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

Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Clprd. Mecz.

Von

Dr. **F. Braem** in Breslau.

Mit Tafel X und XI.

Im Mai 1892 war im Zoologischen Institute zu Breslau ein Seewasseraquarium eingerichtet und mit Material aus Rovigno besetzt worden. Im Oktober, als von den größeren Thieren nur noch wenige Reste vorhanden waren, bemerkte ich darin einen kleinen Polychaeten, der in mehrfacher Hinsicht mein Interesse in Anspruch nahm. Er schien gleichsam eine vielgliederige Trochophora darzustellen, indem jedes Segment in der Mitte mit einem vollständigen Wimperkranze versehen war. In großer Zahl krochen die Würmer am Boden und an den Wänden des Aquariums umher, an welchen letzteren sie ihre Eier in rundlichen Häufchen ablegten. Aus den Eiern entwickelten sich alsbald neue Individuen, und noch gegenwärtig, im August 1893, sind einige derselben am Leben und ihre Fortpflanzung vollzieht sich regelmäßig.

Herr Prof. Chun erkannte den Wurm als die von Claparède und Metschnikoff[1] beschriebene Ophryotrocha puerilis, welche später von Viguier[2] wieder aufgefunden und neuerdings von Bonnier[3] zum Gegenstande einer Untersuchung über den Kieferapparat der Euniciden gemacht worden ist.

Was ich den Angaben der genannten Beobachter in Bezug auf den

Bau und die Lebensweise des erwachsenen Thieres

hinzufügen möchte, ist Folgendes.

[1] Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869. p. 184 ff. Taf. XIII.

[2] Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. Arch. de Zool. exp. 2e sér. T. IV. 1886. p. 417 ss. Pl. XXV.

[3] Sur l'appareil maxillaire des Euniciens. Comptes rendus de l'Acad. Paris 1893.

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

Die Größe der Würmer fand ich beträchtlicher als es bei den bisher untersuchten Exemplaren der Fall war. Claparède und Metschnikoff haben ihre Larven bis gegen 3 mm Länge sich entwickeln und alsdann geschlechtsreif werden gesehen. Viguier glaubt weiter vorgeschrittene Individuen vor sich gehabt zu haben. Eines, welches er abbildet, hat 17 parapodientragende Segmente, kann aber zufolge der angegebenen Vergrößerung nur etwa 2,6 mm gemessen haben. Die größten Exemplare, welche mir vorlagen, und welche zuletzt ganz allein das Aquarium bevölkerten, besaßen 30 bis 35 mit Rudern ausgestattete Segmente und eine Länge von 10 bis 12 mm. Trotz dieser sehr viel bedeutenderen Dimensionen glaube ich keine Ursache zu haben, die Identität der Art in Zweifel zu ziehen, da sich die Würmer in den Aquarien von Claparède vielleicht nicht bis zu ihrer vollen Größe entfalteten und da Viguier überhaupt nur zwei Individuen gesehen hat.

Jedes Segment wird von einem Cilienringe umgeben, der in der Mitte des Segmentes verläuft und dessen Wimpern von vorn nach hinten schlagen, also das Wasser vom Kopfe zum After forttreiben. Es wird dadurch ein beständiger Strom frischen Wassers den Körper entlang geführt, so dass diese Cilien in erster Linie der Athmung zu statten kommen. Das geht auch daraus hervor, dass sie ihre Thätigkeit fortsetzen, wenn das Thier ruht. Außerdem aber unterstützen sie die Lokomotion desselben, die bei den parapodienlosen Jugendformen sogar ausschließlich durch sie bewirkt wird. Später dagegen wird diese Funktion von den Parapodien übernommen und die Cilien betheiligen sich nur sekundär daran. Ich habe ältere Individuen niemals frei umherschwimmen gesehen, wie Viguier angiebt, und ich glaube auch nicht, dass es bei der verhältnismäßigen Plumpheit des Körpers normalerweise geschehen kann. So oft ich einen Wurm nach der Untersuchung in das Aquarium zurücksetzte, sank er schwerfällig zu Boden, wo er sich auf dem Sande kriechend weiter bewegte. Am liebsten schienen die Thiere sich an den Glaswänden des Aquariums aufzuhalten.

Die Cilienreifen gehen ohne Unterbrechung über die Rücken- und Bauchfläche der Segmente hinweg. Die Angabe von Viguier, dass nur die hinteren Ringe vollständig seien, während die mittleren und vorderen auf der Wölbung des Rückens verschwänden, traf für meine Exemplare nicht zu. Eine Unterbrechung findet lediglich an den Seiten der parapodientragenden Segmente statt, indem die Wimperung unmittelbar an der Basis des Parapodiums aufhört, also weder über dasselbe hinweg noch an demselben vorbei läuft. Die Erregungswelle der Cilien schreitet dorsal vom linken zum rechten, ventral vom rechten zum linken Parapodium fort.

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

An dem vor dem Munde gelegenen Stirnsegment konnte ich mit Claparède und Metschnikoff drei Wimperkränze unterscheiden, welche daselbst so verlaufen, wie es Taf. XI, Fig. 26 für die Ober-, Fig. 25 für die Unterseite andeutet. Der basale Kranz, welcher dem Munde zunächst liegt, umsäumt den Kopf dicht hinter den oberen und vor den unteren Fühlern. Jederseits von dem oberen Fühlerpaar senkt er sich in die vor den Augen befindlichen Flimmergruben ein. Der mittlere Ring verläuft unmittelbar vor den oberen Fühlern. Den vordersten Ring habe ich auf der Oberseite nicht sicher erkennen können, wohl aber unten und an den Seiten.

Die Wimperkränze werden von einer einzigen Zellreihe gebildet, deren Konstituenten sich durch ihr dichteres Plasma und die stärkere Färbbarkeit von den übrigen, meist blasigen Zellen des Ektoderms unterscheiden (Taf. X, Fig. 4 *w*). Jede Wimperzelle besitzt einen hellen Cuticularsaum und eine große Anzahl nicht eben sehr langer Cilien. Die Wimperkränze werden vorwärts und rückwärts von je einer Parallelreihe von Blasenzellen begrenzt, welche beim lebenden Thiere als helle Querbinden an den Segmenten hervortreten.

Das Stirnsegment besitzt zwei Paar Fühler, zwei obere und zwei untere, welche mit Tasthaaren besetzt sind. Sie erfahren keine Rückbildung im Alter, wie schon Viguier im Gegensatze zu Claparède und Metschnikoff betont hat. Die oberen Fühler stehen etwas näher beisammen als die unteren, welche ganz an die Seiten des Kopfes gerückt sind.

Unmittelbar hinter den oberen Fühlern wird der mittlere Theil des Kopfes von zwei nach außen konkaven Linien begrenzt (Taf. XI, Fig. 26), welche den Rand zweier seitlicher Vertiefungen bilden, in denen die Fühler, wenn sie nach hinten zurückgelegt werden, wie in einer dazu bestimmten Rinne geborgen sind. Diese Vertiefungen bezeichnen den Eingang zu zwei Flimmergruben (Fig. 26 *fl*), welche sich zwischen den beiden Segmenten des Kopfes, dem präoralen und dem postoralen (*I* und *II* der Figuren), in den Nacken einsenken und an deren Grunde die Augen liegen (Fig. 26 *oc*). Oberhalb dieser Gruben, der Medianlinie genähert, befindet sich noch ein zweites Paar kleinerer Gruben (Fig. 26 *fl'*), die schon von Claparède und Metschnikoff gesehen worden sind.

Die Augen der Ophryotrocha liegen, wie eben erwähnt, am Grunde des äußeren Wimpergrubenpaares, und zwar hinter demselben, im postoralen Kopfabschnitte. Am lebenden Thiere erkennt man bei durchfallendem Licht in der Regel nur das dunkle Pigment, welches den hinteren Theil der Krystallkörper bedeckt, die bei auffallendem

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

Licht als helle, perlmutterglänzende Punkte am Kopfe hervortreten. Jedes Auge besteht, wie Viguier es zeichnet, aus einem rundlichen, linsenförmig abgeplatteten Krystallkörper (Taf. X, Fig. 3 *oc*; Taf. XI, Fig. 26, 27 *oc*) und einem dahinter gelegenen Pigmentsack (Taf. X, Fig. 3 *P*; Taf. XI, Fig. 27 *P*). Der Krystallkörper wird von drei Zellen gebildet, unter denen die mittelste stets am deutlichsten ist (Taf. XI, Fig. 27 *α*). Sie besitzt einen auffallend scharf begrenzten ellipsoiden Kern mit rundem Nucleolus. Dieser mittleren Stützzelle, die sich der vorderen Halbkugelfläche des Auges entgegenwölbt, liegt vorn eine kappenförmige Zelle auf, welche stark abgeplattet ist und auf Schnitten nur als ein schmaler Saum hervortritt (Fig. 27 *β*). Ich glaube dieselbe als Corneazelle bezeichnen zu dürfen, in so fern die vordere Halbkugelfläche des Krystallkörpers von einer zarten Cuticula bedeckt ist, die ihre Entstehung wohl nur jener nächstbenachbarten Zelle verdanken kann. An die hintere, konkave Fläche der Stützzelle grenzt eine dritte Zelle (Fig. 27 *γ*), die ich im Präparate stets stark geschrumpft fand, und in der ich den Kern nicht deutlich erkennen konnte. Ihrer Lage nach möchte ich annehmen, dass sie die hintere, erheblich dickere Cuticularwand des Krystallkörpers abscheidet, und dass sie demnach als Tapetumzelle benannt werden könnte. Dass jene hintere Wand wie ein Tapetum wirkt, dafür spricht der Perlmutterglanz des Auges und die Thatsache, dass die Wand oft von sehr zahlreichen, dunkel gefärbten Lamellen bedeckt wird, während freilich in anderen Fällen eine solche Schichtung kaum wahrnehmbar ist.

An die hintere Fläche des Krystallkörpers treten vom Gehirn her Nerven heran (Fig. 27 *n*), über deren Verzweigung ich jedoch keine Auskunft zu geben vermag.

Unmittelbar hinter dem Krystallkörper befinden sich eigenthümliche Konglomerate von Zellen, welche bald dicht bei einander liegen, bald weite Zwischenräume erkennen lassen, die von einem protoplasmatischen Netzwerk durchzogen sind (Fig. 27 *P*). In diesem Fadenwerk, an dessen Knotenpunkten vereinzelte Kerne liegen, sind Pigmentkörnchen suspendirt, die auch an anderen Stellen des Syncytiums angehäuft sind, bald mehr, bald weniger dicht. Vielleicht dienen die pigmentführenden Zellen dazu, je nach Bedarf den Augenhintergrund abzublenden, doch will ich nicht unerwähnt lassen, dass die in verschiedenen Belichtungszuständen konservirten Thiere keine sichere Stütze für diese Ansicht boten. Die »curieuse disposition de la masse pigmentaire«, welche Viguier a. a. O. auf Taf. XXV, Fig. 12 und 17 dargestellt hat, beruht auf der Kontraktion der Pigmentsäcke.

Im Allgemeinen zeigt das Ophryotrocha-Auge den Typus des Auges

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

der Polygordiuslarve. Besonders groß ist die Ähnlichkeit mit dem Auge vieler rhabdocöler Turbellarien, wo ebenfalls ein Krystallkörper und ein dahinter gelegener, in seiner Form sehr veränderlicher Pigmentfleck die Hauptbestandtheile bilden. Die Zeichnung, welche v. Graff in seiner Monographie der Turbellarien (Leipzig 1882) Taf. VI, Fig. 11 vom Auge des Mesostoma rostratum entworfen hat, könnte ohne Weiteres auch für Ophryotrocha gelten (vgl. Fig. 17 von Viguier). Bemerkenswerth ist auch, dass nach Graff (a. a. O. p. 115) die aus mehreren Zellen zusammengesetzte Linse »nicht den ganzen Pigmentbecher einnimmt, sondern dass im Grunde des letzteren ein Raum übrig bleibt, der auf Querschnitten zwar leer erscheint, im Leben aber wahrscheinlich von einer Flüssigkeit erfüllt ist«. Bei Ophryotrocha ist im hinteren Theile der Linse jene wasserreiche Tapetumzelle gelegen, welche auf Schnitten in Folge ihrer Schrumpfung ebenfalls einen leeren Raum erkennen lässt, so dass hier, wenigstens in physiologischer Beziehung, ganz dasselbe Verhältnis obwaltet.

Die beiden Segmente des Kopfes nebst dem darauf folgenden, gleichfalls parapodienlosen Halssegmente (Taf. XI, Fig. 25, 26 *III*; Taf. X, Fig. 3 *III*) stehen sowohl unter einander als mit dem angrenzenden Rumpfsegmente, dem ersten, welches mit Parapodien versehen ist (*IV*), in offener Verbindung. Erst zwischen dem IV. und V. Segmente beginnen die Septen (Fig. 3 *s*), um sich von da an regelmäßig von Segment zu Segment zu wiederholen. Während der Hohlraum des Stirnsegmentes, von dem in Fig. 3 nur ein Theil der oberen Decke sichtbar ist, fast ganz vom Gehirn erfüllt ist, wird die Höhlung der nächsten drei Segmente zur Hauptsache von dem umfangreichen Kiefernsack (*ph*) eingenommen, über dem der enge, aber sehr dehnbare Ösophagus hinzieht. Der letztere geht, sobald er das erste Septum durchbrochen hat, in den voluminösen Magendarm über, der sich durch die ganze Länge des Rumpfes bis in das letzte Segment hinein erstreckt und dessen Zellen an der Innenseite membranlos sind.

An der Grenze zwischen dem II. und III., sowie dem III. und IV. Segmente ragt jederseits ein sackförmiger Zellpfropf in die Leibeshöhle hinein (Fig. 3 *Pgs*), der von kleinen, gelben, stark lichtbrechenden Kugeln durchsetzt ist. Dieselben sind verschieden an Größe, die größten haben einen Durchmesser von 0,003 mm. Sie liegen einzeln oder zu maulbeerförmigen Gruppen vereinigt innerhalb des Protoplasmaleibes der dem ektodermalen Theile der Leibeswand angehörigen Zellen. Die zwischen dem III. und IV. Segmente gelegenen Säcke sind viel umfangreicher als die zwischen dem II. und III. Ihre Bedeutung ist mir unklar geblieben.

