

Deckel und Brutpflege bei *Spirorbis*.

Von

Ernst Elsler.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Innsbruck.)

Mit Tafel XXXI und 13 Figuren im Text.

Allgemeines.

Bei der vorliegenden Untersuchung wurde ich von dem Bestreben geleitet, in die merkwürdige Art der Brutpflege einiger *Spirorbis*-Arten, nämlich derjenigen, bei welchen der Deckel zugleich als Brutraum fungiert, tunlichst Licht zu bringen. Ich wollte sehen, inwieweit der Deckel, dessen ursprüngliche Funktion lediglich die des Schutzes des in seine Wohnröhre zurückgezogenen Wurmes darstellt, infolge dieser, bei einigen Arten hinzugetretenen Nebenfunktion, der Brutpflege entsprechend umgewandelt wurde, so daß er diesen beiden Funktionen zugleich gerecht werden konnte.

ALEXANDER PAGENSTECHEER hat im Jahre 1862 diese Art der Brutpflege entdeckt, und zwar an einer Art des Mittelmeeres, die er als *Spirorbis spirillum* ohne Angabe eines Autors bezeichnete. Bereits AGASSIZ 1866 hat betont, daß sich diese *Spirorbis spirillum* nicht mit der bis dahin unter diesem Namen gangbaren Art der Autoren GOULD und LAMARCK decke. Der Name *Spirorbis spirillum* wird jetzt von CAULLERY und MESNIL 1897, welche die Gattung monographisch bearbeitet haben, für eine nordische Art beansprucht, welche die Genannten auf LINNÉ als Autor zurückleiten.

Die von PAGENSTECHEER 1863 untersuchte Form wurde später von QUATREFAGES 1865 wieder gefunden und von ihm als *Spirorbis pagenstecheri* bezeichnet. Unter diesem Namen finden wir sie auch bei CLAPARÈDE 1870. Eine ausführliche Beschreibung von ihr gibt LANGERHANS 1880 und in neuerer Zeit die früher genannten CAULLERY und MESNIL 1897.

Für meine Untersuchung standen mir zwei Arten zur Verfügung, die beide aus Triest stammten. Wie sie mir zugesandt wurden, saßen sie an Algen sowie auf Schneckenschalen. Doch waren die beiden Species nicht vermischt, sondern stets getrennt. Gelegentlich hatten sie sich auch im Aquarium vermehrt und sich an den Glaswänden desselben festgesetzt.

Die eine der beiden Arten diagnostizierte ich unschwer als *Spirorbis corrugatus* Montagu. Von ihr finden sich gute Beschreibungen bei LANGERHANS sowie bei CAULLERY und MESNIL 1897.

Die zweite Art unterscheidet sich von ihr schon bei oberflächlicher Betrachtung der Schale durch ihre geringere Größe. Während der Durchmesser der ersteren 2 mm beträgt, fand ich ihn bei den größten, ausgewachsenen Tieren der zweiten Art höchstens 0.8 bis 1 mm. Ich war ursprünglich geneigt, die Form mit der von PAGENSTECHER in Cette beobachteten Form also mit *Spirorbis pagenstecheri* Quatrefages zu identifizieren. Die von PAGENSTECHER für seine Art angeführten Charaktere finden sich tatsächlich bei der vorliegenden Species wieder, nur ist die Größe eben eine geringere als bei der von PAGENSTECHER beschriebenen Art. Damit im Zusammenhange war denn auch die Anzahl der Eier im Abdomen und im Deckel geringer bei der vorliegenden Art, als dies PAGENSTECHER angibt.

Nun hat DE SAINT JOSEPH 1894 unter dem Namen *Mera pusilla* de Saint Joseph eine Art beschrieben, welche sich auch hinsichtlich der Größe mit der in Triest vorkommenden, mir vorliegenden deckt. CAULLERY und MESNIL 1897 haben diese *Mera pusilla* De Saint Joseph in ihrer Monographie der Gattung *Spirorbis* untergeordnet, aber gleichzeitig diese *Spirorbis pusillus* für eine bloße Varietät von *Spirorbis pagenstecheri* erklärt.

