäftigt hat (wie z. B. ich mit Lumbricus), muss eben die ungewöhnliche Korrektheit und Naturtreue derselben anerkennen. Wenn aber die Schnittserien, die KLEINBERG in seinen Fig. 29, 33, 50, 51, 52, 54 und 55 darstellt, korrekt wiedergegeben sind, dann ist es für Lopadorhynchus bewiesen, dass die Muskelplatten, also jedenfalls die Hauptmasse des »Mesoderms«, vom Ektoderm entstehen. Diejenigen Autoren, die noch die entodermale Entstehung des Annelidenmesoderms auf rein deduktivem Wege behaupten, haben also zunächst zu zeigen, dass die erwähnte Darstellung wörtlich und bildlich falsch ist. Und Solches ist bis jetzt nicht geschehen.

Während bei den Polychaeten nach den bis jetzt vorliegenden An-

¹ Wenn wir in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der neueren Forscher die Echiuriden als modificirte Anneliden auffassen, so hat sich für Bonellia auch SPENGEL dahin ausgesprochen, dass das Mesoderm aus dem Ektoderm entsteht (Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. I. 1879. p. 378—379). — Auch die Angaben von BÜLOW über das wachsende Schwanzende von Lumbricus sind wohl in dieser Richtung zu deuten (vgl. hierüber die Bemerkungen in KLEINBERG, Lopadorhynchus, l. c. p. 96—97).

² Vgl. das weiter unten über die Geschlechtszellen Gesagte.

gaben Urzellen des Keimstreifens nicht durchweg vorzukommen scheinen, entwickelt sich bei allen genauer untersuchten Formen von Oligochaeten und Hirudineen der Keimstreifen auf Grundlage solcher Urzellen. Es finden sich typisch fünf Zellreihen im Keimstreifen, die hinten von eben so vielen Urzellen ausgehen, vier liegen mehr oberflächlich, eine tiefer. Mit Sicherheit ist dies für Clepsine (WHITMAN, ich), Nephelis und Aulastoma (ich), ferner für Tubifex (KOWALEVSKY) und für Lumbricus (WILSON, ich) nachgewiesen, und außerdem glaube ich aus den vorliegenden Angaben über Branchiobdella (SALENSKY) und Rhyndelmis (VEJDOVSKÝ) schließen zu dürfen, dass die Verhältnisse dort entsprechende sind. Es handelt sich also noch darum, wie sich die Urzellen entwickeln, die dem gesamten Keimstreifen Ursprung geben.

Sehr schön und klar liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse bei Clepsine. Die Eizelle wird hier zunächst durch zwei Meridionalfurchen in vier Furchungskugeln getheilt; von diesen enthalten die drei vorderen hauptsächlich entodermale Bestandtheile, indem sie am animalen Pol zwar einige Mikromeren knospen, die in die Bildung der Epidermis und sonstiger ektodermaler Theile aufgehen, sonst aber mit ihrer Hauptmasse dem Darmepithel Ursprung geben. Die vierte hintere (größere) Furchungskugel enthält keine entodermalen Bestandtheile, am animalen Pol entstehen auch aus ihr einige Mikromeren; ihre Hauptmasse theilt sich aber nach und nach in die zehn Urzellen des Keimstreifens: aus ihr entstehen also theils Epidermiszellen, theils das gesamte »Mesoderm« und endlich der oberflächlicher liegende Theil des Keimstreifens, die vier Zellreihen, deren Schicksal bei den Hirudineen noch nicht so genau bekannt ist, wie erwünscht wäre¹. Die Thätigkeit der zehn Urzellen findet in genau gleicher Weise statt: jede producirt eine Zellreihe nach vorn. Bei Clepsine zeigt sich also nicht nur die Thätigkeit der Urzellen gleich, sondern sie erweisen sich auch ihrem Ursprung nach als nahe verwandt, indem sie alle aus einer Furchungskugel hervorgehen. Es ergiebt sich also für Clepsine dasselbe wie für Lopadorhynchus: dass der Keimstreifen eine einheitliche Bildung ist, dass also ekto- und »mesodermale« Theile gleichen Ursprung haben. Bei vorurtheilsfreier Betrachtung muss dies einleuchten; die modernen Theore-

¹ Es liegt mir fern ohne erneute Untersuchung meine Resultate über die Regenwürmer auf die Blutegel zu übertragen. Bei zwei Gruppen, in deren Entwicklung, trotzdem der Grundtypus derselbe ist, so viele Abweichungen vorhanden sind, mögen auch in der Entwicklung der einzelnen Theile des Keimstreifens kleinere Funktionswechsel stattgefunden haben. Das halte ich jedenfalls für möglich. Schon oben habe ich hervorgehoben, dass weder APATHY'S noch WHITMAN'S Darstellung dieses Punktes zutreffend ist.