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

Die Segmente der hinteren Körperhälfte zeigen auf ihrer Dorsalfläche, da, wo diese nach rechts und links in die Seitenwand übergeht, je ein Paar knopfartiger Anschwellungen (Fig. 1 *Dr*), hervorgerufen durch eine eigenthümliche Differenzirung des Ektoderms. Die Zellen desselben (Fig. 2) sind hier von einer körnigen Masse erfüllt, welche farblos ist und das Ansehen von Dottersubstanz hat. Durch Karmin werden die Kügelchen dieser Masse sehr stark gefärbt. Während an der Basis der Zellen die Kerne erhalten bleiben, ist der protoplasmatische Theil fast ganz in jene körnige Substanz übergegangen, die, wie es scheint, am oberen Ende der Zellen allmählich nach außen entleert wird. Die Zellen, welche zusammen ein kreisförmiges Territorium der Leibeswand inne haben, konvergiren nämlich nach einem gemeinsamen Mittelpunkt, so dass sie, von oben gesehen, das Bild einer Rosette darbieten. In der Mitte, wo ihre Enden einander genähert sind, fehlt die Zellmembran, und hier sieht man auf Schnitten die Körnchen des Inhalts nach außen hervortreten. Wir haben es also mit einer sehr einfach gebauten Drüse zu thun, über deren besonderen Zweck ich jedoch keinen Aufschluss zu geben vermag. Überhaupt habe ich niemals eine zeitweilige Entleerung der Drüse beobachtet, auch nicht bei stark kontrahirten oder beunruhigten Thieren. Meine Vermuthung, dass die Drüsen vielleicht dazu dienen könnten, um mit ihrem Inhalt die frisch abgelegten Eier zu umhüllen und dann den jungen Thieren die erste Nahrung zu liefern, fand keine Bestätigung. Übrigens steht die Veränderung, welche das Ektoderm in den Drüsenzellen erfährt, nicht unvermittelt da. Auch sonst kommen im Ektoderm vereinzelte Zellen vor, welche die Körnchenbildung erkennen lassen und die Entwicklung der Drüse gleichsam anbahnen.

Die Cilienreifen laufen über die Drüsen hinweg, ohne dadurch eine erhebliche Störung zu erleiden. Nur im Nabel der Drüse (Fig. 2 *) ist die Wimperung sistirt.

Morphologisch scheinen die Drüsen jenen Organen verwandt zu sein, welche Ehlers[1] beim Palolowurm (Lysidice viridis Gray) beschrieben hat und von denen je eines in der Medianlinie der Rückenfläche der hinteren Segmente steht. Auch die »Flossendrüsen« der Tomopteris haben einen ähnlichen Bau[2].

Das letzte Segment (Taf. XI, Fig. 28 in der Ansicht von oben,

[1] Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—1868. p. 367 Anm. (Nach Spengel [Oligognathus Bonelliae. Mittheilg. d. Zoolog. Station zu Neapel. III. p. 42] liegen jedoch diese Organe auf der Bauchfläche je einem Ganglion des Bauchmarkes an. Ehlers.)

[2] Greef, Über die pelagische Fauna an den Küsten der Guineainseln. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885. p. 439 u. 443.

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

Taf. X, Fig. 15 im Medianschnitt) trägt zu beiden Seiten der Afteröffnung zwei lange, mit Tasthaaren besetzte Anhänge, und einen dritten kürzeren in der Medianlinie unterhalb des Afters. Da dieser Anhang bei rückläufiger Bewegung des Thieres unter das Segment zu liegen kommt, so sind Claparède und Metschnikoff der Täuschung verfallen, dass er im Alter verloren gehe. Außer an den Cirren finden sich Tasthaare auch an der ganzen hinteren Fläche des Segmentes, namentlich an zwei über der Basis der seitlichen Cirren gelegenen Punkten. Der unpaare Cirrus trägt an der Spitze zuweilen neben den Tasthaaren noch einen Flimmerbesatz.

Der Magendarm reicht nicht bis zum After, sondern endigt an der Basis des letzten Segmentes, wo er durch einen ringförmigen Wulst verschlossen ist (Fig. 15, 28 *W*). Dies ist zugleich der eigentliche Verschluss der Darmhöhle, da der After in der Regel nach außen zu offen steht. Jenseits des Wulstes setzt sich nämlich der Darm noch in eine kurze, mit kräftigen Cilien ausgekleidete Röhre fort (Fig. 15, 28 *ah*), welche zwar morphologisch, nicht aber physiologisch dem Darm angehört. Sie tritt höchstens während der Kothentleerung in Beziehung zum Darminhalt (auch dies habe ich nicht beobachtet), sonst wird sie vom Seewasser erfüllt. Wie ich an Thieren, die das Schwanzende regenerirten, feststellen konnte, entsteht diese Afterhöhle (Proctodäum) durch Einstülpung der Leibeswand, und jener Wulst bezeichnet die Grenze des entodermalen Darmepithels.

Ophryotrocha ist getrennten Geschlechts, es giebt Weibchen und Männchen. Wenn also Bonnier kürzlich unter Betonung des Umstandes, dass die letzteren nicht bekannt seien, die Frage aufwarf, ob wir es bei Ophryotrocha mit einer erwachsenen Form larvalen Charakters oder mit einer Larve zu thun hätten, die vor ihrer definitiven Entfaltung geschlechtsreif wird, so kann diese Frage nunmehr bezüglich des ersten Falles bejaht werden. Die Männchen sind kleiner und schlanker als die Weibchen, doch ist die Zahl der Segmente kaum verschieden. Äußere Geschlechtszeichen anderer Art sind mir nicht aufgefallen.

Die Eier

bilden sich wie bei allen Anneliden aus den Mesodermzellen des inneren Epithels der Leibeshöhle, und zwar unterhalb des Darmes zu beiden Seiten des Bauchgefäßes, an der hinteren Wand der Diaphragmen, durch welche die einzelnen Segmente von einander geschieden sind. Man sieht die Ovarien (*ov*) in Fig. 1 im Querschnitt des Thieres, in Fig. 3 im Flächenschnitt dargestellt. Fig. 5 zeigt das bei * gelegene Ovarium

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

der Fig. 3 unter starker Vergrößerung. Der linke Zipfel dieser Figur ist der mediane, er enthält die jüngsten Keimzellen, welche ganz allmählich in die Zellen des Peritoneums übergehen und nur durch etwas stärkere Färbung vor ihnen sich auszeichnen. Diese Zellen sind klein, der Durchmesser ihres Kerns beträgt ca. 0,003 mm. Die chromatische Substanz im Kern erscheint körnelig, ein besonderer Nucleolus ist nicht wahrnehmbar. Die Grenzen der Zellen sind sehr undeutlich und erst in den älteren Theilen des Ovariums mit Sicherheit zu erkennen. Die Vermehrung der Keimzellen muss auf akinetischem Wege erfolgen, da Kernspindeln niemals zu sehen sind.

Gegen die Mitte des Ovariums nehmen die Kerne an Größe zu, die chromatischen Körnchen erscheinen gröber und zahlreicher, das Protoplasma ist dunkler gefärbt.

In den ältesten Zellen des Ovariums ist die Häufung der chromatischen Substanz bis zum Extrem gediehen. Die Kerne sind nahezu kugelförmig, während sie in den jüngsten Zellen eine längliche Form besaßen. Gleichzeitig ist in ihnen ein dunkler, runder, schon ziemlich großer Nucleolus sichtbar geworden. Aber nicht alle Zellen haben diese Wandlung erfahren. In einigen, die den jüngeren Ovarialzellen noch näher liegen (Fig. 5 *o*), ist der Kern klein geblieben, das Chromatin ist feinkörniger und spärlicher, dagegen die Kernmembran um so deutlicher. Der Nucleolus, welcher auch hier scharf hervortritt, ist der Größe des Kerns angemessen. Der auffälligste Unterschied zeigt sich im Plasma. Dasselbe hat einen großen Theil seiner früheren Färbbarkeit eingebüßt und ist viel heller als in den übrigen Ovarialzellen. Auch seine Struktur ist verändert. Sein Inhalt ist körnelig, und gerade die Körnchenbildung scheint seine Färbbarkeit beeinträchtigt zu haben.

Wenn wir die frei in der Segmenthöhle liegenden Eier betrachten, so erhalten wir Aufschluss über die angedeutete Differenzirung.

Zur Zeit der Geschlechtsreife, d. h. kurz bevor die Ablage der Eier erfolgt, sind die Kammern der Leibeshöhle vollständig von Eiern erfüllt; so sehr, dass kaum eines derselben seine natürliche Rundung behält, wenn sich auf diesem Stadium das Thier stark zusammenzieht.

Die Loslösung der Keimzellen vom Ovarium erfolgt schon früh, so dass man die allerverschiedensten Stadien in der Leibeshöhle isolirt findet.

Es zeigt sich indessen, dass niemals einzelne Zellen vom Ovarium getrennt werden, sondern dass die Trennung stets zwei Zellen gleichzeitig betrifft. Es ist immer eine dunkle Zelle mit einer hellen Zelle vereinigt.

Oft findet die Loslösung schon statt, bevor noch die Zellen so weit gediehen sind, wie es in den distalen Theilen der Fig. 5 der Fall ist.

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

Die in Fig. 6 abgebildeten Zellen sind noch sehr klein, ihre Differenzirung ist nur leicht angedeutet. Die Zellen sind fast gleich groß, die Farbe des Plasmas nicht verschieden, nur der Kern der rechts gelegenen Zelle (*n*) ist um ein Weniges chromatinreicher und dunkler als der der anderen.

Dies ist das jüngste Zellenpaar, welches ich frei in der Leibeshöhle gesehen habe. In der Regel sind alle Zellen, wenn sie sich vom Ovarium ablösen, schon in der Weise charakterisirt, wie es für die Ovarialzellen der Fig. 5 beschrieben wurde. Die eine Zelle, die ich schon jetzt als Eizelle bezeichnen will, ist kleiner und viel blasser als die andere, deren Plasma in Karminpräparaten die dunkle Röthe bewahrt, die den indifferenten Ovarialzellen eigen ist. Ihr Kern ist schärfer kontourirt, aber chromatinärmer als der der Nachbarzelle, der ganz von Chromatinkrümchen erfüllt ist. Die stärker gefärbte Zelle werde ich fortan als Nährzelle bezeichnen.

Fig. 7 und 8 mögen das Gesagte anschaulich machen. In Fig. 7 ist das Plasma der Eizelle noch ziemlich dunkel, aber der Kern ist ganz charakteristisch gebildet. In Fig. 8 ist auch das Plasma hell geworden und in einen Gegensatz zu dem der Nährzelle getreten.

Einen weiteren Fortschritt zeigt Fig. 9. Das Ei ist auffallend klein, die Nährzelle im Verhältnis sehr groß. Dies ist jedoch von geringem Belang, meist ist die Größe minder verschieden. Dagegen sieht man, dass in der Nährzelle die Kernmembran gänzlich fehlt, so dass der Inhalt des Kerns mit dem Plasma in unmittelbare Berührung tritt. Die Chromatinkörnchen sind stellenweise in ihrem Zusammenhange gelockert und liegen gruppenweise um den Nucleolus. In letzterem ist ein heller, scharf umrandeter Punkt, scheinbar ein Bläschen, zu Tage getreten.

In Fig. 10 sieht man im Wesentlichen dasselbe. Das Größenverhältnis der Zellen ist so, wie es für dieses Stadium als normal gelten kann. Das Plasma der Eizelle ist von kleinen rundlichen Dotterkörnchen erfüllt. Der Kern erscheint klar und scharf, der dunkle Nucleolus, an Färbbarkeit dem der Nährzelle gleich, ist vollkommen kugelförmig. Der Nucleolus der Nährzelle, inmitten der körnigen, in Gruppen zerfallenen Chromatinmasse gelegen und von einem hellen Raum umgeben, ist groß, länglich (wie schon in Fig. 7 und 9) und zeigt wieder den glänzenden Punkt, der dem Nucleolus des Eies noch fehlt. Der Durchmesser der Nährzelle beträgt 0,027 mm, der des Eies etwa 0,019, der des Eikerns 0,008 mm.

In Fig. 11 sind beide Zellen bedeutend gewachsen, aber das Ei weit mehr als die Nährzelle. Diese ist nun die kleinere geworden.

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

Dagegen ist sowohl ihr Kern als auch das Kernkörperchen noch immer beträchtlich größer als bei der Eizelle. Im Übrigen bestehen die früher konstatirten Differenzen. Das Plasma der Nährzelle ist womöglich noch dunkler, das des Eies ist in Folge der Häufung des Dotters noch farbloser geworden. Der kugelförmige Eikern ist nahezu homogen, erst bei starker Vergrößerung wird das feinkörnige Chromatin sichtbar. An Färbbarkeit kommt der Kern nicht ganz, aber beinahe dem Plasma der Nährzelle gleich. Der Nucleolus des Eies ist jetzt ebenfalls mit einem glänzenden Bläschen versehen, das zuweilen sehr groß ist, so dass der Nucleolus wie eine Hohlkugel erscheint. Der Querdurchmesser der Nährzelle beträgt 0,044 mm, der des Eies 0,055, der des Eikerns 0,015 mm.

Auch im Leben sind Ei- und Nährzelle deutlich von einander verschieden. Aber während beim konservirten und gefärbten Thier die Eizelle heller ist, ist es beim lebenden vielmehr die Nährzelle. Diese ist klar und durchsichtig, nur wenige Dotterkrümchen zeigen sich in der Umgebung des Kerns, der selbst homogen und stark lichtbrechend ist. Das Ei dagegen ist in Folge des Dotters dunkel und undurchsichtig und nur der Kern erscheint als ein hellerer Fleck in seiner Mitte.

Auf dem Stadium der Fig. 11 hat die Nährzelle ungefähr das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht. Sie wird nun allmählich kleiner, während das Ei um so rascher anschwillt. Beide Zellen bleiben aber trotz ihres äußeren Zusammenhanges innerlich scharf geschieden. Ihr Plasma zeigt jederseits von der trennenden Membran in Färbung und Zusammensetzung stets die nämlichen Eigenthümlichkeiten wie an jedem anderen Punkte der Peripherie, so dass ein allmählicher Übergang von Zelle zu Zelle nicht stattfindet.

Die wesentlichste Veränderung der Nährzelle besteht in einem gänzlichen Schwund ihres Plasmaleibes, so dass zuletzt nur noch die Kernsubstanz übrig bleibt, wie es in Fig. 12 und 13 geschehen ist. Die Chromatinkörnchen lockern sich dabei immer mehr und ihre gruppenweise Verbindung hört auf. Das Lumen, in dem der Nucleolus ruht, vergrößert sich, in Fig. 12 ist es von ansehnlichen Dimensionen. Der Nucleolus selbst behält seine längliche Form, und der Punkt in seinem Innern bleibt sichtbar. Zuweilen treten mehrere Punkte auf (Fig. 13) oder es finden sich zahlreiche Nucleoli in einem Kern.

Die Eizelle zeigt im Gegensatz zur Nährzelle ein beschleunigtes Wachsthum. In Fig. 12 hat sie ihre definitive Größe erreicht. Der Durchmesser beträgt hier 0,12 mm, beim Kern 0,03, beim Nucleolus 0,01 mm. Kern und Kernkörperchen behalten während der ganzen

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

Entwicklung ihre scharf kontourirte Kugelform; nie zeigt der Nucleolus eine biskuitförmige Einschnürung oder Verdoppelung, wie es bei anderen Eiern vorkommt. Beide sind jetzt verhältnismäßig blass, auch der Nucleolus färbt sich nur wenig. Es scheint, als ob sich die Färbbarkeit in eben dem Grade verloren habe, als das Volumen zunahm. Man darf daraus schließen, dass der Kern lediglich durch Aufnahme unfärbbarer Plasmabestandtheile gewachsen ist, dass also die chromatische Substanz nicht vermehrt, sondern nur auf einen größeren Raum vertheilt worden ist. Die hellen Punkte oder Bläschen im Nucleolus haben sich sehr vermehrt, so dass das Innere wie schaumig erscheint (Fig. 12 und 14). Der Nucleolus ist jetzt im Verhältnis zum Kern größer als auf den früheren Stufen der Eibildung.