Nach all dem halte ich also die zweite, von mir untersuchte Art für *Spirorbis pusillus*, wobei ich aber die Frage offen lasse, ob die zwischen ihr und *Spirorbis pagenstecheri* bestehenden Unterschiede es gerechtfertigt erscheinen lassen, sie als echte Varietät von dieser abzutrennen. Darüber könnte wohl nur eine genaue Vergleichung mit der von PAGENSTECHER in Cette untersuchten Form Aufschluß geben, welche ich wegen Mangel an entsprechendem Vergleichsmaterial nicht ausführen konnte. Was nun den Unterschied der beiden untersuchten Arten *Spirorbis corrugatus* Montagu und *Spirorbis pagenstecheri* Quatrefages var. *pusillus* De Saint Joseph anbelangt, so wurde derselbe in genügender Weise von CAULLERY und MESNIL 1897 hervorgehoben. Die Unterschiede, die sich bezüglich des Operculums finden, werden wir gelegentlich der

Detailbeschreibung desselben zu besprechen Gelegenheit haben. Jedenfalls sind die beiden Arten als sehr nahestehend zu bezeichnen, was auch in den Verhältnissen des Deckels zum Ausdruck kommt. Derselbe ist bei beiden Arten insofern gleich gebaut, als er keinerlei prinzipielle Verschiedenheiten aufweist, so daß wir im folgenden die Deckel beider Arten nebeneinander behandeln können.

Bezüglich des feineren Baues des Deckels, sowie seiner Verwendung in der Brutpflege wurde seit PAGENSTECHEr eigentlich wenig Neues mehr gefunden. Die Arbeiten über *Spirorbis*, die seitdem erschienen sind, beschäftigen sich zum Teil mit der Entwicklung der Embryonen im Anschluß an PAGENSTECHEr, so AGASSIZ 1866, WILLEMOS-SUHM 1870, SALENSKY 1883, SCHIVELY 1897, zum andern Teile sind dieselben rein systematischen Inhaltes, wie die von CLAPARÈDE 1868, LANGERHANS 1880, DE SAINT JOSEPH 1894, CAULLERY und MESNIL 1897. Hierzu kommen Mitteilungen über neu entdeckte Species. So verdanken wir in neuerer Zeit EHLERS 1900 die Kenntnis einer neuen Art, die er anlässlich der Bearbeitung der aus der Expedition NORDENSKIÖLDS stammenden Polychaeten fand. Endlich beschrieb BUSCH 1904 vier bei der Reise des »Albatros« gesammelte neue Arten. Wohl haben CAULLERY und MESNIL 1897 den verschiedenen Formen des Deckels bei den von ihnen beschriebenen Species ein besonderes Augenmerk zugewendet, jedoch taten sie dies lediglich zu systematischen Zwecken, begnügten sich daher mit der Untersuchung der äußeren Form und besonders des sich auch bei konservierten Objekten leicht erhaltenden kalkigen Teiles, ohne auf den feineren Bau des Organs einzugehen. Die Bemerkungen bezüglich des Deckels und der Brutpflege, die wir dennoch bei diesen und andern Autoren finden, werden wir gelegentlich würdigen. ÖRLEY 1884 hat den feineren Bau des Serpulaceendeckels zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht, jedoch nur die größeren Formen dabei berücksichtigt, ohne auf die aberranten Formen Rücksicht zu nehmen, wie wir sie bei den kleineren *Spirorben* finden.

Meine Untersuchung stellte ich zum Teil am lebenden Objekt an, wobei ich die kalkige Wohnröhre entfernte, zum Teil an Totopräparaten, ebenfalls nach Entfernung der Wohnröhre, die ich nach den gewöhnlichen Methoden mit Hämatein, Borax- oder Alaun-Karmin färbte. Teilweise entfernte ich auch die kalkigen Teile des Operculums, und zwar am besten dadurch, daß ich die Objekte in FLEMMINGS Chromosmium-Essigsäure gab, wobei sie zugleich konserviert und entkalkt wurden. Ergänzt wurden diese Beobachtungen an Schnitten, wobei

ich die besten Resultate bei Konservierung in Osmiumsäure erhielt, allerdings nur dann, wenn der Deckel nicht zuviel Kalk enthielt. Im letzteren Falle mußte ich in FLEMMINGS Gemisch entkalken. Die mit Osmiumsäure konservierten Schnitte wurden mit Eosin schwach nachgefärbt. Verhältnismäßig günstige Resultate erzielte ich auch mit HEIDENHAINS Eisen-Hämatoxylin.

Das Operculum im allgemeinen. Der Stiel desselben.