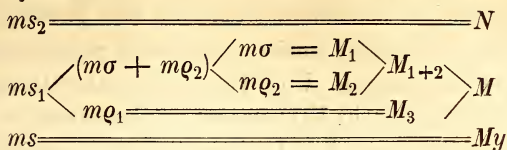
tiker werden aber sicherlich hierüber hinwegkommen bei Anwendung der Wörter, die sich bei diesen Autoren immer zur rechten Zeit dort einstellen, wo Begriffe fehlen: »sekundäre Abänderung« oder »Cenogenese«.

Unter den Oligochaeten besitzen wir nur über Rhynchelmis ziemlich vollständige und genaue Darstellungen der Furchung, die bekanntlich erst von KOWALEVSKY untersucht wurde, dessen Angaben später in mehreren Punkten von VEJDovSKÝ berichtigt wurden. VEJDovSKÝ hat die Vorgänge bei der Bildung der Urzellen des Keimstreifens sehr vollständig dargestellt¹. Diese Vorgänge sind hier besonders interessant, weil die Urzellen in der typischen Zahl auftreten, aber mit Ausnahme der Urmesodermzellen sehr frühzeitig verschwinden, so dass sie, wenn der Keimstreifen deutlich wird, nicht mehr da sind. Bei Rhynchelmis wird nicht wie bei Clepsine eine Makromere bei der Bildung der Urzellen des Keimstreifens fast ganz verbraucht, sondern aus der hinteren, großen Makromere sprossen nach einander gegen den animalen Pol drei mittelgroße Zellen hervor (»Mesomeren« VEJDovSKÝ). Diese drei Zellen theilen sich jede in zwei, so dass sie jetzt in bilateraler Anordnung hinter einander liegen. Das hinterste Zellpaar persistirt, wie von KOWALEVSKY und VEJDovSKÝ übereinstimmend angegeben wurde, als die Urmesodermzellen; von den zwei anderen Paaren behaupte ich, dass das vordere den Neuroblasten, das mittlere den primären äußeren Myoblasten bei Lumbricus entsprechen. Dass hier typische Vorgänge vorliegen, geht schon daraus hervor, dass die ersten und weiteren Theilungen der »Mesomeren« mit großer Regelmäßigkeit vorgehen, während die Theilungen der Mikromeren ganz unregelmäßig verlaufen. Die Neuroblasten (die Zellen ms_2 VEJDovSKÝ's) sprossen nach vorn ganz wenige, kleinere Zellen, so dass eine ganz kurze Zeit kurze Zellreihen von ihnen ausgehen; danach verschwinden die Neuroblasten, indem sie sich in kleinere Zellen auflösen. Die primären äußeren Myoblasten (die Zellen ms_1 VEJDovSKÝ's) theilen sich nach und nach in drei Paare von Urzellen: erst entsteht die Zelle mq_1 ($= M_3$ beim Regenwurm) und eine zweite Theilhälfte ($= M_{1+2}$), die sich noch in die beiden Zellen mq_2 ($= M_2$) und mq ($= M_1$) theilt; auch diese Urzellen knospen wie die Neuroblasten kleinere Zellen und zerfallen dann schließlich in Mikromeren. Um die Übereinstimmung in der Entwicklung der Urzellen von Rhynchelmis und Lumbricus klar hervortreten zu lassen erlaube ich mir nach VEJDovSKÝ's und nach meinen eigenen Beobachtungen folgendes Schema aufzustellen:

¹ Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I—II. Prag 1888—1890.

Rhynchelmis.

Lumbricus.



Es finden sich also bei *Rhynchelmis* genau dieselben Urzellen des Keimstreifens wie bei *Lumbricus*, zehn an Zahl. VEJDOVSKÝ hat die Bedeutung der acht frühzeitig zu Grunde gehenden Urzellen nicht recht verstanden, weil ihm ja auch die Existenz der entsprechenden Zellen von *Lumbricus* unbekannt geblieben ist. Er theilt indessen rücksichtlich der späteren Entwicklung interessante Beobachtungen mit, die für unsere Deutung von Werth sind. Er sagt nämlich (l. c. p. 277): »Bei der Betrachtung der in Chromsäure erhärteten Embryonen erscheinen die Mesoblastreihen aus vier bis fünf Längsreihen zusammengesetzt, es sind dies die reihenartig angeordneten Zellen der Somatopleura« und diese Anordnung aus vier Längsreihen wird mit größter Deutlichkeit in den Fig. 14 (Taf. XI) und in Fig. 9 (Taf. XII) dargestellt. Ich kann nicht wohl daran zweifeln, dass diese vier Zellreihen nicht der Somatopleura angehörig sind, sondern die WILSON'schen Streifen darstellen und diese Vermuthung erhält durch die Betrachtung von KOWALEVSKY's Querschnittsbildern (Taf. V der citirten Arbeit) eine Stütze, indem KOWALEVSKY eine tiefere Ektodermschicht abbildet, anfänglich aus wenigen Zellen neben der ventralen Mittellinie bestehend, aber sich alsbald nach den Seiten ausbreitend. VEJDOVSKÝ erklärt zwar, dass diese Bilder nach schrägen Schnitten gemacht seien; ich glaube aber, dass sie nach sehr guten Querschnitten dargestellt sind und dass die Verhältnisse dort dieselben sind wie beim Regenwurm. Dass das Ektoderm in der Region des Keimstreifens höher ist als sonst, deutet VEJDOVSKÝ bei *Rhynchelmis* wie bei *Lumbricus* in der Weise, dass er Elemente aus dem Mesoderm auswandern lässt um das Ektoderm zu verstärken. Ein solcher Vorgang findet bei *Lumbricus* sicherlich nicht statt und wohl auch schwerlich bei *Rhynchelmis*, und meine Konklusion muss also die sein, dass VEJDOVSKÝ die Elemente der WILSON'schen Streifen wohl beobachtet, aber die Bedeutung derselben verkannt hat.