Aus den angeführten Thatsachen ergiebt sich mit Sicherheit, dass die Eier von Ophryotrocha zu denen gehören, welche sich nur mit Hilfe von »Nährzellen« zu entwickeln vermögen, wie dies bei den meisten Phyllopoden und Insekten und unter den Borstenwürmern bei Tomopteris der Fall ist.

Während aber sonst fast überall mehrere Zellen vom Ei resorbirt werden, ist es bei Ophryotrocha nur eine. In dieser Beziehung liegt dasselbe Verhältnis vor, wie bei Forficula und bei Chironomus, aber es ist klarer in so fern, als die Eier schon auf einer frühen Entwicklungsstufe das Ovarium verlassen, um alsdann frei in der Leibeshöhle sich aufzuhalten.

Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob das in so enger Gemeinschaft stehende Zellenpaar durch Vereinigung zweier ursprünglich getrennter Keimzellen oder durch Theilung einer einzigen Keimzelle gebildet werde. Die letztere Möglichkeit fand jedoch an den Thatsachen keinen Halt. Ich muss annehmen, dass innerhalb des von Hause aus gleichartigen Zellmaterials eine Differenzirung in der Weise sich geltend macht, dass die eine Zelle zum Ei, eine benachbarte zur Nährzelle sich umwandelt.

Wovon es abhängt, ob eine Zelle diese oder jene Rolle übernimmt, weiß ich nicht sicher zu sagen. Aber die Bilder, die ich auf Schnitten erhielt, erlauben den Schluss, dass unter den indifferenten Zellen diejenigen, welche am frühesten aus dem Verbande der übrigen Ovarialzellen heraus- und an die Oberfläche hervortreten, zu Nährzellen werden. Diese Zellen werden direkt von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült, die den anderen nur durch ihre Vermittelung zugeführt wird. Ich glaube, dass jede Keimzelle, die über ein gewisses Stadium hinaus genöthigt wird, ihre Nahrung unmittelbar der Leibeshöhlenflüssigkeit

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

zu entnehmen und nach Deckung des eigenen Bedarfs den tiefer liegenden Keimzellen zuzuleiten, die Entwicklung zur Nährzelle durchmacht; dass andererseits unter den Nachbarzellen die, welche am meisten von der Nährzelle abhängig ist, auf einem gewissen Stadium die Fähigkeit zu selbständiger Nahrungsaufnahme verliert und sich definitiv der Nährzelle anschließt.

Mir scheint also die Differenzirung von Ei- und Nährzellen auf einer einfachen Arbeitstheilung zu beruhen, indem die Keimzellen je nach ihrer Lage im Ovarium die ernährende Flüssigkeit entweder direkt aus der Leibeshöhle beziehen oder von einer Nachbarzelle empfangen. Die Zubereitung der dem Ei nöthigen Stoffe fällt in erster Linie der Nährzelle zur Last, erst in zweiter wird sie vom Ei selbst bewirkt. Die eine Zelle entfaltet ihre Kräfte schon in der Gegenwart, sie wird zum arbeitenden Organ der Eizelle, während diese sich darauf beschränkt, das von der anderen gelieferte Material in sich aufzuhäufen, um es in Zukunft zu verwerthen. So verrichtet im Bienenstaate das eine Individuum die Arbeit des Tages, während das andere, welches feiert, die Erhaltung der Art besorgt.

Der Umstand, dass zur Zeit, wo die qualitative Verschiedenheit der beiden zusammengehörigen Zellen sichtbar wird, die Nährzelle stets größer ist als die Eizelle, bestätigt die Annahme, dass die Funktion dieser Zellen schon durch ihre Lage im Ovarium bestimmt werde. Denn die größten und ältesten Zellen liegen im Ovarium distal, die jüngeren proximal. Die ältesten treten zuerst an die Oberfläche, die jüngeren bleiben länger von ihresgleichen umschlossen. Es kann also die Art der Differenzirung sehr wohl durch die Lage und die damit verbundene Ungleichheit der Ernährung bedingt sein.

Hieraus ergiebt sich ferner, dass diejenige Zelle, welche zuerst den indifferenten Zustand verlässt und sich zur Übernahme einer besonderen Leistung anschickt, die Nährzelle ist. Die ältesten, im Ovarium am weitesten vorgeschobenen Keimzellen empfangen ihre Nahrung gleichsam aus erster Hand, und eben dadurch gerathen sie auf eine Bahn der Entwicklung, wo sie gewissermaßen die Rolle eines Follikelepithels übernehmen und die Ernährung der tiefer liegenden Keimzellen vermitteln, selbst aber unfähig werden, als Keimzellen zu fungiren. Sobald nun die Differenzirung einer Nährzelle begonnen hat, wird einer anderen Zelle die Entwicklung zum Ei möglich, d. h. die Zelle beschränkt sich darauf, die von der Nährzelle zubereitete Nahrung in sich aufzunehmen und abzulagern. Sie verliert die Fähigkeit, sich selbständig zu ernähren, bewahrt aber dafür den Charakter der Keimzelle.

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

Es erscheint also der Weg, den die Nährzelle einschlägt, als der direktere, der andere dagegen, der zur Entwicklung des Eies führt, als der indirekte und sekundäre. Das Ei setzt die Nährzelle voraus, seine Entwicklung ist durch die der Nährzelle bedingt. Wir dürfen vermuthen, dass eine Keimzelle, die sich selbständig entwickeln müsste, mehr den Charakter der Nährzelle als den des Eies zur Schau tragen würde.

Es liegt hier ein ähnliches Verhältnis vor, wie es Weismann[1] bei der Bildung der Wintereier von Leptodora beobachtet hat. Das Winterei kann sich nur dann entwickeln, wenn eine zweite Eikammer ihm zur Verfügung steht, und in Fällen, wo zur Zeit der Wintereibildung im Ovarium nur eine Eikammer vorhanden ist, da entwickelt dieselbe sich nicht so, als ob ein Winterei entstehen sollte, sondern sie wird zur Nährkammer. Die Differenzirung der Nährkammer ist also die Voraussetzung für die Wintereibildung, sie ist das Primäre, das Winterei ist das Sekundäre. Was bei Ophryotrocha von der einzelnen Zelle gilt, das gilt bei Leptodora von dem Fach oder der Kammer.

Dagegen trifft es für Ophryotrocha nicht zu, dass die Nährzellen in erster Linie dazu bestimmt seien, »der Eizelle das Wachsthum über das Maximum ihres ‚Eigenwachsthums' hinaus möglich zu machen«, wie Weismann (a. a. O. p. 93) für die Daphniden annimmt. Denn zu der Zeit, wo an den beiden zusammengehörigen Keimzellen bei Ophryotrocha die Differenzirung beginnt, ist die künftige Nährzelle größer als das künftige Ei. Das Ei kann also noch nicht das Maximum seines Eigenwachsthums erreicht haben, sonst hätte die Nährzelle, ehe sie sich als solche konstituirt hatte, d. h. so lange sie dem Ei gleichwerthig war, diese Wachsthumsgrenze nicht überschreiten können. Und da die Nährzelle auch nach ihrer Differenzirung weiter wächst, obwohl sie außer der eigenen Ernährung noch die des Eies besorgt, so kann die Ursache für den Zusammenschluss beider Zellen nicht darin gesucht werden, dass das Ei, welches im ungünstigsten Falle sich selbst zu ernähren hatte, an den Gipfelpunkt seines Wachsthums gelangt war.

Überhaupt kann die Beziehung der Nährzelle zum Ei nicht dahin verstanden werden, dass die Nährzelle einfach vom Ei ausgesogen und aufgezehrt wird. In diesem Falle wäre ein Wachsthum der Nährzelle um das Vielfache ihres ursprünglichen Volumens unmöglich. Mit Recht hat Chun[2] schon bei Tomopteris betont, dass die sieben Zellen, welche

[1] Zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876. p. 80 f.

[2] Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen. Biblioth. Zool. ed. Leuckart-Chun. Heft I. 1888. p. 21 ff.

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

dort dem einzelnen Ei anhangen, nicht schlechthin als das Nährmaterial desselben angesehen werden könnten, da die Kleinheit der Zellen in keinem Verhältnis stünde zur Volumenzunahme des Eies. Immerhin aber sei es möglich, dass die Zellen »bei dem ersten Heranwachsen des Eies im Ovarium Nährmaterial abgeben, und dass sie nur desshalb nicht völlig von dem Ei resorbirt werden, weil dasselbe durch frühzeitiges Loslösen unter sehr günstigen Lebensverhältnissen in der Leibeshöhle flottirt«.

In der That ist bei Tomopteris, wo Ei- und Nährzellen sich weder durch ihre Färbbarkeit noch in der Bildung der Kerne unterscheiden, einstweilen nicht mehr zu sagen. Viel klarer liegen jedoch die Verhältnisse bei Ophryotrocha. Hier ist die Verschiedenheit der beiden mit einander vereinigten Zellen eine so große, der Beginn der Differenzirung der Nährzelle fällt so genau mit dem Beginn der Dotterbildung im Ei zusammen, dass man mit Sicherheit auf eine Verschiedenheit der Funktion und auf eine Ernährung des Eies durch die Nährzelle schließen kann. Da ferner die Nährzelle selbst ein lebhaftes Wachsthum zeigt, so kann sie dem Ei nicht bloß als passives Nährmaterial dienen, sondern sie muss aktiv zu seiner Ernährung beitragen, indem sie die Hämolymphe der Leibeshöhle in sich verarbeitet und solchergestalt an das Ei abgiebt, welches nun seinerseits die letzte Hand daran legt und die Nährstoffe theils zur augenblicklichen Nahrung verwendet, theils in Form von Dottersubstanz für künftigen Bedarf aufhebt.

Wir kommen also darauf zurück, dass die Differenzirung der Nährzelle in unserem Falle als wirkliche Arbeitstheilung zu deuten ist: Zwei gleichwerthige, keineswegs an der natürlichen Entwicklungsgrenze stehende Keimzellen verbinden sich, ohne durch äußere Verhältnisse dazu gezwungen zu sein, lediglich unter Wahrnehmung des Vortheils ihrer jeweiligen Lage, zu gemeinsamer Arbeit; einer Arbeit, bei der jede Zelle auf ihre Weise, auf dem ihr nächstliegenden Wege, zur Erreichung desjenigen Zieles beiträgt, für das sie ursprünglich, als Keimzelle, bestimmt war. Aber die eine Zelle, die Nährzelle, verliert in Folge dessen die Fähigkeit zur ferneren Ausübung ihres angestammten Berufes. Sie tritt, vermöge eines durchgreifenden Funktionswechsels, in die Reihe der einseitig differenzirten Arbeitszellen, während die andere Zelle, das Ei, um so ausschließlicher den Charakter der totipotenten Keimzelle zum Ausdruck bringt.

So denke ich mir das Zustandekommen dieser merkwürdigen Arbeitstheilung, für die anfänglich kein mechanischer Zwang, sondern nur Zweckmäßigkeitsgründe können gesprochen haben. Dass sich im Laufe der Zeit die gegenseitige Anpassung der Keimzellen dennoch zu

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

einem Zwangsverhältnis gestaltet hat, dass nun die einzelne Keimzelle für sich allein unfähig geworden ist, ein Ei zu bilden, das ist eine andere Sache. Jede Arbeitstheilung, wie überhaupt jede Differenzirung, muss ursprünglich fakultativ gewesen, erst durch generationenlange Bestätigung kann sie zu einer definitiven und unabänderlichen geworden sein.

Vom ersten Beginn der Differenzirung bis zu der Zeit, wo die Nährzelle das Maximum ihres Volumens erreicht hat, bleibt nun zwischen den beiden Zellen das eben geschilderte Verhältnis bestehen. Dasselbe ändert sich aber von dem Augenblick an, wo die Nährzelle nicht mehr wächst, sondern zusehends kleiner wird. Die Nährzelle ist nicht mehr im Stande, den steigenden Anforderungen des Eies zu genügen und so viel Nährstoffe von außen herbeizuschaffen, als das Ei ihr entzieht. Die Ausgaben überwiegen die Einnahmen, und die Nährzelle deckt die Differenz in der Weise, dass sie ihr eigenes Plasma dem Bedarf der Eizelle opfert. Daher ihr allmähliches Kleinerwerden, daher das Schwinden des Plasmas und das alleinige Übrigbleiben des Kerns und der Zellhaut.

Dass aber auch jetzt die aktive Ernährung des Eies durch die Nährzelle noch nicht beendet sein kann, das wird sogleich klar, wenn man Fig. 11, wo die Nährzelle nahezu ihre größte Ausdehnung erreicht hat, mit Fig. 12 vergleicht, wo sie völlig erschöpft ist. Die Vergrößerung des Eies in Fig. 12 ist so bedeutend, dass man sie auch dann nicht ausschließlich auf Rechnung des resorbirten Nährzellenplasmas setzen kann, wenn man annimmt, dass dieses letztere im Ei eine gewisse Verflüssigung und Quellung erfahren hat. Die Nährzelle muss vielmehr, auch während sie schon vom Ei aufgezehrt wird, noch fortfahren, dasselbe zu ernähren und neue Substanz ihm von außen her zuzuführen, so dass dann die ganze Veränderung nicht auf einem Aufgeben der früheren Thätigkeit beruht, sondern auf einer bloßen Verschiebung des Gleichgewichtes, in Folge deren die Nährzelle nur dann ihre bisherige Aufgabe noch erfüllen kann, wenn sie den Ansprüchen der Selbsterhaltung entsagt, denen sie vormals, als die Eizelle kleiner war, gleichzeitig zu genügen vermochte.

Das Einzige, was man dieser ganzen Auffassung entgegenhalten könnte, ist, wie mir scheint, dies, dass man mit Rücksicht auf die Weismann'schen Befunde bei den Daphniden der Nährzelle erst vom Beginn ihrer Rückbildung eine Bedeutung für die Ernährung des Eies beilegt und diese Bedeutung lediglich in einer Resorption der Nährzelle durch das Ei erblickt, dem letzteren aber dafür in ausgedehntestem Maße die Fähigkeit zuschreibt, sich aus der Hämolymphe der

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

Leibeshöhle selbstthätig zu ernähren. Aber auch in diesem Falle würde der Satz, dass die Nährzelle nur dazu dient, das Ei über die Grenze seines Eigenwachsthums hinauszuführen, für Ophryotrocha nicht gerettet werden, da ja, wie schon erwähnt, das Wachsthum des Eies auch vom Beginn der Resorption an nicht durch diese allein zu erklären ist. Dem Ei müsste also auch ferner ein selbständiges Wachsthum zugestanden werden, und es könnte die Grenze desselben nicht schon vorher erreicht haben. Im Übrigen aber würde eine solche Deutung einem Verzicht gleichkommen, die Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Keimzellen irgendwie zu erklären. Denn wie wollte man den frühzeitig hervortretenden Unterschied und den engen Anschluss von Ei- und Nährzelle motiviren, wenn derselbe zunächst ganz zwecklos wäre und erst sehr viel später eine gewisse, immerhin untergeordnete Bedeutung erhielte? Woher überhaupt jene bestimmte Differenzirung, wenn sie durch keine funktionelle Verschiedenheit sich begründen ließe? Woher der genaue zeitliche Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Nährzelle und dem Beginn der Dotterbildung im Ei? Auch beim Winterei der Daphniden wird ja die Dotterbildung auf die Wirksamkeit der Nährzellen zurückgeführt, und ich sehe nicht, was für principielle Bedenken gegen die oben gegebene Darstellung des bei Ophryotrocha bestehenden Verhältnisses geltend gemacht werden könnten.