Die Wohnröhre der beiden untersuchten Arten ist, von der freien Seite gesehen, entgegen der Richtung des Uhrzeigers aufgerollt, weshalb die Arten nach der Einteilung von CAULLERY und MESNIL 1897 in die Gruppe der rechtsgewundenen, und zwar in die mit drei thoracalen Chaetopodien gehören, welche die genannten Autoren als *Dexiospira* bezeichnen. Dementsprechend zeigt auch der Körper des Wurmes eine eingerollte Lage, und zwar, entsprechend der Einrollung der Röhre so, daß das Abdomen stets nach der rechten Seite des Tieres umgebogen ist. Wir können so eine konkave und eine konvexe Seite unterscheiden, auf deren Ungleichwertigkeit, die CAULLERY und MESNIL 1897 des näheren beschrieben, eben die Asymmetrie von *Spirorbis* beruht.

An Stelle des zweiten Kiemenstrahles der rechten Seite, von der Mediane des Rückens gezählt, befindet sich nun das Operculum, oder richtiger gesagt, der betreffende Kiemenstrahl ist zum Operculum umgebildet. Das Operculum befindet sich demnach in unserm Falle stets auf der konkaven Seite des Tieres und wird infolge seines beträchtlichen Umfanges aus der Lage der Kiemenstrahlen etwas hinausgedrängt, so daß es in schräger Richtung vom Körper rechts absteht. Die allgemeinen Grundzüge für die Entstehung dieses Organs aus einem Kiemenstrahl, und die Homologie, welche das ausgebildete Organ mit einem solchen aufweist, werden auch durch die Verhältnisse bei *Spirorbis* gestützt, und es gilt das von ÖRLEY 1889 in bezug auf das Operculum der Serpulaceen im allgemeinen Gesagte mutatis mutandis auch für unsre Gattung, nur sind die Verhältnisse hier sehr einfach und jedenfalls ursprünglich, woran auch die hinzugetretene Nebenfunktion, die Verwendung als Brutraum, nichts zu ändern vermag.

Für die von ihm untersuchte *Serpula vermicularis* L. hat ÖRLEY gezeigt, daß der obere, erweiterte und zum Verschuß der Wohnröhre dienende Teil des Operculums, der »Trichter«, mit einer Art Bindegewebe vollständig erfüllt ist, das er als ein an »hyalinen Knorpel erinnerndes Gallertgewebe« beschreibt. Bei unsern Spirorben ist nun der entsprechende Teil des Deckels ein keulig aufgetriebener Knopf,

der eine Höhle, die Deckelampulle, in sich schließt. Von dem genannten Bindegewebe ist nichts zu sehen, es müßte denn das an Bindegewebe erinnernde Geflecht von Fäden, das sich am Grunde der Ampulle findet, und die, an eben dieser Stelle befindlichen, kugeligen Gebilde, die beide, wie wir sehen werden, zur Insertion der Stielmuskeln dienen, mit dem genannten Bindegewebe in Beziehung gebracht werden.

Welche von diesen Verhältnissen die ursprünglicheren sind, wird uns vielleicht klar, wenn wir auf das Operculum von *Apomatus* und *Filigrana* zurückgreifen, welches, wie ÖRLEY und MEYER 1888 übereinstimmend dargetan haben, alle Charaktere der Ursprünglichkeit aufweist. »Hier« — bei *Apomatus* ebenso wie bei *Filigrana* — »gibt der ursprüngliche Kiemenfaden seine Funktion nicht auf, indem sein Stiel regelmäßig gefiedert ist und nur durch eine am freien Ende vorhandene Blase auch die Funktion eines Deckels übernimmt (ÖRLEY S. 209)«. Hierzu gibt ÖRLEY die Abbildung, die ich in Textfig. 2 (S. 632) schematisiert wiedergegeben habe.

Von einer solchen einfachen Blase läßt sich nun auch der Deckel von *Spirorbis* ohne Schwierigkeit ableiten. Freilich zeigt der Stiel unsrer beiden Arten nichts mehr von seinem ursprünglichen Kiemencharakter. Die Kiemen von *Spirorbis* sind wie die der übrigen Serpulaaceen nur auf der äußeren Seite vom Körperepithel bekleidet und mit einer gut entwickelten Cuticula bedeckt, während sich auf ihrer inneren Seite ein Flimmerepithel befindet, das nach MEYER 1888 die Fortsetzung des Mundepithels, nach ÖRLEY »eine Art Sinnesepithel« ist. Der Stiel des Operculums aber ist allseits vom Körperepithel umkleidet und ist sowie der oben erweiterte Teil desselben, die Ampulle, allseits von einer Cuticula bedeckt, die hier bedeutend stärker ist als am übrigen Körper, wo sie dem geschützten Aufenthalt des Wurmes in einer Kalkröhre entsprechend, nur schwach entwickelt ist.