Ich habe die Gründe angeführt, die dafür sprechen den ganzen Keimstreifen der Anneliden als eine einheitliche und ektodermale Anlage zu betrachten. Es fragt sich weiter: welche Bedeutung hat dieser Keimstreifen? Mit Rücksicht hierauf schließe ich mich im Wesentlichen der Anschauung KLEINENBERG's an, der in demselben eine Nervenmuskelanlage sieht; er wies ja eben nach, dass die Hauptmasse der Bauch-

kette und die Muskulatur aus dieser Anlage hervorgehen. KLEINENBERG's Objekt war gewiss für eine solche Annahme sehr günstig, indem *Lopadorhynchus* keine Blutgefäße besitzt, und seine Segmentalorgane nicht aufgefunden werden konnten. Und was die Geschlechtsorgane (s. Hoden und Ovarien) betrifft, so tritt KLEINENBERG im Gegensatz zu der gewöhnlichen Lehre, dass sie aus dem Peritonealepithel entstehen, indem er vermuthet, dass die Geschlechtsorgane nicht aus den Muskelplatten (»Mesoderm« der Autoren), sondern aus besonderen Einstülpungen des Ektoderms entstehen (l. c. p. 166—167), also in ähnlicher Weise wie es auch HUBRECHT für die Nemertinen vermuthet¹. Diese Angaben KLEINENBERG's scheinen mir indessen bei Weitem nicht vollständig genug, um über den erwähnten, höchst wichtigen Punkt die genügende Sicherheit zu geben.

Dass der Keimstreifen der Oligochaeten auch in der Hauptsache eine Nervenmuskelanlage ist, geht aus meinen im ersten Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen hervor. Aus den inneren Muskelplatten entstehen hier aber außer Muskeln auch noch die Geschlechtsdrüsen, ferner die Nephridien, das Peritonealepithel und die Blutgefäße. Dass die Blutgefäße sich auf Grundlage von kontraktile Zellen (phylogenetisch) entwickelt haben, halte ich nicht nur für möglich, sondern sogar für recht wahrscheinlich; dies würde also unserer Auffassung keine Schwierigkeiten bereiten. Anders mit den Geschlechtsdrüsen. Die dieselben zusammensetzenden Elemente, die Keimzellen, sind wohl zweifellos phylogenetisch älter als die beiden (primären) Keimblätter, und wenn sie also bei Oligochaeten und Hirudineen nicht aus besonderen Anlagen, sondern aus dem Material der inneren Muskelplatten (in letzter Instanz also aus dem hinteren Myoblasten) entstehen, so liegt hier eine Konzentration der Entwicklung vor, indem in die sonst einheitliche und wesentlich neuromuskuläre Anlage des Keimstreifens das sich zu Geschlechtszellen differenzirende Material mit aufgenommen ist. Und was Peritonealepithel und Nephridien betrifft, so halte ich es einerseits für möglich, dass dieselben durch Umbildung von kontraktile Zellen entstehen könnten, bin aber andererseits einer anderen Auffassung eigentlich mehr geneigt, der ich schon früher Ausdruck gegeben habe², derjenigen nämlich, dass sie mit den Geschlechtsdrüsen zusammen aus den Geschlechtsfollikeln der Nemertinen entstanden sind. Wir finden uns hier noch auf einem höchst unsicheren Boden. Wie die segmentalen Peritonealsäcke und die Nephridien phylogene-

¹ A. A. W. HUBRECHT, Contributions to the Embryology of the Nemertea (*L. lineus obscurus*). Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXVI. No. 3. 1886. p. 444.

² Die Exkretionsorgane der Würmer. l. c. p. 118—121.

tisch entstanden sind, ist noch immer sehr zweifelhaft; KLEINENBERG bemerkt auch sehr richtig, dass die Frage nach dem Ursprung der Geschlechtsorgane der Polychaeten durchaus einer neuen Bearbeitung bedarf.

Mit dem obigen Hinweis auf die Schwierigkeiten, die unserer Auffassung des Keimstreifens sich gegenüberstellen, will ich diese kleine Arbeit abschließen.

Kopenhagen, Anfang April 1890.

Nachträgliche Bemerkung.