Betonen möchte ich noch, dass ich der Eizelle die Fähigkeit, sich von der Hämolymphe der Leibeshöhle selbstthätig zu ernähren, durchaus nicht ganz abspreche. Im Gegentheil halte ich es für sehr wohl möglich, dass trotz der Stoffzufuhr seitens der Nährzelle noch eine Aufnahme von unverarbeiteter Leibesflüssigkeit durch das Ei selbst erfolgt. Eine Nothwendigkeit zu dieser Annahme scheint mir freilich nicht vorzuliegen.

Eine stärkere Anhäufung von Dottersubstanz an derjenigen Stelle des Eies, die an die Nährzelle grenzt, habe ich nie beobachtet. Das Ei wird schon frühe von kleinkörnigem Dotter dicht erfüllt und die gleichmäßige Anordnung desselben zeigt, dass die Dotterbildung immer nur da vor sich geht, wo der Raum es gestattet und das Bedürfnis es nöthig macht. Ein Übertritt von geformter Dottersubstanz aus der Nährzelle in das Ei, wie ihn Korschelt[1] bei Dytiscus vermuthet, findet bei Ophryotrocha nicht statt. Dotterkörnchen treten in der Nährzelle überhaupt nur in ganz verschwindender Zahl auf und sicher

[1] Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Anat. Abth. Bd. IX. 1889. p. 8.

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

gelangen sie nicht in dieser Gestalt in das Ei. Das Ei empfängt von der Nährzelle nur flüssige Stoffe, die durch die trennende Wand diffundirt und erst im Ei zu körnigem Dotter geformt werden.

Nachdem die Nährzelle ihren Beruf erfüllt, d. h. die Ernährung des Eies vollendet hat, ist auch ihr Plasma verbraucht und sie selbst ist unfähig zu weiterer Arbeit. Die Beziehungen zwischen ihr und dem Ei hören auf und beide trennen sich von einander. Diese Trennung geschieht noch im Mutterleibe, spätestens bei der Ablage der Eier. Vielleicht wird der Rest der Nährzellen noch zum Theil von der Hämolymphe verdaut, zum anderen Theil, nämlich in so fern er für den Organismus nicht weiter verwendbar ist, wird er durch die Segmentalporen nach außen entfernt. In der Schleimhülle, welche die frisch abgelegten Eier umgiebt, konnte ich die ausgeworfenen Nährzellen mit Bestimmtheit nachweisen.

Schon bevor die Eier abgelegt werden, beginnt im Mutterleibe die Bildung der Richtungsspindeln, die man zuweilen in sämmtlichen reifen Eiern entwickelt findet. In anderen Fällen sieht man nur einige wenige Eier mit Spindeln ausgestattet, ein Zeichen, dass die Spindelbildung noch im ersten Anfange stand, als das Thier konservirt wurde. Als ich einen solchen Fall zuerst kennen lernte, und an den spindellosen, aber augenscheinlich schon reifen Eiern fast überall die Reste der Nährzellen beobachtete, hoffte ich, dass es leicht sein würde, aus dem Stellungsverhältnis der Spindeln und Nährzellen den Schluss zu ziehen, ob die Nährzelle auf das Ei einen richtenden Einfluss übe und die Lage der beiden Pole bedinge. Aber ich fand leider, dass die Eier ihre Nährzellen in der Regel abwerfen kurz bevor die Bildung der ersten Spindel erfolgt. Nur in dem letzterwähnten Falle traf ich unter drei Eiern, welche mit Spindeln versehen waren, eines, an dem auch noch die Nährzelle haftete, und diese lag so, dass die Längsachse der Spindel durch sie hindurchging, und die Mitte der Spindel war weiter von ihr als von dem gegenüberliegenden Punkte der Eiperipherie entfernt. Hier lag also die Nährzelle am vegetativen Pole des Eies. Da alles weitere Suchen nach ähnlichen Fällen erfolglos blieb, so kann diese eine Beobachtung natürlich nicht maßgebend sein. Immerhin möchte ich glauben, dass durch die Lage der Nährzelle von vorn herein der vegetative Pol des Eies bestimmt wird.

Da man die Spindeln bei reifen Weibchen sehr häufig antrifft, so ist anzunehmen, dass der Kern verhältnismäßig lange im Stadium der ersten Richtungsspindel verharren kann.

Die Ausstoßung der Richtungskörperchen erfolgt nach der Ablage

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

der Eier, worüber ich im Zusammenhange mit der Embryonalentwicklung sprechen werde.

Historisches und Vergleichendes.

Der Zusammenhang von je zwei Ovarialzellen bei Ophryotrocha ist schon von Claparède und Metschnikoff bemerkt, aber ganz falsch gedeutet worden. Die genannten Forscher sahen darin (a. a. O. p. 186) eine »Vermehrung der Eier durch Zweitheilung«. Man treffe »Zwillingseier, die aus einer durchsichtigen, unreifen und einer grobkörnigen, der Reife herannahenden Hälfte bestehen«. Es ist klar, dass das vermeintliche unreife Ei die Nährzelle ist.

In einem auffallenden Parallelismus zu Ophryotrocha steht die Nährzellenbildung bei Forficula auricularia, wie Korschelt (a. a. O. p. 79) sie schildert: »Die Nährzelle bildet sich aus den im Keimfach gelegenen Zellen hervor, indem deren Kern chromatinreicher wird und sich bald bedeutend vergrößert. Dadurch unterscheidet sich die Nährzelle bald vom Ei, dessen Kern vielmehr an Chromatin verliert und in Folge dessen seine Bläschenform erhält. Hierin scheint sich zugleich der Unterschied in der Funktion beider Kerne auszudrücken. Für die secernirenden Nährzellen ist im Allgemeinen der chromatinreiche, granulirte, für die (Substanz aufnehmenden) Eizellen hingegen der bläschenförmige Kern charakteristisch, kein Zweifel, dass diese Beschaffenheit des Kerns mit der Thätigkeit der Zelle im Zusammenhang steht.« Dies lässt sich beinahe wörtlich auf Ophryotrocha übertragen.

Außer dem Chromatinreichthum haben die Nährzellen von Ophryotrocha das Eigenthümliche, dass die Kernhaut in ihnen vollständig aufgelöst wird, während die Kernsubstanz sich unregelmäßig zerklüftet und in Folge dessen an ihrer Peripherie zackig erscheint. A. Schneider[1] giebt an, dass »bei vielen Species von Hemipteren die Kerne [der Dotterzellen] vielfach ausgebuchtet« seien. »Verzweigte Nährzellenkerne« beschreibt Korschelt (a. a. O. p. 74 f.) bei Forficula auricularia, Vanessa urticae und Bombus terrestris. Auch bei Dytiscus marginalis fand er »die Berandung der Nährzellkerne unregelmäßig und dabei ihre ganze Form zuweilen mehr oder weniger verzerrt«. In diesen Fällen hat Korschelt auch die Auflösung der Kernmembran beobachtet. So erscheint bei Dytiscus die Begrenzung des Kerns »oft undeutlich und nicht bestimmt gegen das Zellplasma abgehoben«. Dasselbe trifft für die Lepidopteren und Hymenopteren zu. »Von einer den Kern begrenzenden Membran kann hier nicht die Rede sein, sondern das Kern-

[1] Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beiträge von A. Schneider. Bd. I. 1885. p. 290.

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

plasma steht in direkter Berührung mit dem Zellplasma und scheint an vielen Stellen in dasselbe überzugehen.«

Mit Recht schließt Korschelt hieraus auf eine secernirende Thätigkeit der Nährzellen, da ganz ähnliche Verhältnisse für die Kerne der verschiedensten Drüsenzellen konstatirt sind. Allgemein erscheint für die sekretproducirende Drüsenzelle die Verzweigung des Kerns und der Chromatinreichthum desselben charakteristisch, womit meist ein völliger Zerfall des Nucleolus Hand in Hand geht. Auch die Kernmembran schwindet zuweilen. Bezüglich der Spinndrüsen der Raupe von Phalera bucephala betont Korschelt (a. a. O. p. 82), »dass nicht der ganze Kern gleich deutlich begrenzt erscheint; Theile desselben sind undeutlich kontourirt und verschwimmen in dem Zellplasma, ähnlich wie ich das von den Kernen der Nährzellen bereits hervorzuheben hatte«.

Bemerkenswerth ist auch die Schilderung, welche K. Heider[1] von den großen im Kopfbruststücke von Lernanthropus gelegenen Drüsenzellen entwirft. »Der ungeheure, große Kern ... zeigt ein ganz ungewöhnliches und auffallendes Verhalten. Die große, gleichmäßig runde Kugel war nämlich nicht aus einem Stück gebaut, sondern in Theilstücke zerlegt; sie war zusammengesetzt aus einer Anzahl von Pyramiden, deren Scheitel mit dem Mittelpunkt des Kernes zusammenfiel. Im optischen Querschnitt zeigte ein solcher Kern dann das Bild einer zierlichen Rosette.« Aus der Abbildung, die Heider in Fig. 46 seiner Arbeit von diesen Zellen gegeben hat, ersieht man ferner, dass die Kerne aus einer dichten Häufung von Chromatinkrümchen bestehen und gänzlich membranlos sind, so dass das Plasma tief in die Zwischenräume der erwähnten Pyramiden hineinragt. Lassen die Angaben von Heider auch Zweifel über die Existenz eines gesonderten Nucleolus, so scheint doch die ganze Bildung des Kerns derjenigen sehr nahe zu kommen, welche für die Nährzellen von Ophryotrocha charakteristisch ist, wenngleich die Chromatinpyramiden hier unregelmäßiger und minder zahlreich sind.

Auch auf diesem Wege kommen wir also zu einer Bestätigung unserer Auffassung der Nährzelle als einer thätig ernährenden. Die Nährzelle von Ophryotrocha hat das mit der Drüsenzelle gemein, dass sie die im Überschuss aufgenommenen Stoffe verarbeitet und in modificirter Form, als Sekret, welches in unserem Falle nur der Eizelle zu Gute kommt, wieder von sich giebt. Es ist die übereinstimmende Funktion, welche hier wie dort einen gleichartigen Bau der Zelle, insbesondere eine gleichartige Bildung des Kernes bedingt hat. —

Ein sehr eigenthümliches Verhalten zeigen die Nährzellen des Rotatorienovariums, von denen wohl anzunehmen ist, dass sie ebenfalls

[1] Die Gattung Lernanthropus. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879. p. 317.

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

aus Keimzellen hervorgehen. Der »Dottersack« der meisten Räderthiere, mit Ausnahme der Tubicolarinaeen, Philodinaeen und Pterodina, besteht nach Tessin[1] aus einem konstant achtkernigen Syncytium, welches in sich keine Spur von Zellgrenzen erkennen lässt. Die Kerne sind rund und mit einer deutlichen Membran versehen, zuweilen aber, so bei Eosphora, von amöboider Form. Jeder besitzt einen mächtigen, fast die ganze Kernhöhle erfüllenden Nucleolus. Dieser Zellsack, welcher »in engster Beziehung zu der Eibildung steht und desshalb als eine Art Nahrungsmaterial aufzufassen ist«, behält nun, »so lange Eier erzeugt werden, immer dasselbe Volumen« und erst im Spätherbst, wenn die Eibildung aufhört, findet eine Reduktion seines Plasmakörpers statt.

Daraus scheint mir zu folgen, dass die Funktion des Dottersackes der Räderthiere eine ganz ähnliche ist wie die der Nährzellen von Ophryotrocha. Während aber hier und in den sonst bekannten Fällen von Nährzellenbildung der Beruf der Nährzelle mit der Aufzucht des einzelnen Eies ein Ende nimmt, hat sich der Dottersack der Rotatorien als ein persistirendes Ernährungsorgan im Ovarium konstituirt. Er bereitet die Nahrung nicht nur für das einzelne, sondern für alle Eier. Es findet daher keine Resorption der Nährzellen selbst statt, oder sie beginnt doch erst am Ende der Fortpflanzungsperiode, bei den letzten Eiern, die producirt werden: ein Fall, der sehr geeignet ist, die Aktivität der Nährzellen in ein helles Licht zu rücken. —

Um endlich noch die Frage nach dem ursprünglichen Werth der Nährzelle zu berühren, so hat A. Schneider (a. a. O. p. 269) behauptet, dass bei den Insekten »dieselben Zellen, welche in der Eiröhre Dotterzellen darstellen, in der Hodenröhre zu Hodenfollikeln werden«. Bei Chironomus will er »die Gleichheit der Dotterzellen der Weibchen mit den Spermatoblasten der Männchen erkannt« haben. Bald darauf, und wie es scheint unabhängig von Schneider, kam Ludw. Will[2] zu derselben Auffassung. Die Epithelzellen einschließlich der Nährzellen, denen Will jede Bedeutung für die Dotterbildung abspricht, »sind ihrer ganzen Entstehung nach höchst wahrscheinlich als Homologa derjenigen Gebilde aufzufassen, welche im nämlichen (? männlichen) Geschlechte in ganz ähnlicher Weise dem männlichen Urei entstammen, hier aber nicht atrophiren, sondern zur Bildung der männlichen Geschlechtsstoffe hinführen. Ihr Bestehen im weiblichen Geschlechte neben dem sich

[1] Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886. p. 275 ff.

[2] Die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus L. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886. p. 365.

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

entwickelnden Follikelei ist aber desshalb von so hoher Bedeutung, weil es auf einen ehemaligen zwitterigen Zustand des Primordialeies hinweist, der bei unseren Käfern sich noch ziemlich ausgeprägt bewahrt hat«.