Modifizierte Reste der Pinnulae finden sich übrigens, wenn auch nicht bei den uns vorliegenden beiden Arten, so doch bei andern Arten der Gattung. Ich glaube nämlich kaum zu fehlen, wenn ich die gezähnten Kämme, welche sich auf dem Deckel von *Spirorbis militaris* Clp. finden, und welche CAULLERY und MESNIL 1897 als »hautes crêtes dentées, découpées en dents élégantes« (S. 215, Fig. 25) beschreiben und abbilden, als modifizierte Kiemenfiederchen in Anspruch nehme. Ähnliche Bildungen beschreibt LANGERHANS für seine *Spirorbis granulatus*. Mir selbst zeigte Dr. AD. STEUER zwei von ihm im Golf von Suez gesammelte Spirorben, bei welchen einerseits ähnliche Kämme wie bei *Spirorbis militaris*, andererseits ein Kranz von Erhebungen zu sehen

war, wie sie LANGERHANS bei *Spirorbis granulatus* als »Papillen« beschreibt.

Gestützt wird die Annahme ferner durch die Angabe MEYERS 1888, nach welchem wir die am Deckel von *Vermilia caespitosa* und *Pomatoceros elaphus* »vorkommenden seitlichen, flügelartigen Fortsätze wahrscheinlich als übriggebliebene und zugleich veränderte Pinnulae zu betrachten haben« (S. 521). Ähnliche flügelartige Fortsätze beschreiben CAULLERY und MESNIL 1896 A. bei *Josephella marenzelleri* Caull. et Mesn., ebenso MOORE 1904 für *Pomatoceros auritubis* Moore. Ferner gehören ohne Zweifel hierher die von LANGERHANS 1880 beschriebenen seitlichen Fortsätze am Deckelstiel von *Vermilia polytrema* Philippi, wie denn überhaupt diese Bildungen gerade bei den Vermilien und den ihnen nahestehenden Gattungen mit sehr ursprünglichen Deckeln viel verbreitet zu sein scheinen.

Als eine einfache, gestielte Blase tritt uns also das Operculum unsrer beiden Arten zunächst entgegen; die Blase selbst, die Ampulle, ist nichts anderes als das blasig aufgetriebene Ende des Stieles. Dies wird durch die folgende Untersuchung bestätigt werden. Was nun den Stiel betrifft, so ist derselbe, wie bereits erwähnt, eine vom Körper-epithel gebildete Röhre, welche außen von der Cuticula bekleidet ist; der Querschnitt ist annähernd kreisrund. Das Innere dieser Röhre — wenn wir sie so nennen dürfen — ist ganz erfüllt mit stark entwickelten Längsmuskelzügen (Fig. 5—7). Der Stiel ist also massiv und nicht hohl, steht auch nicht in Kommunikation mit der Leibeshöhle, wie CLAPARÈDE und DE SAINT JOSEPH behaupten. Warum ersterer eine »cavité du pédoncule« und letzterer einen »canal pédonculaire« annahm, werden wir später sehen. Eine so auffallend stark entwickelte Stielmuskulatur findet sich allerdings wohl nicht bei allen Serpulaceen. Sie scheint mir aber bei *Spirorbis* wohl begründet durch das bedeutende Gewicht, welches das mit Eiern oder Embryonen beschwerte Operculum haben mag, das bei den kleinen Arten mitunter $\frac{1}{3}$ des Umfanges des gesamten Körpers erreicht, so daß das Tier nur mit Hilfe dieser stark ausgeprägten Muskulatur noch imstande ist, bei Gefahr den Deckel mit einem raschen Ruck an sich zu ziehen und so die Wohnröhre zu verschließen. Infolge dieser sich stark kontrahierenden Längsmuskeln erscheint die Oberfläche des Stieles auch in quere Runzeln gelegt. Die Muskeln nehmen ihren Ursprung in den vorderen Thoraxsegmenten und endigen am Grunde der Ampulle, wo sie sich in das oben erwähnte bindegewebige (?) Geflecht auflösen, welches ihnen hier im Verein mit den vorerwähnten kugelförmigen Gebilden

als Ansatzstelle dient (Fig. 7 u. 9). Ebenso wie in die Kiemenstrahlen treten auch in den Deckelstiel bei den Serpuliden nach ÖRLEY zwei, nach MEYER 1888 drei Nerven und ein Gefäß ein.

Bei den vorliegenden Spirorben konnte ich zwar an Querschnitten durch die Kiemenstrahlen diese Elemente andeutungsweise wahrnehmen, am Stiele des Operculums aber vermochte ich sie nicht unzweideutig nachzuweisen. Doch mögen sie immerhin auch hier vorhanden sein, sie sind vielleicht nur infolge der Kleinheit des Objektes und der massig entwickelten Muskeln nicht so leicht zur Darstellung zu bringen.