Nachdem der obige Aufsatz schon längst der Redaktion dieser Zeitschrift eingesandt war, kam mir eine neue größere Arbeit WILSON's über denselben Gegenstand zu Gesicht (The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morph. Vol. III. Decbr. 1889. p. 387 ff.). Dieselbe ist im Wesentlichen eine weitere Ausführung der oben citirten kürzeren Mittheilung des Verfassers; indessen spricht sich WILSON jetzt über die Genese der Nephridien viel weniger apodiktisch aus als früher, und die ganze Unsicherheit, die seine jetzige Darstellung der Ausbildung der Zellstreifen kennzeichnet, lässt meine frühere Beurtheilung seiner ersten, sehr bestimmt lautenden Abhandlung als ein recht unreifes Produkt vollkommen berechtigt erscheinen. WILSON ist jetzt darüber im Unklaren, ob der ganze Schleifentheil des Nephridium oder nur die Endblase aus den »Nephridialreihen« entstehen; ja er weiß nicht einmal recht, ob beide Reihen in die Bildung der Nephridien aufgehen, indem er es für wohl möglich hält, dass aus der einen die inneren Borstensäcke entstehen! Und jetzt erfahren wir noch, dass »there can be little doubt, that the outer setigerous glands arise from the lateral cell-cord«, und wäre für den Fall die Urzelle der Reihe als »Setiblast« zu bezeichnen. Ich erwarte mit Spannung die phylogenetischen Theorien, die man auf diese Entdeckung gründen wird. — Die Abbildungen, die WILSON gegeben hat, lassen jetzt erkennen, dass seine Darstellung der Nephridien-Entwicklung theils auf der Untersuchung von schrägen Schnitten (an denen die Grenzen zwischen den Schichten verwischt sind), theils auf Untersuchung sehr später Stadien begründet ist. Sein Schema Fig. 63 ist sehr irrthümlich, indem die äußeren Borstensäcke früher erscheinen als die inneren und als die Nephridien (falls sich denn Lumbricus foetidus in der Beziehung nicht anders verhalten sollte als die übrigen Oligochaeten, was ich nicht recht glauben kann). Übrigens hat WILSON jetzt einige recht naturgetreue Querschnittsbilder ge-

geben, wie er denn auch erkannt hat, dass die drei äußeren Zellreihen vorn nicht aus einander zu halten sind.

Von der Entstehung der Urzellen und von dem Nervenplexus, der an der Bildung der Bauchkette Theil nimmt, hat WILSON nichts erkannt. Auf seine sonstigen Angaben und theoretischen Bemerkungen habe ich hier nicht einzugehen.

Kopenhagen, Ende April 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

<i>N</i> , der Neuroblast;	<i>i.bo</i> , innere Borstensackanlage;
<i>M</i> , der primäre äußere Myoblast;	<i>wz</i> , Wimperzellen;
M_{1+2} , M_3 , M_1 , M_2 } die durch die Theilungen jenes entstehenden sekundären äußeren Myoblasten;	<i>nz</i> , Nervenzellen;
	<i>sep</i> , Dissepimente;
	<i>hp</i> , Hautplatte;
<i>My</i> , der innere Myoblast;	<i>d/p</i> , Darmfaserplatte;
<i>n</i> , <i>m</i> , <i>m₁</i> , <i>m₂</i> , <i>m₃</i> , <i>my</i> , die resp. von jenen Zellen ausgehenden Zellreihen (Neuralplatten, äußere und innere Muskelplatten);	<i>lm</i> , Längsmuskeln;
<i>ec</i> , gewöhnliche Ektodermzellen (Epidermis);	<i>rm</i> , Ringmuskeln;
<i>en</i> , Entoderm;	<i>pu</i> , Punksubstanz;
<i>a.bo</i> , äußere Borstensackanlage;	<i>p</i> , Peritoneum;
	<i>tz</i> , Trichterzellen;
	<i>so</i> , Schleifentheil der Segmentalorgane;
	<i>b</i> , Borste,
	<i>z</i> , Ersatzzellen der Borstensäcke.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 14 sind nach mit FLEMMING'scher Lösung und Platinchlorid behandelten Präparaten gezeichnet, die Schnitte waren mit Hämatoxylin gefärbt. — Die Angaben von Objektiven und Ocularen beziehen sich auf diejenigen von ZEISS.

Tafel XIX.

Fig. 1. Neuroblasten, äußere und innere Myoblasten mit den von ihnen ausgehenden Zellreihen von einem Embryo von 0,125 mm Durchmesser (nur die eine Hälfte des Keimstreifens ist vollständig dargestellt). D, Oc. 1.

Fig. 2. Hälfte des Keimstreifens eines Embryo von 0,16 mm. D, Oc. 1.

Fig. 3. Die WILSON'schen Urzellen und Zellreihen eines Embryo von 0,19 mm. D, Oc. 1.

Fig. 4. Dieselben von einem Embryo von 0,2 mm. F, Oc. 1.

Fig. 5. Dieselben von einem Embryo von 0,57 mm Länge. D, Oc. 2.

Fig. 6. Aus dem Schnitt Nr. 10 von einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 0,34 mm (enthaltend den Neuroblasten und die Neuralreihe). F, Oc. 1.