Diese Auffassung lag um so näher, als bereits Sedgwick-Minot[1] die Vermuthung geäußert hatte, dass gewisse sterile Zellen, die bei der Samenbildung mancher Insekten auftreten, die weiblichen Elemente der hermaphroditischen Urkeimzellen darstellen möchten und dass sie vielleicht den Richtungskörperchen als den männlichen Elementen des unbefruchteten Eies zu vergleichen wären. Da nun Will die Nährzellen aus den Primordialeiern ableitete, indem von den Kernen derselben sich einzelne Stücke abspalten und mit einem Theile des Plasmas aus der Mutterzelle hervorknospen sollten, so schien sich hier eine noch viel zwingendere Parallele zu ergeben als die mit den Richtungskörperchen. Nach meinen Beobachtungen bin ich jedoch nicht in der Lage, diese Auffassung für Ophryotrocha bestätigen zu können, wie denn die Befunde Will's auch für die Insekten von anderen Forschern bestritten sind. Ich habe nichts einer Knospung Ähnliches an den Keimzellen wahrgenommen. Mir scheinen die Nährzellen durch allmähliche Differenzirung aus dem indifferenten Keimzellenmaterial der Ovarien hervorzugehen, dessen Konstituenten von Hause aus alle die gleiche Fähigkeit haben und nur in Folge ihrer verschiedenen Lage einestheils zu Nährzellen, anderentheils zu Eizellen werden. In dieser Beziehung würde also für Ophryotrocha dasselbe Verhältnis vorliegen, welches Korschelt[2] im Gegensatze zu Will für die Insekten konstatirt hat: »Die Nährzellen entstehen in gewissen Fällen auf die nämliche Weise und zu gleicher Zeit wie die Keimzellen und sind dann als Keimzellen zu betrachten, welche allmählich die Funktion der Eibildung aufgegeben und dafür diejenige der Produktion von Nährsubstanz angenommen haben.« Übrigens werden auch jene »weiblichen Kerne« des Insektenhodens von Gilson[3], der früher der Ansicht Minot's gehuldigt hatte, jetzt nur als Nährzellenkerne (noyau de la cellule nourricière, noyau nourricier) oder noch unverfänglicher als Begleitkerne (noyau-satellite) bezeichnet.

In einigen Fällen, so bei Piscicola und Pontobdella[4], ist es jedoch

[1] Journal de Micrographie. T. V. 1881. p. 76. Citirt nach G. Gilson, Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes, in La cellule (Carnoy). T. IV. fasc. 1. p. 38.

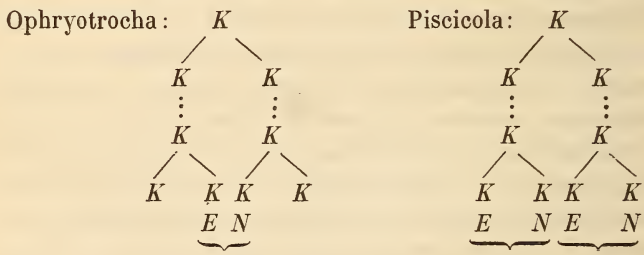
[2] Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886. p. 710.

[3] a. a. O. La cellule (Carnoy). T. IV. fasc. 1. p. 42.

[4] Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica. Diese Zeitschr. Bd. I.

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

nicht zweifelhaft, dass das Ei und die zugehörigen Nährzellen aus einer einzigen Mutterzelle ihre Entstehung nehmen, nicht vermöge eines Knospungsprocesses, sondern durch einfache Zelltheilung. Die Mutterzelle repräsentirt hier in der That ein »Primordialei«, in so fern sie alle Elemente in sich vereinigt, die zur Bildung des definitiven Eies nöthig sind. Ich kann die Möglichkeit, dass ein Gleiches bei Ophryotrocha stattfindet, nicht unbedingt leugnen, aber ich glaube nicht, dass dies die Regel ist. Immerhin halte ich den Unterschied, so bedeutend er auf den ersten Blick zu sein scheint, für einen sehr geringfügigen und oberflächlichen. Wenn bei Piscicola durch Theilung einer Keimzelle eine größere Zahl von unter sich gleichen Tochterzellen hervorgeht, die sich ihrerseits in das Ei und die Nährzellen differenziren, so ist das im Grunde dasselbe, als wenn die Keimzellen des Ovariums sich vermehren und nun einestheils zu Nährzellen, anderentheils zu Eizellen werden. In beiden Fällen wird eine Anzahl von gleichberechtigten Keimzellen geschaffen, innerhalb deren die Differenzirung sich sekundär geltend macht, nur dass in dem einen Falle Ei- und Nährzellen in einer früheren, in dem anderen in einer späteren Generation mit einander verbunden sind. Bezeichnen wir die indifferenten Keimzellen mit *K*, Ei- und Nährzellen mit *E* und *N*, so würde sich das Verhältnis in folgender Weise schematisch veranschaulichen lassen.



Von beiden Fällen wäre der erste als der ursprünglichere zu betrachten. Die Verbindung von Ei- und Nährzellen ist hier noch einigermaßen willkürlich, während sie im zweiten Falle durch die Descendenz in bestimmter Weise geregelt ist. Bei Piscicola werden die Nährzellen jedem Ei durch die Entwicklung zugetheilt, statt dass, wie bei Ophryotrocha, das Ei sie sich suchen muss. Bei Ophryotrocha findet gewissermaßen noch ein Kampf um die Nährzellen statt, der bei Piscicola einem

1849. p. 122 ff. u. Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb., Anat. Abth. Bd. III. 1889. p. 291 ff. — Ludwig, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874. p. 63 ff.

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

legitimen Wechselverhältnis gewichen ist, indem hier die nächstverwandten Zellindividuen sich zu gemeinsamer Arbeit verbanden: Ähnlich wie bei den polymorphen Thierstöcken der Siphonophoren die funktionelle Differenzirung der Individuen nicht mehr zufällig oder von äußeren Umständen abhängig ist, sondern in strenger Gesetzmäßigkeit innerhalb einzelner Knospengruppen sich äußert.

Die Spermatozoen

bilden sich bei den Männchen an denselben Punkten, wo im weiblichen Geschlechte die Eier ihre Entstehung nehmen. Sie gehen ebenfalls aus der mesodermalen Auskleidung der Leibeshöhle hervor, und die männlichen Genitalzellen gleichen ursprünglich vollkommen den weiblichen. Wie diese besitzen sie einen verhältnismäßig großen, von körnigem Chromatin erfüllten Kern ohne Nucleolus und ein mäßig färbbares Protoplasma, dessen Begrenzung von Zelle zu Zelle nicht deutlich erkennbar ist (Taf. X, Fig. 16 *a*).

Diese Zellen sind aber nicht einfache Epithelzellen, welche sich an einer bestimmten Stelle zu Geschlechtszellen umgewandelt haben, sondern sie stammen direkt von den indifferenten Mesodermzellen her, welche in der Vegetationszone des letzten Segmentes gelegen sind. Dort beobachtet man in der Medianlinie unterhalb des Darmes und oberhalb des Bauchmarkes eine Doppelreihe von Zellen, welche ganz das Ansehen der primitiven Keimzellen haben und sich durch ihre Größe und Form sehr deutlich von den abgeplatteten Epithelzellen der Leibeshöhle unterscheiden. Diese Zellen setzen sich kontinuirlich nach vorn fort und lassen sich günstigenfalls bis etwa in das viertletzte Segment verfolgen. In Fig. 15 ist eine solche Zellreihe im Längsschnitt wiedergegeben. An der Rückwand der Septen häufen die Zellen sich (Fig. 15 h^1, h^2, h^3) und treten ballenförmig nach beiden Seiten hervor, wodurch sie die paarige Genitalanlage des betreffenden Segmentes begründen. Schon im letzten Segmente ist in Fig. 15 bei h^1 die Hodenanschwellung sichtbar und auf den seitwärts geführten Schnitten erschien sie noch deutlicher. Da sich vom letzten Segmente beständig neue Leibesringe nach vorn zu abgliedern, so entfernt sich die zeitweilig letzte Genitalanlage (Fig. 15 h^1) immer weiter vom Hinterende und kommt in das vorletzte (h^2), das drittletzte Segment (h^3) zu liegen und so fort. Gleichzeitig aber bilden sich an den hinter der letzten Anschwellung gelegenen Zellen (*H*), wie an einem Keimstock neue Genitalknoten, und auf diese Weise vermehrt sich die Zahl der letzteren in demselben Maße, als die Zahl der Segmente wächst. Die ältesten und reifsten Genitalzellgruppen liegen daher dem Kopfende am

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

nächsten, ihnen folgen nach rückwärts in allmählicher Abstufung die jüngeren.

Je weiter eine Genitalzellgruppe im Lauf der Entwicklung nach vorn rückt, um so mehr schwindet der äußere Zusammenhang zwischen ihr und den dahinter gelegenen Zellgruppen, indem die strangförmige Verbindung zwischen ihnen sich auflöst. So war es z. B. in dem in Fig. 15 dargestellten Falle im viertletzten Segmente geschehen, wo nur noch einzelne größere Zellen von der Verbindung Zeugnis ablegten, die ehemals zwischen der Hodenanlage dieses Segmentes und der des drittletzten gerade so bestanden hatte, wie noch jetzt zwischen der Hodenanlage des drittletzten und der des vorletzten Segmentes (Fig. 15 h^3 und h^2). Es scheint, dass die Auflösung der verbindenden Zellstränge dadurch erfolgt, dass dieselben sich an der Bildung der übrigen Mesodermprodukte der Leibeshöhle betheiligen und insbesondere in die epitheliale Bekleidung des Darmes übergehen, so dass dann die im letzten Segmente gelegenen Zellen (Fig. 15 *H*) nicht nur als Urkeimzellen, sondern noch allgemeiner als Urmesodermzellen zu betrachten wären.

Es kann nicht zweifelhaft sein, dass ganz dasselbe Verhältnis auch für die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane zutrifft. Ich erwähne den Vorgang lediglich desshalb an dieser Stelle, weil ich ihn bei einem männlichen Thiere am deutlichsten beobachtet habe.

Ich wende mich nun zur Schilderung der weiteren Veränderungen, welche die in die Hodenanlage eingetretenen Keimzellen erleiden. Meine Angaben beziehen sich in erster Linie auf Thiere, die mit Sublimat konservirt und in alkoholischem Karmin gefärbt waren.

Die den Septen zunächst liegenden Hodenzellen (Fig. 16 *a*) sind schon oben beschrieben worden. Da in ihnen niemals karyokinetische Figuren zu bemerken sind, so kann ihre Vermehrung nur durch direkte Kerntheilung erfolgen, was ja auch für die weiblichen Keimzellen erwähnt wurde.

Etwas abseits von ihrer Ursprungsstelle verändern sich diese Zellen ziemlich plötzlich (Fig. 16 *b*). Der Kern scheint sich zusammengezogen zu haben, er ist viel dunkler und dichter als vorher, dabei nicht homogen, sondern körnig, doch so, dass die Körner sich nur sehr wenig von der Zwischensubstanz unterscheiden. Das Plasma hat seine Färbbarkeit eingebüßt, es erscheint ganz klar. Die Zellen sind kleiner geworden und durch deutliche Grenzen von einander geschieden. Eine Vermehrung der Zellen durch Theilung dürfte auf diesem Stadium nicht stattfinden.

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

Nun folgt abermals eine Ausdehnung der Zellen (Fig. 16 *c*). Der Kern zerfällt wieder in eine große Anzahl von Chromatinbrocken, die durch eine helle Substanz geschieden sind. Diese Brocken sind aber nicht einfache Körnchen, wie in den jüngsten Keimzellen (*a*), sondern sie sind mehr stäbchenförmig und gröber, auch liegen sie weniger dicht bei einander. Durch ihre Anordnung erwecken sie oft den Eindruck, als ob der ganze Kern aus einem zusammenhängenden Fadenwerk bestände, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Das Plasma hat gegenüber dem vorhergehenden Stadium etwas an Färbbarkeit gewonnen, aber nicht so viel, dass es in dieser Beziehung dem ursprünglichen Stadium (*a*) gleich käme. Die Zellen sind jetzt größer als in beiden vorhergehenden Stadien.

In diesem Zustande, manchmal jedoch schon früher (Fig. 18), erfolgt ihre Loslösung vom Hoden. Die verschiedenen Zellformen, die ich außer den eben beschriebenen frei in der Leibeshöhle antraf, sind in Fig. 19—24 wiedergegeben. Ich vermag nicht von allen zu sagen, in welcher Reihenfolge sie aus einander hervorgehen. Aus ihrem gelegentlichen Zusammenhange war jedoch zu ersehen, dass in den Zellen mit fadenförmigem Chromatin das letztere sich allmählich zu peripheren Klümpchen ansammelt, die unter einander strahlenförmig verbunden sind (Fig. 19; 20 *a*, *b*). Seltener ist eine netzartige Verbindung der Chromatinkugeln (Fig. 20 a^1). Vermuthlich entstehen nun durch Isolation der einzelnen Körnchen die vielkernigen Zellen (Fig. 21). Ob die Zellen der Fig. 20 sämmtlich als Parallelbildungen zu betrachten sind, oder ob sie zum Theil einer weiteren Differenzirung ihren Ursprung verdanken, weiß ich nicht. Ein Unterschied zeigt sich in so fern, als in einigen von ihnen (*b*) die Chromatinsterne kräftiger entwickelt sind als in anderen, wie denn auch die durch Trennung der Sternstrahlen entstandenen Theilkerne bald kleiner, bald größer sind (Fig. 21 *a*, *b*). Jedenfalls klüftet sich in den vielkernigen Zellen das Plasma im Sinne der Einzelkerne, und so entstehen zuletzt die Spermatiden. Als die Endprodukte der ganzen Entwicklung stellen sich jene kleinen, sehr färbbaren und in ungefärbtem Zustande stark lichtbrechenden Kügelchen der Fig. 24 dar, welche bei einer Größe von 0,0016 mm Kern und Plasma nicht mehr unterscheiden lassen. Sie erfüllen die Leibeshöhle zu vielen Tausenden, und ich glaube in ihnen die eigentlichen Samenkörper erblicken zu müssen. Außerdem beobachtet man Zellen von gleicher Größe, die einen dunklen Punkt und eine ungefähr halbkugelige chromatische Membranverdickung aufweisen (Fig. 23). Geschwänzte Spermatozoen fand ich in konservirten Thieren nicht. Im Leben tritt an den rundlichen Samenzellen ein kleines helles Spitzchen

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

hervor, von dem ein sehr feiner Faden auszugehen scheint, den ich aber auch hier nur andeutungsweise erkennen konnte.

Ein typisches Polyplastenstadium, wie es unter den Anneliden zuerst vom Regenwurm beschrieben wurde[1], habe ich bei Ophryotrocha nicht nachweisen können. Am ehesten möchte ihm das Stadium der vielkernigen Spermatocyten (Fig. 21) zu vergleichen sein.

So weit meine Beobachtung reicht, beruht die Vermehrung der Keimzellen überall auf direkter Kerntheilung. Obwohl dieses zunächst befremdlich erscheint, so ist doch zu berücksichtigen, dass eine genaue Halbirung der chromatischen Substanz, wie sie durch die Karyokinese gewährleistet wird, für die Bildung der Samenzelle nicht erforderlich ist, da es sich hier nur darum handelt, die Keimzelle zu Gunsten einer ungeheuren Vermehrung auf dasjenige Minimum ihres Volumens zu reduciren, bei welchem die specifische Energie der Keimzelle eben noch gewahrt bleibt. Wenn die Theilung der Keimzelle nur den Zweck hat, bis zur äußersten Grenze der Theilbarkeit vorzudringen, so kann dieser Zweck ebenso wohl auf akinetischem wie auf kinetischem Wege erreicht werden, ja der erstere Weg würde in diesem Falle der kürzere sein. Da ferner die chromatische Substanz nicht in einem besonderen Nucleolus koncentrirt, sondern in viele kleine Körnchen oder Stäbchen zersprengt ist, so befinden die Zellen sich gleichsam in einer fortwährenden Theilungsbereitschaft, und die Auslösung der einzelnen Chromosomen wird überflüssig. Andererseits kommt in Betracht, dass die Kerne der männlichen Keimzellen bei Ophryotrocha membranlos sind. Die chromatische Substanz liegt frei im Plasma. Die bei jeder kinetischen Theilung stattfindende Auflösung der achromatischen Substanz des Kerns im Zellplasma, welche eine periodische Regeneration beider Theile zur Folge hat, ist also einem beständigen direkten Wechselverkehr, einer beständigen Regeneration gewichen. Auch dieses Moment, welches zu Gunsten der Karyokinese sprechen könnte, fällt demnach fort. Der kinetische Gesammtzustand der Zellen hat die charakteristischen Wirkungen der kinetischen Theilungsform vorweggenommen und dadurch die letztere gegenstandslos gemacht. Wir dürfen behaupten, dass die direkte Kerntheilung hier morphologisch und physiologisch dasselbe leistet wie die kinetische, da ohnehin beide nur als Modifikationen eines und desselben Vorganges zu betrachten sind[2].