Der Deckel vor seiner Verwendung als Brutraum.

Das bis nun Gesagte gilt vom Deckel der beiden Arten unterschiedslos, mag derselbe leer oder mit Eiern bzw. Embryonen angefüllt sein, also kurzweg für alle Entwicklungsstadien des Deckels. Bei der nun folgenden Betrachtung der Ampulle müssen wir Unterschiede machen, und zwar wollen wir die Ampulle zunächst in jenem Zustande ins Auge fassen, wie sie sich bei Tieren repräsentiert, welche noch nicht geschlechtsreif sind, oder wenn sie auch im Abdomen reife Geschlechtsprodukte erkennen lassen, die Eier doch noch nicht in den Deckel aufgenommen haben; mit einem Worte, wir haben zunächst jene jugendlichen Individuen zu untersuchen, bei welchen der Deckel noch nicht als Brutraum verwendet wurde.

Was den Unterschied der beiden untersuchten Arten in dieser Hinsicht anlangt, so muß gesagt werden, daß das Operculum auf diesem Anfangsstadium bei beiden fast gleich gebaut ist und nur bei der größeren *Spirorbis corrugatus* auch entsprechend größer erscheint. Ein unterscheidendes Merkmal jedoch kann angegeben werden, nämlich die Beschaffenheit der Cuticula der Seitenwände. Bei *Spirorbis pusillus* zeigt sich dieselbe bei Aufsicht polygonal gefeldert, wobei die einzelnen Felder ganz schwach gewölbt erscheinen (Fig. 1). Die Felder entsprechen eben den darunter liegenden kurz prismatischen bis kubischen Matrixzellen; »légèrement verruqueuse« nennen CAULLERY und MESNIL daher das Operculum von *Spirorbis pusillus*. Bei *Spirorbis corrugatus* sehen wir diese Felderung etwas schwächer angedeutet, dafür aber ist die Cuticula mit kleinen, stark lichtbrechenden Wärzchen versehen, welche demnach schon in diesem Stadium vorhanden und für *Spirorbis corrugatus* typisch zu sein scheinen. Für das folgende Stadium bildet sie LANGERHANS ab (Fig. 43 b), ebenso CAULLERY und MESNIL, welche

sie außerdem als » Poren« beschreiben, worauf wir noch zurückkommen (Fig. 3).

Die Form der Ampulle ist im allgemeinen konisch, jedoch so, daß der gegen die konkave Seite des Tieres gelegene Teil etwas eingezogen, der entgegengesetzte dagegen etwas ausgebaucht erscheint (Fig. 1). Die Seitenwände bestehen aus dem sich fortsetzenden Körperepithel, das wir schon am Stiele gesehen, doch sind die Zellen hier etwas niedriger (Fig. 5). Nach außen scheidet dieses Epithel, wie bereits mehrfach erwähnt, eine gut entwickelte Cuticula ab. Die Basis des Kegels, also der freie, äußerste Teil der Ampulle, trägt die kalkige Platte »den eigentlichen Deckel« PAGENSTECHERS, die »Endplatte« LANGERHANS', die »plaque calcaire terminale« nach CAULLERY und MESNIL. Ich stelle sie ein für allemal als Deckelplatte dem Deckel, worunter ich das ganze Organ verstehe, gegenüber.

Am lateralen äußeren Rande der Ampulle fällt ein rings um den oberen Rand der Ampulle verlaufender Streifen von Hypodermzellen auf, welcher sich wie eine Epithelverdickung an dieser Stelle ausnimmt. Was hierbei auffällt, ist der Umstand, daß wir hier die prismatischen Epithelzellen nicht wie sonst im Querschnitte, sondern in ihrer Längsrichtung sehen (Fig. 1 *ue*). Die Erklärung hierfür werden uns Schnitte geben.