Fig. 7. Aus dem Schnitt Nr. 16 von einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 0,55 mm. Der Neuroblast im Begriff eine Zelle zu knospen. F, Oc. 2.

Fig. 8. Aus dem Schnitt Nr. 17 einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 0,53 mm, enthaltend einen äußeren Myoblasten und einen Neuroblasten mit Zellreihen. D, Oc. 2.

Fig. 9. Flächenbild der Neuralreihe nebst anliegenden Wimperzellen und Nervenzellen (Halbisolation durch Druck) eines Embryo von 0,5 mm. D, Oc. 2.

Fig. 10. Flächenbild aus der mittleren Partie des Keimstreifens eines viel größeren Embryo mit sehr deutlichen Nervenzellen. D, Oc. 2.

Fig. 11. Aus dem Querschnitt Nr. 24 (von hinten aus) einer Serie durch einen Embryo von 1,1 mm Länge, mit Neuralplatten und (dazwischen) Wimperzellen und Nervenzellen. D, Oc. 2.

Fig. 12. Aus dem Schnitt Nr. 14 derselben Serie, der Fig. 7 entnommen wurde. D, Oc. 2.

Fig. 13. Aus dem Schnitt Nr. 1 (von hinten, Tangentialschnitt vom Ektoderm) einer Querschnittserie durch einen Embryo von circa 2 mm Länge. D, Oc. 2.

Fig. 14. Schnitt Nr. 3 vom Hinterende (Tangentialschnitt vom Ektoderm) einer Querschnittserie durch einen Embryo von circa 1 mm Länge. Citronensaft, Goldchlorid, Essigsäure. F, Oc. 2.

Fig. 15. Flächenbild der medianen Partie des Keimstreifens eines jungen Regenwurms mit Nervenzellen, die von den Neuralplatten umwachsen werden. D, Oc. 2.

Fig. 16. Aus dem Schnitt Nr. 10 einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 1,45 mm Länge. Die Neuralplatten bilden segmentale Anschwellungen. D, Oc. 2.

Fig. 17. Aus dem Querschnitt Nr. 57 derselben Serie, der Fig. 13 entnommen wurde. D, Oc. 2.

Fig. 18. Aus dem Schnitt Nr. 92 derselben Serie. D, Oc. 2.

Fig. 19. Aus dem Schnitt Nr. 115 derselben Serie. D, Oc. 2.

Tafel XX.

Fig. 20. Querschnitt Nr. 8 (von hinten) einer Serie durch einen Embryo von 0,17 mm. D, Oc. 2.

Fig. 21. Aus dem Querschnitt Nr. 10 (von hinten) einer Serie durch einen Embryo von 0,33 mm. F, Oc. 1.

Fig. 22. Aus dem Querschnitt Nr. 25 (von hinten) einer Serie durch einen Embryo von 0,84 mm. D, Oc. 2.

Fig. 23. Aus dem Schnitt Nr. 48 derselben Serie wie Fig. 22. D, Oc. 2.

Fig. 24. Aus dem Schnitt Nr. 61 derselben Serie, der Fig. 13 entnommen wurde. D, Oc. 2.

Fig. 25. Aus dem Schnitt Nr. 68 einer Querschnittserie durch einen Embryo von 1,1 mm Länge. D, Oc. 2.

Fig. 26. Aus dem Schnitt Nr. 165 derselben Serie, der Fig. 13 entnommen wurde. Apochromatische Öllinse, Apert. 1.30. Brw. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 27. Aus einem Schnitt noch weiter nach vorn aus derselben Serie. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 28 und 29. Aus Querschnitten der vorderen Körperregion eines jungen Regenwurms von circa 3 mm Länge. Dieselbe Vergrößerung.

Tafel XXI.

Fig. 30. Aus dem Schnitt Nr. 16 einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 0,8 mm Länge. D, Oc. 2.

Fig. 31 a—c. Aus den Schnitten Nr. 64, 63, 62 derselben Serie wie Fig. 13, die ganze Anlage eines Nephridium enthaltend. D, Oc. 2.

Fig. 32 a und b. Aus den Schnitten Nr. 103 resp. 102 derselben Serie, die Anlage des Endstückes des Nephridium und die eines Borstensackes enthaltend. D, Oc. 2.

Fig. 33. Aus dem Schnitt Nr. 19 einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 1,45 mm Länge, zwei Segmentalorgan- und eine Borstensackanlage enthaltend.

Fig. 34. Flächenpräparat eines Theiles vom Keimstreifen eines jungen Regenwurms mit sehr jungen Nephridialanlagen (halbschematisch). D, Oc. 2.

Fig. 35. Aus der vorderen Körperregion in demselben Präparate; die jungen Borstensackanlagen sind aufgetreten. D, Oc. 2.

Fig. 36. Noch weiter vorn aus demselben Präparat (äußerer Borstensack mit Follikeln). D, Oc. 2.

Fig. 37. Die Borsten treten in den Follikeln der äußeren Borstensäcke auf. D, Oc. 2.