Neben rein männlichen und rein weiblichen Thieren habe ich in

[1] Bloomfield, On the development of the spermatozoa (Lumbricus). Quart. Journ. micr. sc. Vol. XX. 1880. p. 79 ff.

[2] Vgl. darüber Carnoy, La Cellule. I. p. 395 ff.

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

einem Falle auch eine Zwitterbildung beobachtet. Ein Theil der in den vordersten, also ältesten Segmenten gelegenen Keimzellen hatte die Entwicklung zu Samenzellen durchgemacht, während die Hauptmasse der Genitalanlage Ei- und Nährzellen geliefert hatte.

An dieser Stelle will ich noch Einiges über

die Regeneration

von Ophryotrocha mittheilen, weil es nicht nur auf die Entwicklung im Allgemeinen, sondern speciell auf die Bildung der Geschlechtsprodukte Bezug hat.

Nachdem ich erkannt hatte, dass die Geschlechtszellen gleich den Keimblättern selbst in der Vegetationszone des letzten Segmentes ihr eigenes Stammgewebe besitzen, war es mir interessant zu erfahren, wie sie sich im Falle einer Regeneration des letzten Segmentes verhalten würden. Ein Thier, dem das letzte Segment fehlt, ist gleichsam des Herdes beraubt, an dem die Keimzellen normalerweise gebildet werden. Es entstand die Frage, ob auch die Keimzellen fähig sind, durch Regeneration ein neues Stammgewebe zu liefern, wie es ja voraussichtlich für die übrigen Gewebe zutraf.

Leider begann ich diesen Dingen meine Aufmerksamkeit erst zuzuwenden, als ich schon sehr mit Materialmangel zu kämpfen hatte. Ich kann daher nur über einzelne Versuche berichten, die aber genau kontrollirt wurden. Ophryotrocha besitzt nicht das Vermögen, sich selbständig durch Theilung zu vermehren, und ich hatte nicht gedacht, in ihr ein dankbares Objekt für das Studium der Regeneration zu finden.

Ich will nun, was mir an meinen Versuchen von Interesse zu sein scheint, der Reihe nach mittheilen.

I. Ein großes, von legereifen Eiern erfülltes Weibchen mit 35 parapodientragenden Segmenten wurde am 9. Juli durch einen Querschnitt halbirt. Das Kopfstück besaß 13, das Schwanzstück 22 parapodientragende Segmente. Letzteres wurde zerzupft und zur Untersuchung der Eier verwendet; das Kopfstück wurde isolirt und zum Studium der Regeneration aufbewahrt.

Am 12. Juli war die erste Anlage eines regenerirten Aftersegmentes hervorgetreten (Taf. XI, Fig. 29 I), das am 13. Juli schon bedeutend gewachsen war (Fig. 29 II) und am 16. Juli ein parapodientragendes Segment und drei andere, parapodienlose abgeschnürt hatte (Fig. 29 III).

Am 20. Juli waren im Ganzen drei parapodientragende und drei parapodienlose Segmente regenerirt, die sich von den älteren Segmenten nicht nur äußerlich abhoben, sondern auch durch ihre Farblosigkeit von ihnen unterschieden (Fig. 29 IV).

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

Am 26. Juli waren sechs, am 30. Juli sieben parapodientragende Segmente regenerirt. An diesem Tage, also gerade drei Wochen nach Vollzug der Verstümmelung, wurde das Thier mit erwärmtem Sublimat konservirt und später in Schnitte zerlegt.

Die Schnitte hatten den Zweck, über das Verhalten der Keimzellen in den regenerirten Segmenten Aufschluss zu geben. Ich fand keine Spur von Genitalanlagen in diesen Segmenten, auch im Aftersegmente waren keine Keimzellen zu erkennen. Daraus ergiebt sich, dass die Keimzellen den übrigen Geweben in Bezug auf die Regeneration jedenfalls nicht gleich stehen. Ob eine Neubildung derselben auch in Zukunft ausgeschlossen gewesen wäre, oder ob das mesodermale Epithel der Leibeshöhle dennoch die Fähigkeit besitzt, unter besonderen Umständen sich zu Keimzellen zu entwickeln, das möchte ich hiernach noch nicht für entschieden halten.

Ein anderer Umstand fesselte nun sogleich meine Aufmerksamkeit. Es war mir bereits am lebenden Thiere aufgefallen, dass die Eier allmählich undeutlich wurden und endlich ganz zu verschwinden schienen. Das Thier wurde kleiner und schmächtiger, und ich führte diesen Umstand auf den Mangel an Nahrung zurück bei den hohen Ansprüchen, welche die Regeneration an die Leistungsfähigkeit der Gewebe stellte. Die Schnitte zeigten mir nun, dass das Thier sein Geschlecht geändert hatte. Die reifen Eier, die zum Theil noch deutlich erkennbar waren, waren resorbirt worden, und die indifferenten Keimzellen hatten die Entwicklung zu Samenkörpern eingeschlagen, welche überall in der Leibeshöhle zu finden waren. So unglaublich mir dieses im ersten Augenblick vorkam, so war doch kein Zweifel an der Thatsächlichkeit des Verhältnisses möglich. In Fig. 17 auf Taf. X ist ein Schnitt durch eine Genitalanlage der vorderen Segmente abgebildet. Er ist in so fern besonders instruktiv, als er einige noch nicht rückgebildete weibliche Keimzellen in unmittelbarer Verbindung mit den männlichen zeigt. Bei *n* sieht man zwei Nährzellen, bei *o* die dazu gehörigen Eizellen. Die Grenze zwischen den weiblichen und den männlichen Zellen entspricht offenbar derjenigen, wo sich zur Zeit, als die Änderung des Geschlechts eintrat, die indifferenten Keimzellen von den schon differenzirten schieden. Die letzteren verfolgten den bereits eingeschlagenen Weg so weit als möglich, während die anderen sich zu männlichen Keimzellen umzubilden begannen. Dieser Fall zeigt auf das deutlichste, dass die geschlechtliche Indifferenz der jüngsten Keimzellen eines jeden Segmentes eine absolute ist, und dass die Entwicklungsrichtung der Keimzellen durch äußere Umstände bestimmt werden kann. Dass diese Umstände hier nur in den ungünstigen Lebensver-

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

hältnissen zu suchen sind, scheint mir unzweifelhaft, zumal es im Einklang steht mit der Thatsache, dass bei Insekten, die sich unter normalen Verhältnissen parthenogenetisch fortpflanzen, durch Nahrungsentziehung und Herabsetzung der Temperatur, also ebenfalls durch Verschlechterung der Lebensbedingungen, das Auftreten von Männchen willkürlich bewirkt werden kann[1].

Übrigens erscheint nun der oben erwähnte Fall von Zwitterbildung, den ich viel früher beobachtet hatte, in etwas anderem Lichte. Vielleicht ist er ein Gegenstück zu dem hier besprochenen. Ein Theil der vordersten Genitalanlagen war dort zu männlichen Keimzellen umgewandelt, während das Thier im Übrigen weiblich war. Es könnte sein, dass dieses Verhältnis dadurch herbeigeführt war, dass ein ursprünglich männliches Individuum zu einem weiblichen wurde, und dass es zu der Zeit, wo die männlichen Zellen schon fast verbraucht waren, der Untersuchung zum Opfer fiel.

II. Einem großen Weibchen war am 9. Juli ein Parapodium der mittleren Segmente abgeschnitten worden. Bis zum 28. Juli, wo das Thier konservirt wurde, war keine Spur einer Regeneration sichtbar geworden.

III. Am 1. August wurde ein großes, mit Eiern gefülltes Weibchen durch einen schräg geführten Querschnitt halbirt, so dass nicht nur die Individualität des Thieres, sondern auch zum Theil die der Segmente aufgelöst war.

Das schwanzlose Kopfstück behielt 16 vollständige und 2 unvollständige parapodientragende Segmente. An letzteren fehlte die linke Seite (Taf. XI, Fig. 30 I).

Am 2. August war das letzte Halbsegment (Fig. 30 II, *SII*) stark geschrumpft und offenbar in Folge der Kontraktion des Wundrandes schräg nach links und nach hinten gerichtet.

Am 5. August waren die ersten Spuren eines neuen Endsegmentes sichtbar geworden, und zwar in Form der beiden paarigen Cirren (Fig. 30 III, *ci*). Dieselben waren an der Wundfläche des letzten Halbsegmentes hervorgekommen und unter ihnen war der rechte Cirrus bei Weitem der größere. Die Regeneration hatte also an dem am weitesten nach hinten gelegenen Punkte der Schnittfläche begonnen, und war von da nach oben zu vorgedrungen.

Am 8. August war das Endsegment vollständig entwickelt (Fig. 30 IV).

[1] Es sei hier des Ausspruches von Gustav Jaeger gedacht, dass »die Differenzirungsursache für die Samenzellen, im Gegensatze zu der mästenden, trägmachenden für die Eizellen, eine aushungernde, lebhaftmachende« zu nennen sei (Zool. Briefe, Wien 1876, p. 269).

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

Links über demselben war die Anlage eines Fußstummels aufgetreten, der augenscheinlich dem ersten Halbsegment angehörte.

Am 10. August war zwischen dem regenerirten Parapodium des ersten Halbsegmentes und dem Aftersegmente eine dem zweiten Halbsegmente zugehörige Wölbung kenntlich geworden (Fig. 30 V, 2), der am 12. August ein Parapodium entsprossen war (Fig. 30 VI, *par*[2]).

Ihr war am 14. August eine weitere Parapodienanlage gefolgt (Fig. 30 VII, *par*[3]), so dass das zweite Halbsegment auf der linken Seite nun scheinbar mit zwei Parapodien versehen war. Das rechte (ursprüngliche) Parapodium des zweiten Halbsegmentes war während dieser ganzen Zeit nicht gewachsen, sondern war im Gegentheil etwas kleiner geworden, offenbar in Folge von Resorptionsvorgängen, die sich in seinem Inneren zu Gunsten des morphologischen Gleichgewichtes vollzogen hatten.

Bisher hatte das Endsegment eine starke Exkursion nach links gezeigt, die sich aber im Lauf der Entwicklung allmählich verringert hatte. Am 18. August war dieselbe nahezu völlig beseitigt. Jetzt erst hatte auch rechts, unterhalb des zweiten Halbsegmentes und über dem Endsegmente eine Neubildung stattgefunden (Fig. 30 VIII, *SIII*). Es war dies der zum letzten Parapodium der linken Seite (Fig. 30 VII, VIII, *par*[3]) gehörige Segmentring, der sich deutlich von den Nachbarsegmenten abzeichnete, aber noch durch den Mangel des rechten Parapodiums die Asymmetrie seiner Entstehung erkennen ließ. Für die Entwicklung der folgenden Segmente war damit ungefähr wieder die alte Bahn geschaffen.

Aus diesen Thatsachen ergiebt sich:

1) Dass die Regeneration an derjenigen Stelle der Wundfläche beginnt, welche dem Schwanzende am nächsten liegt (s. 5. August). Von da schreitet sie centripetal aufwärts. Es ist das die natürliche Folge des normalen Entwicklungsganges. Die Vegetationszone des Aftersegmentes ist der Ort, wo beim unverletzten Thiere die neuen Segmente gebildet werden. Je weiter die Zellen von hier aus nach vorn rücken, um so mehr erschöpft sich ihre organbildende Kraft und um so geringer wird ihre Regenerationsfähigkeit. Der Wiederersatz eines verlorenen Körpertheils wird also von den hintersten als den relativ jüngsten Zellen zuerst bewirkt werden, und successive werden sich dann die weiter nach vorn gelegenen daran betheiligen.

2) Auf diese Weise wird am Hinterende des Thieres als erstes Erzeugnis der Regeneration ein neues Aftersegment mit einer neuen Vegetationszone geschaffen (s. 8. August).

3) Die übrigen Defekte werden nun in derselben Weise ersetzt,

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

wie im normalen Entwicklungsgange, d. h. centrifugal, indem durch die Thätigkeit der neugebildeten Vegetationszone zuerst das vordere (ältere), dann das hintere (jüngere) Segment vervollständigt wird (s. 8. bis 12. August).

4) Die Thätigkeit der Vegetationszone richtet sich nach der Seite des größten Bedarfs, indem sie auch bei der Bildung der neuen Segmente darauf bedacht ist, das morphologische Gleichgewicht des Körpers wieder herzustellen. In Folge dessen ist die Segmentbildung eine asymmetrische, sie beginnt an derjenigen Stelle, wo der Defekt am fühlbarsten ist (Fig. 30 VII, *par*[3]), um mit dem entgegengesetzten Punkte (Fig. 30 VIII, *SIII*) abzuschließen (s. 14. bis 18. August). —

Das kopflose Schwanzstück besaß 17 vollständige parapodientragende Segmente und 2 unvollständige, an denen die rechte Seite fehlte (Fig. 31 I).

Das erste Halbsegment (*SI*) wurde gänzlich zurückgebildet. Am zweiten Halbsegmente war am 10. August die Anlage eines rechten Parapodiums zu Tage getreten, die sich indessen nicht weiter entwickelte, sondern bis auf die Borsten atrophirte. Am 18. August (Fig. 31 II) war das ursprüngliche Parapodium des zweiten Halbsegmentes und das rechte Parapodium des ersten vollständigen Segmentes in Folge allmählicher Atrophie geschwunden. Bis zum 21. August, wo ich die Beobachtung abbrechen musste, waren keine weiteren Veränderungen eingetreten. Die Eier im vorderen Theil des Körpers waren gelb und geschrumpft, wurden aber nicht resorbirt, sondern durch die Segmentalporen ausgeworfen. Die Vegetationszone des Aftersegmentes hatte ihre Thätigkeit vollständig eingestellt, während der ganzen Zeit war kein neues Segment gebildet worden. Die Bewegungen des Thieres waren unbehilflich und in so fern zwecklos, als sie keine Lokomotion zur Folge hatten. Gleichwohl halte ich das Abwerfen der vordersten Parapodien für einen Versuch zur Regeneration des Kopfes, der vielleicht in anderen Fällen wirklich gelingen könnte.