Die Oberfläche der meist schmutzig grau erscheinenden Deckelplatte zeigt schwach ausgeprägte concentrische Kreise, als deren Mittelpunkt ein kreisrunder dunkler Fleck erscheint, der gegen die Konkavseite des Tieres, also excentrisch liegt. Derselbe dunkle Fleck bildet auch das Centrum radiärer Sprünge, wenn solche durch Druck auf den Deckel entstehen (Fig. 1 u. 2). Am optischen Durchschnitte erkennen wir unschwer, daß die kalkige Deckelplatte, am Rande allseits dünn beginnend, sich gegen die Stelle zu, wo in der Aufsicht der dunkle Fleck erscheint, schwach verdickt. An eben dieser Stelle aber ist die Verdickung ad maximum gesteigert, und zwar nach einwärts, also gegen die Ampulle zu, so daß an dieser Stelle ein förmlicher Zapfen in diese hineinzuragen scheint (Fig. 1 u. 6). Der dunkle Fleck erklärt sich so, wie auch PAGENSTECHER bemerkt, als Fußpunkt dieses Zapfens in der Deckelplatte. Diese als Deckelzapfen nach innen reichende Verdickung wurde von PAGENSTECHER gezeichnet, und als »ein stielartiger, hellerer Teil« beschrieben, »welcher auf der unteren Fläche des Deckels der grubenförmigen Vertiefung entspricht«. LANGERHANS beschreibt ihn als Zapfen, und bei CAULLERY und MESNIL 1897 bildet er als »Talon calcaire« ein wichtiges systematisches Merkmal.

Der Deckelzapfen ist annähernd cylindrisch, unten abgerundet. Das Größenverhältnis zwischen Zapfen und Ampulle ist nicht immer gleich und verschiebt sich offenbar mit dem Alter des Tieres zugunsten der letzteren.

Es erklärt sich dies eben so, daß die Deckelplatte mit dem Zapfen einmal, und zwar schon sehr früh angelegt wird und nun in der ursprünglichen Größe bestehen bleibt, während das ganze Operculum mit dem Tiere wächst. Dies hat offenbar CAULLERY und MESNIL 1897 dazu geführt, von einer allmählichen Rückbildung des Zapfens zu sprechen, indem sie sagen: »Le talon se réduit progressivement, et disparaît même quelquefois; quand il existe, il est creux« (S. 190). Wie es sich mit dem völligen Verschwinden des Zapfens verhält, werden wir noch sehen. Übrigens läßt sich nicht leugnen, daß der Zapfen mitunter unverhältnismäßig klein erscheint. Sollte er in der Tat nicht immer gleich entwickelt werden?

Von den genannten Autoren wurde der Zapfen als nackt in die Ampulle hineinragend gezeichnet. Man sieht jedoch schon am lebenden, besser am gefärbten Objekte, daß der Zapfen von einer doppelten Kontur umgeben ist. Hat vielleicht diese den Zapfen umgebende Schicht CAULLERY und MESNIL dazu verleitet, zu sagen, daß er hohl sei, indem sie die Hülle für die Wand eines demnach hohlen Zapfens hielten? Über die tatsächlichen Verhältnisse dieses Zapfens kann man sich leicht Gewißheit verschaffen, wenn man den CaCO_3 mit HCl weschafft und den Vorgang hierbei verfolgt. Die Platte verschwindet hierbei zuerst, der Zapfen erhält sich etwas länger, weil er eben substanzreicher ist und wird allmählich immer kleiner und kleiner, was nicht möglich, wenn er hohl wäre. Die den Zapfen umgebende Hülle aber bleibt hierbei allseitig erhalten.

Suchen wir uns nun an Schnitten weiter aufzuklären. Dieselben sind gerade durch dieses Stadium des Deckels äußerst schwer in wünschenswerter Klarheit herzustellen, da wir es mit sehr zarten Epithelien zu tun haben, welche sich innig an kalkige Gebilde, eben die Deckelplatte, anschmiegen, die einerseits das Schneiden verhindert, bzw. ein Zerreißen der genannten Epithelien zur Folge hat, andererseits scheinen die letzteren beim Wegschaffen des kohlensauren Kalkes stark zu leiden. Doch gibt eine größere Anzahl von Schnitten ein unzweifelhaftes und klares Bild der Verhältnisse, wenn dies auch am einzelnen Schnitte nicht mit der gewünschten Klarheit sofort zutage tritt. Ich muß infolgedessen zum leichteren Verständnis der hier vorliegenden Ver-

hältnisse nebend em in Fig. 5 abgebildeten Schnitt auch auf das Schema Textfig. 1 A (S. 625) verweisen.

Fig. 5 stellt einen in dorsoventraler Richtung durch die Mitte des Deckels gehenden Schnitt dar. Der Stiel zeigt uns die schon besprochenen Verhältnisse. Wir sehen die Muskeln, die am Grunde der Ampulle an dem fraglichen bindegewebigen Gebilde (*bg*) in der erwähnten Weise inserieren.