Fig. 38. Aus dem Schnitt Nr. 90 derselben Serie wie Fig. 13. D, Oc. 2.

Fig. 39. Aus dem Schnitt Nr. 101 derselben Serie. D, Oc. 2.

Fig. 40. Aus dem Schnitt Nr. 111 derselben Serie. D, Oc. 2.

Fig. 41. Aus dem Schnitt Nr. 137 derselben Serie. D, Oc. 2.

Fig. 42. Aus einem Schnitt der vorderen Körperregion eines Würmchens von circa 3 mm Länge. F, Oc. 2.

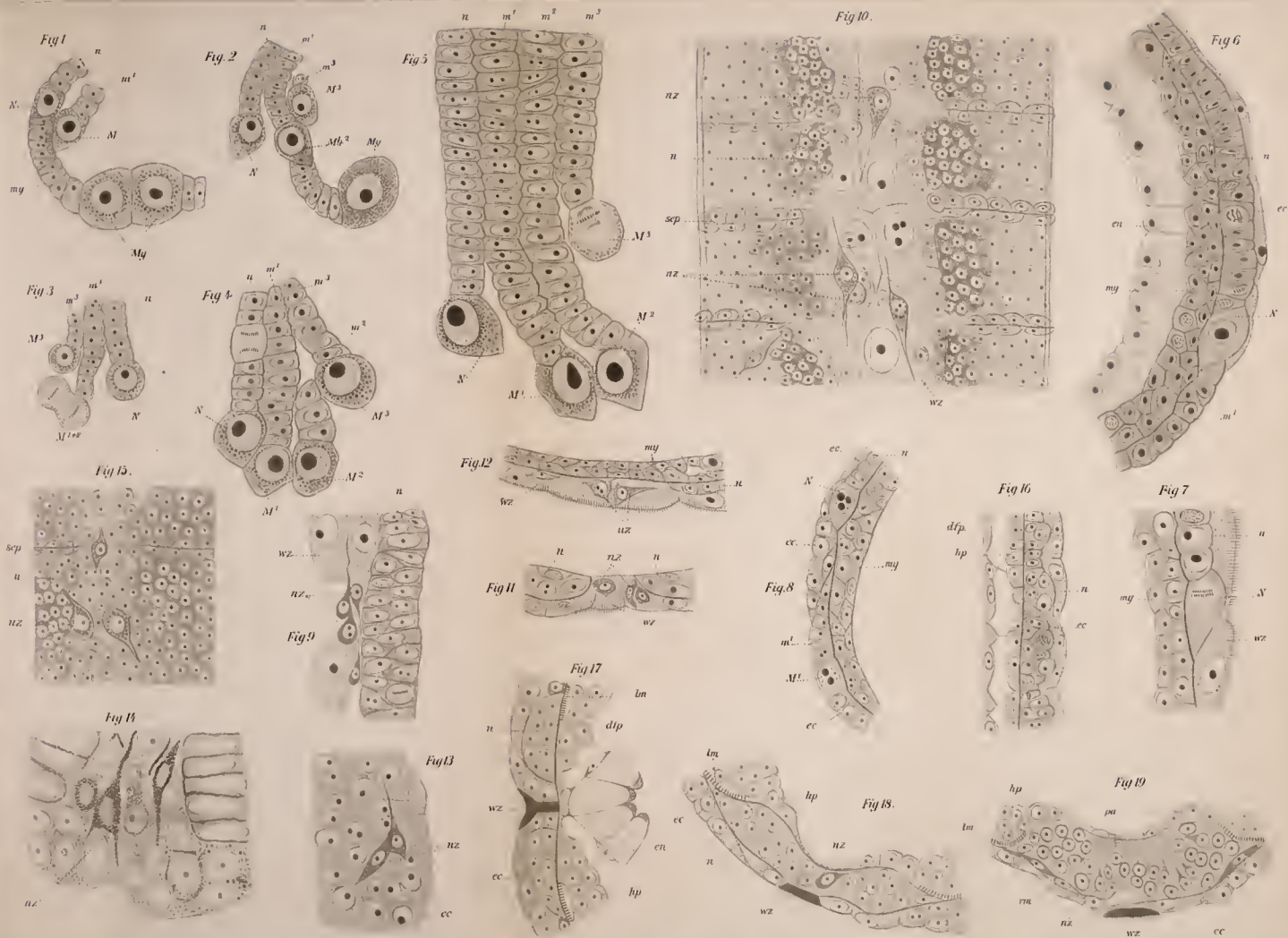


Fig. 20.

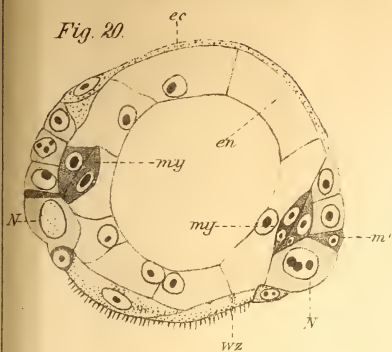


Fig. 23.