Die Embryonalentwicklung.

Eine Begattung habe ich nicht konstatiren können, noch auch den Eintritt der Befruchtung selbst. Die Entwicklung der frisch gelegten Eier zu frei beweglichen Larven fand jederzeit statt, zuletzt beobachtete ich sie im Anfang August d. J. Um eine Parthenogenesis behaupten zu können, fehlt es mir an präcisen Versuchen, zumal an solchen, bei denen die Übertragung von Samen mittels des Seewassers ausgeschlossen war.

Die Eier wurden stets an den Glaswänden des Aquariums, und

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

zwar bei Nacht oder früh Morgens abgelegt. Wenn sich die Würmer am Tage mit den Eiern zu schaffen machten, so war es, weil diese ihre Hauptnahrung bildeten. Die Eier liegen in länglich runden Häufchen mehr oder weniger dicht bei einander, eingebettet und umgeben von einer Schleimhülle, die von dem gesammten Ektoderm der Leibeswand abgesondert wird.

Ein und derselbe Wurm gelangt mehrmals hinter einander zur Eiablage. Die Eier reifen periodisch, und der durch die Entleerung frei gewordene Raum wird durch wiederholte Nachschübe alsbald wieder ausgefüllt.

Wenn man ein Thier, das prall mit Eiern gefüllt ist, drückt, oder auch nur beunruhigt, so sieht man bald eine beträchtliche Zahl von Eiern hervorkommen, und zwar auf beiden Seiten des Körpers, zwischen den Parapodien. Die Öffnungen sind einfache Spalten der Leibeswand, keine wirklichen Segmentalröhren, deren Existenz mir nicht hätte verborgen bleiben können. Ich habe weder am lebenden, noch am zerschnittenen Thier irgend eine Andeutung davon gefunden.

Die frisch gelegten Eier beginnen sogleich mit der Ausstoßung der Polzellen, welche als wasserhelle Tröpfchen zum Vorschein kommen. Man findet am animalen Pole des Eies stets zwei solcher Zellen, von denen ich nicht direkt beobachtet habe, ob sie getrennt von einander ihre Entstehung nehmen, oder ob sie durch Theilung einer einzigen gebildet werden. Meist ist in einer von ihnen, oft in beiden der Kern zweigetheilt.

Schon die erste Furche theilt das Ei in zwei sehr ungleiche Abschnitte, welche, durch die Membran des Eies zusammengehalten, einander mit breiter Fläche berühren (Taf. XI, Fig. 32). Die Furchungszellen nehmen alsdann zusammen nicht mehr denselben Raum ein, wie die ursprüngliche Eizelle. Sie füllen die kugelige Membran des Eies nicht vollständig aus, sondern lassen an der Peripherie der Furchungsfläche einen Raum frei, der von Flüssigkeit erfüllt ist und in dem man kleine Körnchen in zitternder Molekularbewegung begriffen sieht. Es geht also die Furchung Hand in Hand mit einer Kontraktion des Eikörpers, und diese wiederum ist mit einem Austritt von Flüssigkeit verbunden. Die Kontraktion beginnt schon während der Bildung der Richtungszellen, indem das Ei sich im Umkreise des animalen Poles von der Eihaut zurückzieht und den Richtungskörper in den so geschaffenen freien Raum niederlegt.

Die erste Theilungsebene geht dicht am animalen Pole vorbei oder durch denselben hindurch. Liegen die Richtungskörper nicht auf der Grenze der beiden Furchungszellen, so haften sie meist an der größeren.

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

Auch die zweite Furche verläuft meridional. Die Theilung erfolgt nahezu gleichzeitig in beiden Zellen, deren Spindeln der ersten Theilungsebene parallel und ungefähr senkrecht zur Polachse stehen, zuweilen aber etwas von dieser Richtung abweichen, so dass sie unter einander divergiren. Erst die dritte Furche verläuft äquatorial, und jetzt erst kann von animalen und vegetativen Zellen die Rede sein, wie auch aus Goette's Darstellung der Entwicklung von Nereis Dumerilii klar hervorgeht[1]. Keinesfalls darf die kleinere der beiden ersten Furchungszellen als »animale Hälfte« bezeichnet werden (s. Claus, Lehrb. d. Zool. 4. Aufl. p. 358, 5. Aufl. p. 410).

Den weiteren Verlauf der Furchung habe ich nicht genau verfolgt, da die Eier klein und wenig durchsichtig sind und neue Ergebnisse kaum zu erwarten standen.

Wenige Tage nach Beginn der Furchung tritt uns das Ei als frei bewegliche Larve entgegen. Da sich die Eihaut ganz allmählich in die Cuticula der Larve umwandelt, so lässt sich kein bestimmter Zeitpunkt als Augenblick der Geburt angeben. Embryonalentwicklung und Larvenzustand gehen unmerklich in einander über.

Das jüngste Thier, an dem ich die Wimperkränze erkennen konnte, ist in Fig. 33 dargestellt. Es ist ungefähr 0,09 mm breit und 0,15 mm lang. Der blass gelbliche Darm schimmert durch die farblose Körperwand, in seinem Inneren liegen noch einige Dotterkugeln. Vom Ektoderm zeichnet sich scharf die feine Cuticula ab. Unterhalb der Leibesmitte ist der Wurm durch eine Ringfurche eingeschnürt, er besteht nur aus zwei Segmenten, einem Kopf- und einem Rumpfsegment. Das Vorderende ist von einer zarten Wimperkappe bedeckt, unterhalb des Mundes verläuft der erste, in der Mitte des Rumpfsegmentes der zweite Wimperkranz. Zu beiden Seiten des Afters, an der Stelle, wo später die paarigen Cirren hervorkommen, sieht man ein Büschel von starren Tasthaaren. Auch an anderen Punkten der Körperoberfläche stehen hier und da vereinzelte Tasthaare.

Das nächste Stadium (Fig. 34) ist dreitheilig: der Rumpf hat sich in zwei Segmente gegliedert. Das präorale Stück des Kopfes ist bedeutend gewachsen, so dass der Mund abwärts gegen die Körpermitte gerückt ist. Von der Wimperkappe, die als solche nicht mehr besteht, hat sich ein besonderer präoraler Wimperreif abgelöst. Ganz am Vorderrande befindet sich eine große Zahl von Spürhaaren, die weniger lang und steif sind als die hinteren und deren Spitzen bewegt werden können. Der postorale Wimperkranz war schon auf dem vorhergehen-

[1] A. Goette, Abhandl. zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1. Heft. 1882. p. 84.

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

den Stadium vorhanden. Außerdem besitzt jedes Rumpfsegment einen Wimperkranz.

In Fig. 35 ist ein neues Rumpfsegment hinzugekommen. Die Kieferzangen sind sichtbar geworden. Oberhalb des ersten hat sich ein zweiter präoraler Wimperkranz gebildet. Die vorderen Fühlhaare sind sehr gewachsen und undeutlich zu zwei Gruppen geordnet, ein nicht gerade typisches Verhalten, das aber auch später zuweilen vorkommt. Von den Fühlern und Augen, sowie von den Parapodien sieht man noch nichts.

Dieses Stadium entspricht ungefähr dem, welches Claparède und Metschnikoff, a. a. O. Taf. XIII, Fig. 2, als das jüngste, das ihnen begegnete, dargestellt haben. Ein Unterschied zeigt sich darin, dass jene Forscher nur einen präoralen Wimperreifen wiedergeben, und dass der unpaare Aftercirrus bei ihnen schon sehr deutlich entwickelt ist, Abweichungen, welche bei einer gewissen Variabilität in der zeitlichen Folge der Organbildung wohl stattfinden mögen.

»Trotz der Fünfzahl der Wimperreifen«, heißt es bei Claparède und Metschnikoff p. 184 mit Beziehung auf dieses Stadium, »betrug die Anzahl der eigentlichen Segmente nur vier, da der vorderste, vor der Mundöffnung gelegene Reifen dem Mundsegment angehörte.« Das nächste von ihnen abgebildete Stadium (a. a. O. Taf. XIII, Fig. 2 *A*, kopirt in Fig. 36) wird als sechsgliedrig bezeichnet. Aber Claparède und Metschnikoff haben dabei übersehen, dass die zwei neuen Glieder nicht in gleichförmiger Weise aus den vorgenannten vier sich entwickelt haben, also nicht beide »vor dem Aftersegment neu hervorgesprosst« sind. Dieser letztere Satz gilt vielmehr nur von dem einen der neuen Segmente, das andere ist eine Bildung besonderer Art. Wie nämlich ein Blick auf unsere Fig. 33—35 lehrt, ist hier der Kopfabschnitt noch ganz ungegliedert, es besteht keine äußere Grenze zwischen dem präoralen und dem postoralen Theil. Gleichwohl sind beide schon deutlich zu unterscheiden, nicht nur in Folge ihrer räumlichen Ausdehnung, sondern auch nach den zugehörigen Wimperkränzen. Halten wir ein erwachsenes Thier (Fig. 25, 26) dagegen, so sehen wir, dass die adoralen Wimperkränze durch eine in Mundhöhe verlaufende Einschnürung von einander getrennt sind, und dass der Kopf offenbar aus zwei Segmenten, einem präoralen (»Kopflappen«) und einem postoralen (»Mundsegment«) besteht. Es ist also unzweifelhaft, dass diese beiden Segmente zuvor enger verbunden waren und gemeinsam das Kopfsegment der Larve bildeten, welches seinerseits dem Kopf einer Trochophora zu vergleichen wäre. Die Gliederung des primären Kopfsegmentes in zwei sekundäre Segmente tritt nun bereits in einem sehr frühen

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

Stadium ein. Sie vollzieht sich nahezu gleichzeitig mit der Bildung des vierten Rumpfsegmentes und ist in Fig. 36 definitiv geworden. Die Sechsgliedrigkeit dieser Larve beruht also nicht nur auf der fortgesetzten Strobilation des Aftersegmentes, sondern zum Theil auf der Segmentirung des Kopfes, und die beiden vorderen Segmente entsprechen nicht den gleichnamigen in Fig. 35, sondern allein dem Kopfsegmente.

Hieraus folgt, wenigstens für Ophryotrocha, dass Viguier (a. a. O. p. 366 ff.) mit Unrecht sich weigert, das postorale Segment dem Kopfe zuzuzählen, da es vielmehr als erstes Rumpfsegment (premier anneau postcephalique, p. 418) zu betrachten sei. Für ihn repräsentirt das präorale Segment, welches die Augen und die Antennen trägt, der »Kopflappen« Grube's, den ganzen Kopf. Viguier nimmt an, dass bei denjenigen Anneliden, bei denen der Mund in der Trennungsfurche zweier Segmente liegt, diese Lage »auf die Atrophie des postoralen Theiles des Kopfsegmentes oder noch häufiger auf seine Verschmelzung mit dem folgenden Segmente« zurückzuführen sei. Der letztere Fall ist für Ophryotrocha absolut ausgeschlossen und nur der erstere wäre denkbar. Aber die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass eine Atrophie des postoralen Kopfabschnittes, die mit dem Verlust eines ganzen Cilienringes verbunden wäre, nicht stattfindet, dass vielmehr dieser Abschnitt durch eine sekundäre Gliederung des Trochophorakopfes der Larve den Werth eines selbständigen Segmentes erhält.

Breslau, September 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Querschnitt durch ein weibliches Thier, das vor Kurzem die reifen Eier abgelegt hatte, Rumpf. *D*, Darmhöhle; *Dr*, Drüsen; *n*, Bauchmark; *ov*, Ovarium; *par*, Parapodium. Vergr. 40.

Fig. 2. Eine der in Fig. 1 mit *Dr* bezeichneten Hautdrüsen stärker vergrößert, aus einem Querschnitt. *ec*, ektodermale, *m*, mesodermale Schicht der Leibeswand; *w*, Wimperzellen; *bl*, Blasenzelle; *mu*, Muskelfaser; *, Nabel der Drüse. Vergr. 330.

Fig. 3. Vorderer Theil eines horizontalen Längsschnittes durch ein weibliches Thier, in der Höhe der Ovarien verlaufend. Die Schnauze war abwärts gekrümmt, daher der dorsale Theil des Kopfes getroffen ist. *I*, *II*, die beiden Segmente des Kopfes; *III—V*, die ersten drei Rumpfsegmente; *D*, ventrale Kante der Darmwand; *n*, Gehirn; *o.F*, obere Fühler; *oc*, Augen; *P*, Pigmentzellen hinter dem Auge; *par*, Parapodien, nur links getroffen; *Pgs*, die zwischen dem II., III. und IV. Segmente

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

gelegenen Pigmentsäcke der Leibeswand; *ph*, Pharynx (Kiefersack); *ov*, Ovarien; die losgelösten Eier sind nur theilweise gezeichnet; *s*, Septen; *w*, Wimperreifen der Segmente, quergeschnitten. Vergr. 70.

Fig. 4. Schnitt durch die Leibeswand, Medianlinie des Rückens. *w*, Zelle des quergeschnittenen Wimperreifens. Vergr. ca. 300.

Fig. 5. Das mit * bezeichnete Ovarium der Fig. 3 stärker vergrößert. *o*, Eizellen; *n*, Nährzellen; *s*, Septum. Vergr. 540.

Fig. 6—12. Vom Ovarium losgelöste Eier nebst den zugehörigen Nährzellen (*n*); nach Schnitten gezeichnet. Vergr. 540.

Fig. 13. Nährzelle (*n*) eines reifen Eies (*o*); Stadium der Fig. 12. Vergr. 540.

Fig. 14. Drei Nucleoli aus Eiern vom Stadium der Fig. 12, mit hellen Bläschen im Inneren. Vergr. 540.

Fig. 15. Annähernd medianer Längsschnitt durch das Hinterende eines männlichen Thieres. *c*, medianer Aftercirrus; h^1, h^2, h^3, Hodenanlagen der drei letzten Segmente; *H*, Urgeschlechtszellen; *s*, Septen; *n*, Bauchmark; *W*, Wulst der Darmwand, welcher die Magenhöhle von der Afterhöhle (*ah*) trennt. Vergr. 330.

Fig. 16. Hoden, aus Sagittalschnitten des Thieres kombinirt. Die mit *c* bezeichneten ältesten Hodenzellen nebst dem angrenzenden Theile der mit *b* bezeichneten jüngeren sind einem mehr seitlich geführten Schnitte entnommen. *D*, Stück der ventralen Darmwand; *s*, Septum; *a*, jüngste, indifferente Keimzellen. Vergr. 540.

Fig. 17. Keimzellenlager eines ehemals weiblichen Thieres, welches zu einem Männchen geworden war (s. Text p. 214), Horizontalschnitt. *Bg*, Region des Bauchgefäßes, Medianlinie; *s*, Septum; *a*, jüngste, indifferente Keimzellen; *b*, *c*, Hodenzellen, zum Theil frei in der Leibeshöhle; *sp*, Spermatiden; *o*, Eizellen, *n*, Nährzellen, als Reste der weiblichen Keimzellen. Vergr. 540.

Fig. 18. Männliche Keimzellen, frei in der Leibeshöhle. *b*, jüngere, *c*, ältere Zellen. Vergr. 540.