Das den Stiel bildende Epithel setzt sich auf die Seitenwände der Ampulle fort und scheidet auch hier nach außen die Cuticula aus. Oben am Rande der Ampulle biegt das Epithel um (*ue*). Dies ist die Stelle, wo in der Aufsicht die früher erwähnte Epithelverdickung den Rand zu umziehen scheint. Diese erklärt sich also einfach als das an dieser Stelle umbiegende Epithel (Fig. 1 *ue*). Hierbei sind die Zellen allerdings an dieser Stelle höher als sonst, und auch infolge der Umbiegung etwas aneinander gepreßt. In der Aufsicht auf die laterale Wand der Ampulle sehen wir sie hier infolgedessen in der Längsrichtung. Nun wird das Epithel sehr dünn, die Zellen werden niedrig, und so setzt sich die Epithelschicht über die Unterseite der kalkigen Deckelplatte und über ihren Zapfen fort. Speziell in der Umkleidung des Zapfens wird das Epithel sehr schwach, die Zellgrenzen werden undeutlich, die Zellen wahrscheinlich flachgedrückt, so daß nur noch die Kerne zu erkennen sind.

In dem abgebildeten Schnitt (Fig. 5) ist von den kalkigen Teilen nur der Hohlraum zu sehen, der bei der Entfernung des Kalkes übrig geblieben ist. Es bildet also das Epithel eine vollkommen geschlossene Blase (Textfig. 1 A), die kalkige Deckelplatte ist dieser Blase aufgelagert, und der Zapfen stülpt das Epithel, welches die Deckelplatte trägt, seiner Form entsprechend ein. Der Kalkzapfen liegt also nicht innerhalb, sondern außerhalb des als Ampulle bezeichneten, vom Epithel gebildeten Hohlraumes. Der gesamte Kalk liegt aber zugleich unterhalb der von besagtem Epithel gebildeten Cuticula. Diese letztere liegt an den Seitenwänden wie gewöhnlich der Matrix dicht auf, dort aber, wo das Epithel umbiegt, also am Rande der Deckelplatte, hat sich die Cuticula von der zugehörigen Matrix abgehoben, oder, wenn wir dies gleich richtig aussprechen, die Cuticula ist durch den nachträglich von ihrer Matrix ausgeschiedenen Kalk von dieser abgedrängt worden. Daß dies so ist, sieht man eben an entkalkten Präparaten, und wir sehen dies nicht nur hier, sondern werden diesen Befund auch im Verlauf der weiteren Untersuchung noch mehrfach bestätigt finden. Aufmerksam gemacht auf diese den Kalk überziehende Cuticula wurde

ich sofort, als ich unter dem Mikroskop eine Entkalkung des Deckels mit HCl vornahm. Da bemerkte ich nämlich konstant, daß die auf der Deckelplatte meist üppig gedeihende Flora von Diatomeen auch nach der vollständigen Entkalkung in ihrer ursprünglichen Lage blieb und sich nicht entfernte, was nicht sein könnte, wenn der Kalk die oberste Schicht bilden würde.

Interessant ist nun, daß dasselbe Epithel, nachdem es zuerst eine Cuticula, dann den Kalk ausgeschieden hat, abermals eine neue Cuticula ausscheidet, so daß also der Kalk sich zwischen zwei Cuticulae, der oberen abgehobenen, und der unteren, hier noch dem Epithel aufliegenden Cuticula befindet. Die letztere ist an Schnitten, wie dem abgebildeten (Fig. 5), nur sehr schwer nachzuweisen, wir werden aber ihre Existenz an den folgenden Stadien unzweifelhaft feststellen können.

Wenn ich also sage, daß wir hier eine Matrix vor uns haben, welche zuerst eine Cuticula, dann kohlen sauren Kalk und schließlich wieder eine Cuticula auszuschcheiden scheint, so will ich damit keineswegs behaupten, daß dies wirklich drei so scharf voneinander getrennte Prozesse sind, ich glaube vielmehr, daß es leichter wäre, anzunehmen, daß der ganze Prozeß ein mehr einheitlicher ist, daß die Zellen eine organische Substanz und neben dieser Kalk ausscheiden, daß aber an der so ausgeschiedenen Platte nach außen die organische Substanz, im Innern der kohlen saure Kalk überwiegt. Es stünde dieser Modus dann im Einklange mit dem für die Ausscheidung der Stütz- und Gerüst-Substanzen bei den Avertebraten allgemein angenommenen Vorgang. Daß es sehr schwer sein wird, sich darüber völlige Klarheit zu verschaffen, geht aus der Tatsache hervor, daß wir gerade über diesen Vorgang der Zellphysiologie noch so wenig unterrichtet sind.