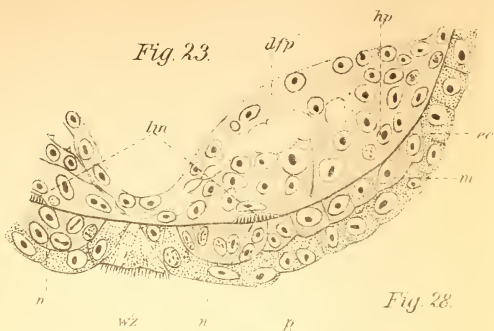


Fig. 28.

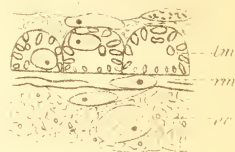


Fig. 21.

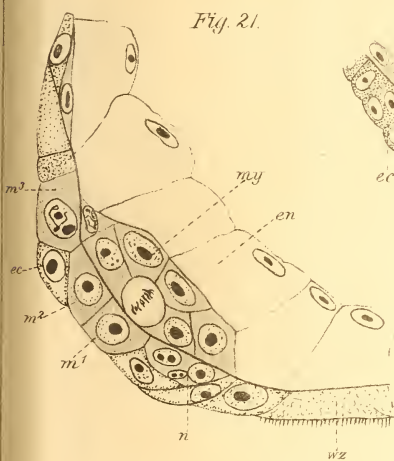


Fig. 24.

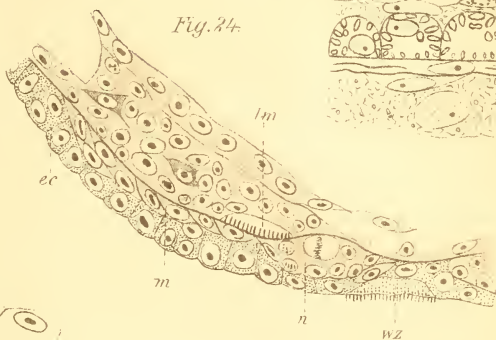


Fig. 22.

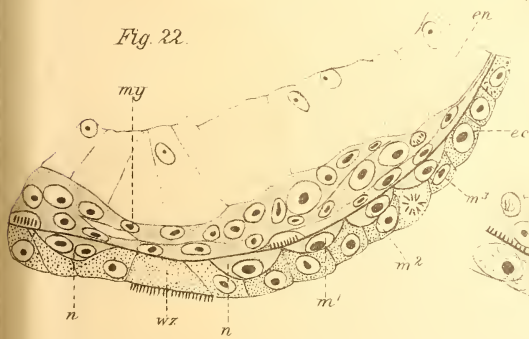


Fig. 25.

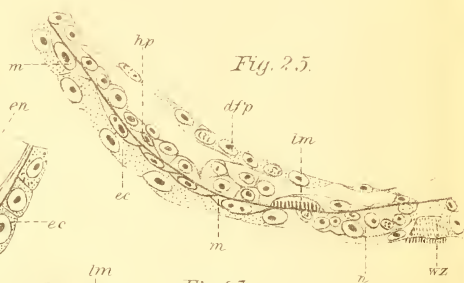


Fig. 27.

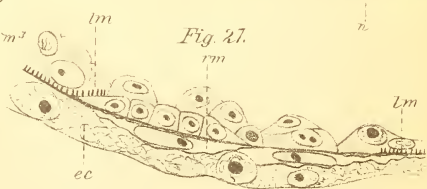


Fig. 26.

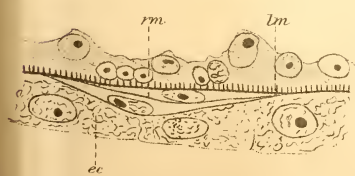
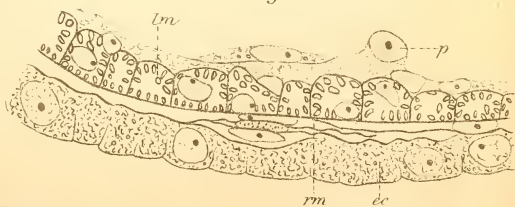


Fig. 29.



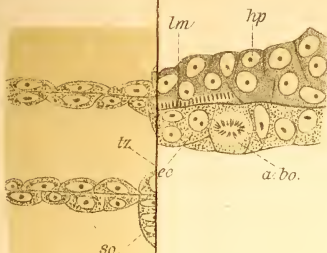


Fig. 39.

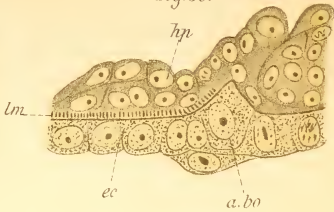


Fig. 40.

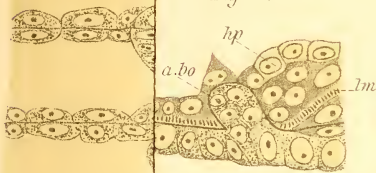


Fig. 41.