Fig. 19. Männliche Keimzellen im Stadium *c* der Fig. 16—18: Spermatocyten; rechts eine Zelle mit sternförmigem Kern. Vergr. 760.

Fig. 20. Spermatocyten, frei in der Leibeshöhle. *a*, *b*, mit sternförmigem, *a'*, mit netzförmigem Kern. Vergr. 800.

Fig. 21. Vielkernige Spermatocyten, vermuthlich aus solchen mit sternförmigem Kern hervorgegangen, frei in der Leibeshöhle. *a*, Zellen mit kleineren, *b*, mit größeren Theilkernen. Vergr. 800.

Fig. 22. Männliche Keimzellen unbekannter Bedeutung, frei in der Leibeshöhle. Vergr. 800.

Fig. 23. Spermatiden. Vergr. 800.

Fig. 24. Spermatozoen, wie sie in Schnittpräparaten erscheinen. Vergr. 800.

Tafel XI.

Fig. 25. Kopftheil eines erwachsenen Thieres, von der Bauchseite gesehen, schwach vergrößert, nach dem Leben. *I*, *II*, die beiden Segmente des Kopfes; *III*, *IV*, die beiden ersten Rumpfsegmente; *O*, Mund; *o.F.*, obere, *u.F.*, untere Fühler; *par*, erstes Parapodienpaar. Der Pfeil im III. Segment bezeichnet die Richtung der Flimmerwelle.

Fig. 26. Kopftheil eines erwachsenen Thieres, vom Rücken gesehen. *fl*, *fl'*, Flimmergruben; *oc*, Augen; sonst wie in Fig. 25.

Fig. 27. Schnitt durch ein Auge, sagittaler Längsschnitt des Thieres. *fl*, Flim-

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

mergrube; *o.F.*, oberer Fühler; *m*, Muskel; *n*, Nerv; *oc*, Krystallkörper des Auges, bestehend aus den drei Zellen α, β, γ; *P*, pigmentführende Zellen hinter dem Krystallkörper. Vergr. 330.

Fig. 28. Aftertheil eines erwachsenen Thieres, vom Rücken gesehen, schwach vergrößert. *c*, medianer Aftercirrus; *ci*, paarige Aftercirren; *W*, ringförmiger Wulst des Darmes, welcher den mit Koth gefüllten verdauenden Theil (*M*) von der Afterhöhle (Proctodäum, *ah*) trennt; *Z*, Zone, in der ein neues Segment gebildet wird.

Fig. 29 I—IV. Vier auf einander folgende Stadien der Regeneration des Hinterendes bei einem quer durchschnittenen Thiere, schwach vergrößert. Fig. II giebt die Ansicht der Unterseite. *c*, unpaarer Aftercirrus; *1—6*, regenerirte Segmente nach der Reihenfolge ihrer Entstehung. S. Text p. 213.

Fig. 30 I—VIII. Acht Stadien der Regeneration des Hinterendes bei schrägem Querschnitt des Thieres. Fig. I unmittelbar nach der Verstümmelung entworfen. *XVI*, letztes nicht verstümmeltes Segment; *SI*, *SII*, die beiden verstümmelten Segmente, par^1, par^2, deren regenerirte Parapodien; par^3, Parapodium des neugebildeten Segmentes *SIII*; *ci*, paarige Cirren des regenerirten Endsegmentes. Im Übrigen s. Text p. 215.

Fig. 31 I—II. Vorderer Theil der hinteren Hälfte eines zerschnittenen Thieres. I, unmittelbar nach der Verstümmelung, II, am Ende der Beobachtung. *SI*, *SII*, die beiden vordersten Segmente, die der rechten Hälfte beraubt sind; par^2, regenerirtes rechtes Parapodium des hinteren Halbsegmentes, bis auf die Borsten atrophirt. S. Text p. 217.

Fig. 32. Ei im Zweizellenstadium, vom animalen Pole gesehen. Die Kernspindeln der Furchungszellen sind nach Schnitten eingezeichnet. *cu*, Membran des Eies; *r*, Richtungskörper; *R*, mit Flüssigkeit erfüllter Raum.

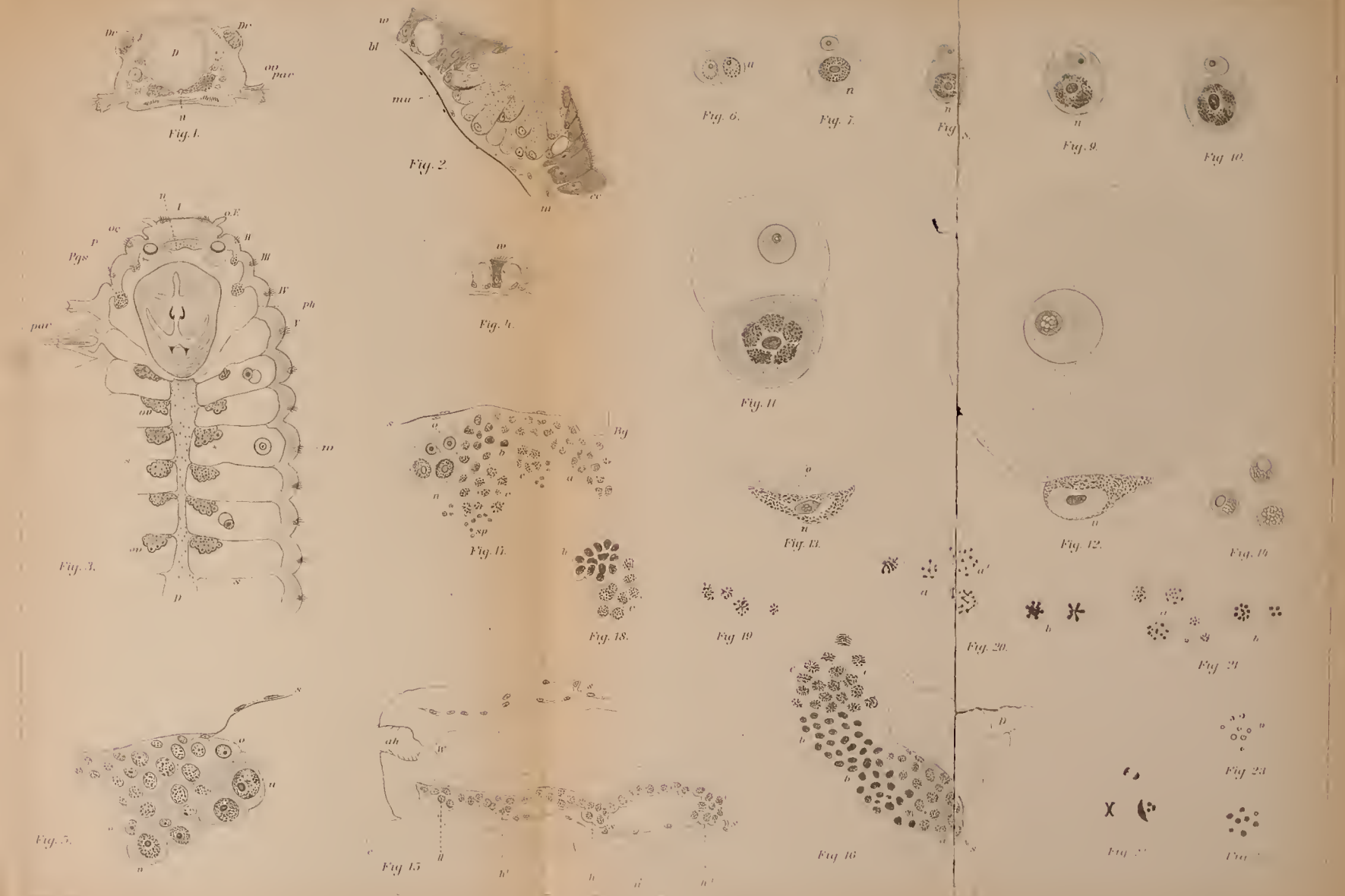
Fig. 33. Ganz junge Larve, von der Bauchseite gesehen, aus dem Kopfe und einem Rumpfsegmente bestehend. *cu*, Cuticula; *D*, Darm; *O*, Mund; *A*, After. Nach dem Leben. Vergr. ca. 200.

Fig. 34. Dessgl., ein wenig älter; zwei Rumpfsegmente.

Fig. 35. Dessgl.; drei Rumpfsegmente, der Wimperkranz des mittelsten (jüngsten) noch nicht sichtbar. *K*, Kieferzangen, zum Munde herausragend.

Fig. 36. Ältere Larve, Kopie nach Claparède und Metschnikoff, diese Zeitschr. Bd. XIX, 1869, Taf. XIII, Fig. 2*A*. »Vergr. 75.« Der Kopf hat sich in zwei Segmente, ein präorales (*I*) und ein postorales (*II*) gegliedert; der Rumpf ist viergliederig. *K*, Kieferzangen.

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



Wilh. Engelmann

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

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

Fig. 25.

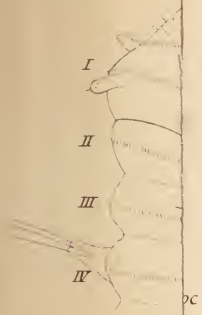


Fig. 32.

Fig. 34.

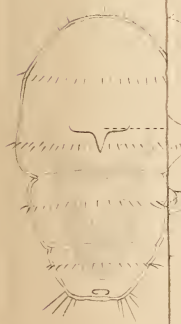


Fig. 31, I.

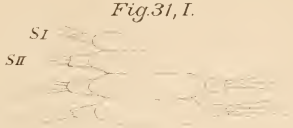


Fig. 31, II.

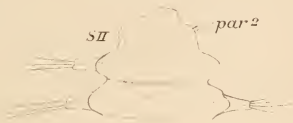


Fig. 29, IV.

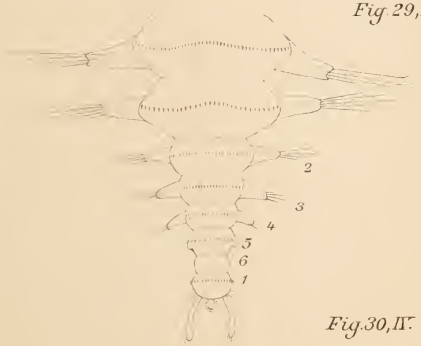


Fig. 30, III.

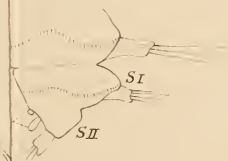


Fig. 30, IV.

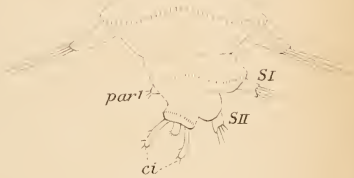
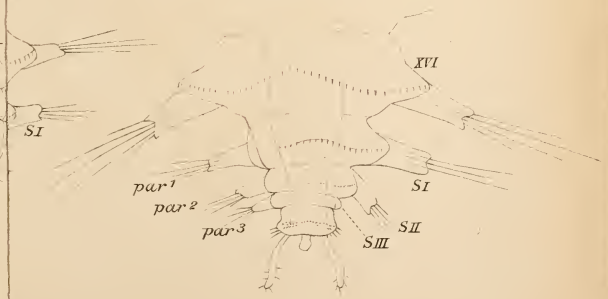


Fig. 30, VIII.

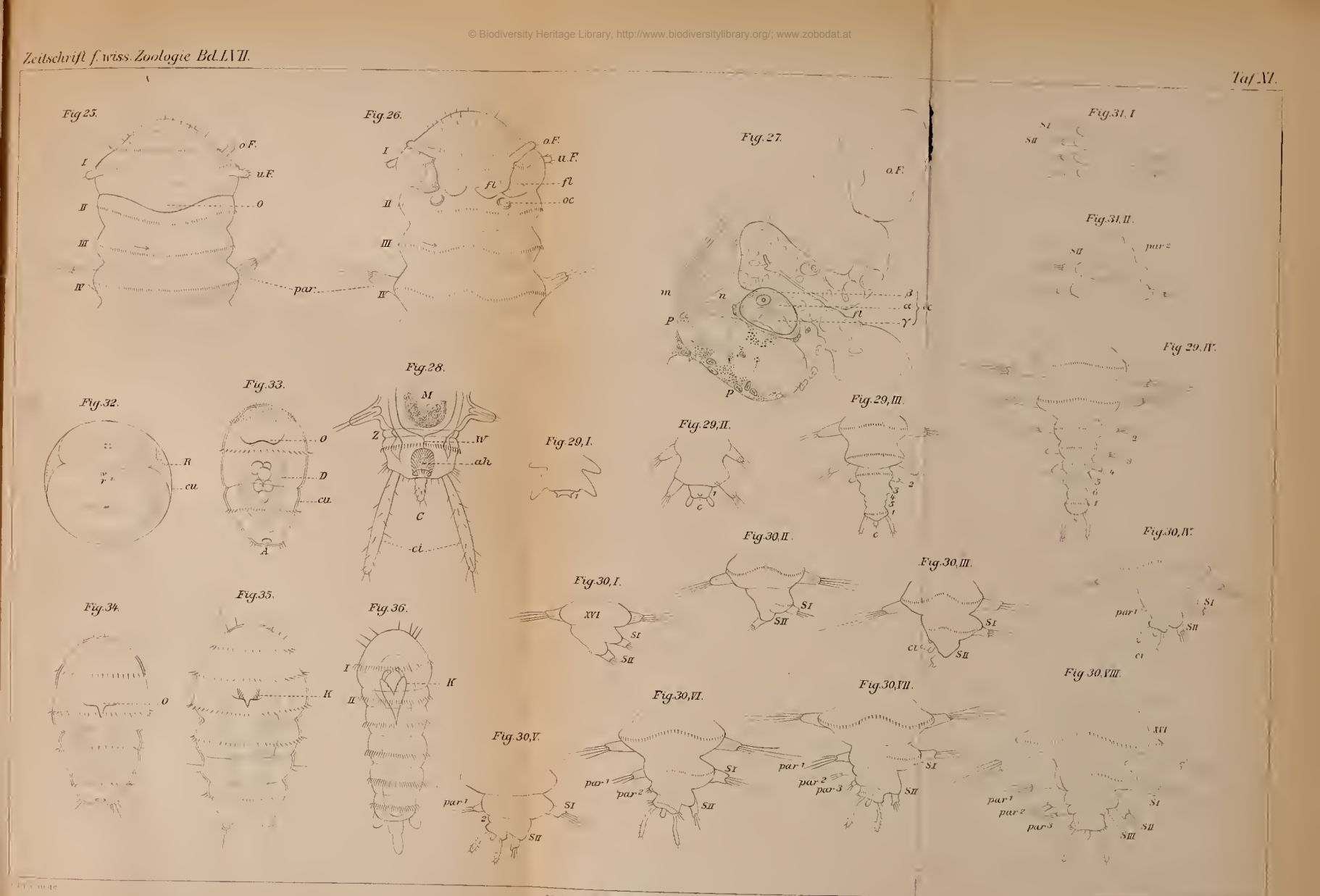


F. Braem gez.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

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

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



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1893-1894

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Braem Fritz

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Clprd. Mecz. 187-223