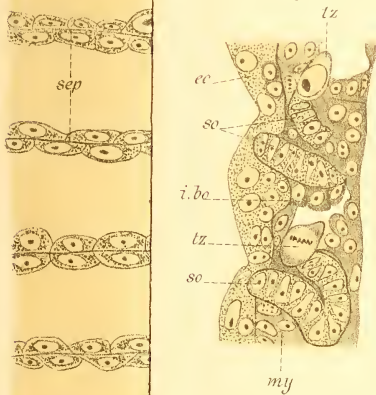
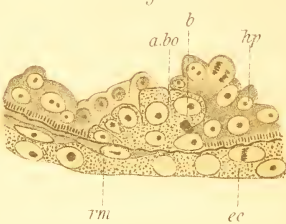


Fig. 33.

Fig. 42.

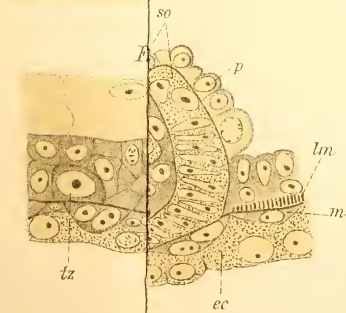
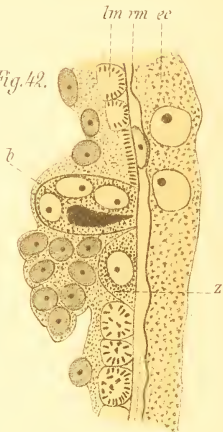


Fig. 32a.

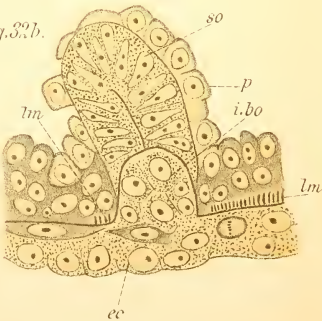


Fig. 34.

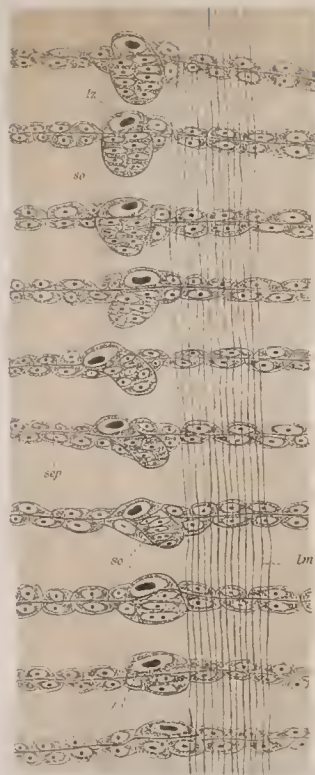


Fig. 35.

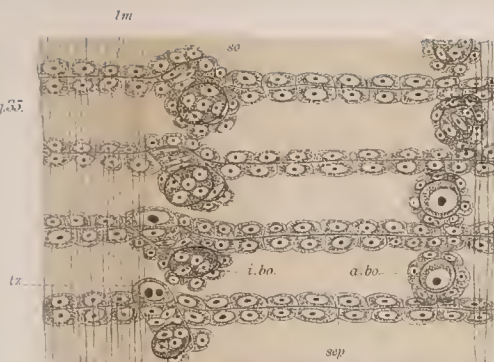


Fig. 36.

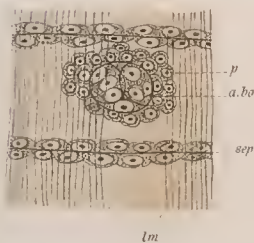


Fig. 37.

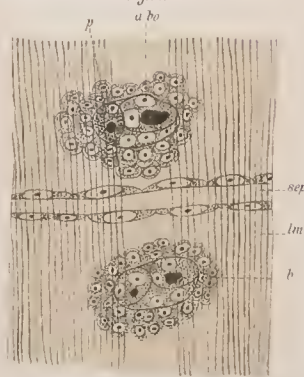


Fig. 38a.

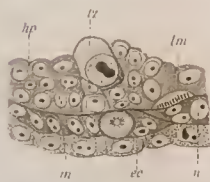


Fig. 39.



Fig. 39b.

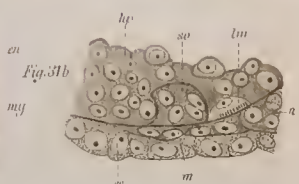


Fig. 39c.

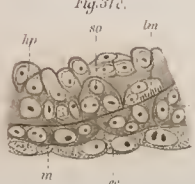


Fig. 39d.

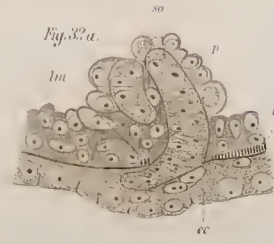


Fig. 39e.

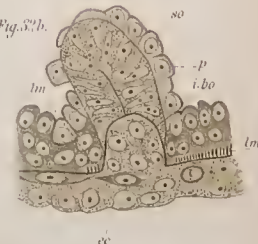


Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 41.



Fig. 42.



Fig. 43.