Auf eines aber muß ich hier hinweisen, nämlich auf die völlige Verschiedenheit in der Bildung der kalkigen Wohnröhre und der Deckelplatte. Das Material für den Bau der Wohnröhre wird von einer großen Anzahl einzelliger, schlauchförmiger Drüsen geliefert — »Drüsenkölbchen« nach MEYER — welche den typischen Bau von solchen, und den für solche Drüsen charakteristischen körnigen, sich stark tingierenden Inhalt aufweisen. Sie finden sich vorzugsweise am Kragen und der Thoracalmembran, wo sie durch geeignete Färbung leicht zur Darstellung gebracht werden können. Diese Drüsen liefern den Baustoff, der von dem Wurme mit Hilfe des Kragens und der Thoracalmembran dadurch, daß sich das Tier um seine Achse dreht, zur Röhre geformt, bzw. auf den Rand der schon bestehenden Röhre aufgetragen wird. So schildert wenigstens MEYER 1888 den Vorgang (S. 588). Bei der Bildung der

Deckelplatte haben wir es, wie wir gesehen, mit einer einfachen Ausscheidung von CaCO_3 seitens einer Matrix zu tun, die sich äußerlich durch nichts von einer gewöhnlichen, nur eine Cuticula liefernden Matrix unterscheidet. Hierbei gelangt ferner das Ausscheidungsprodukt nicht nach außen, um dort mechanisch zum bezweckten Gebilde, also zur Deckelplatte geformt zu werden, sondern der Kalk bleibt unter der Cuticula oder mit dieser zugleich, wenn wir an eine simultane Ausscheidung von Chitin und Kalk denken, auf der Matrix liegen.

Zu erwähnen ist ferner, daß der Deckelzapfen bei jungen Tieren der ihm zunächst liegenden Seitenwand, also auf der konkaven Seite des Tieres so nahe liegt, daß das ihn umkleidende Epithel der Seitenwand der Ampulle dicht anliegt und oft nur schwer von dieser unterschieden wird. Bei etwas älteren Tieren, bei welchen eben, wie ich glaube, das Operculum gewachsen ist, ohne daß der Zapfen diesem Wachstum gefolgt ist, läßt das Epithel des Zapfens weiter oben einen spaltförmigen Raum zwischen sich und der Ampullenwand frei. Am Grunde der Ampulle legt sich das Epithel des Zapfens stets mehr oder weniger dicht an. Der Hohlraum der Ampulle ist mit einem ungemein zarten Epithel ausgekleidet, welches der Basalmembran der Matrix dicht anliegt, in welchem Falle nur die Kerne zu sehen sind; mitunter hebt es sich aber vielleicht infolge der Konservierung von dieser ab, und wir erkennen dann die die Kerne verbindende zarte Schicht (Fig. 6—9 *ce*). Es ist dies das Coelomepithel, welches die Ampulle auskleidet. Ich habe nicht bemerken können, daß das Coelomepithel um den Zapfen allseitig herumgeht, habe es vielmehr nur an der Innenseite desselben wahrnehmen können. Auch geht es nicht in den Stiel über, sondern bleibt lediglich auf die Ampulle beschränkt. Diese stellt sich demnach als ein abgliederter Teil der Leibeshöhle dar. Die eben beschriebenen Verhältnisse bleiben so lange bestehen, bis das Tier geschlechtsreif geworden ist und Eier in den Deckel aufgenommen hat.

Wir wenden uns daher jetzt der Betrachtung des Organs in seiner Verwendung als Brutraum zu.

Der Deckel als Brutraum.

Daß sich mit dem Operculum Veränderungen vollziehen, sobald es als Brutraum verwendet wird, haben sowohl PAGENSTECHEK, als LANGERHANS und CAULLERY und MESNIL erkannt. »Quand l'incubation a lieu dans la tige operculaire, les parties calcaires présentent des modifications diverses« schreiben die letzteren (S. 190). Welches sind nun diese Veränderungen, und wie kommen sie zustande?

Am Stiele nehmen wir keinerlei Veränderungen wahr, wohl aber an der Ampulle. Gleich hier will ich aber, um einem Mißverständnisse vorzubeugen, betonen, daß sich die Eier nicht, wie es bei oberflächlicher Betrachtung leicht den Anschein gewinnt, in der Ampulle befinden, daß der Brutraum also nicht die umgewandelte Ampulle ist. PAGENSTECHEER hat dies richtig beobachtet, denn er schreibt: »Auch zeigt genaue Beobachtung, daß der Brutraum wirklich durch Zurückdrängen der weichen Teile vom Deckel und dem anhängenden feinen Häutchen entstanden ist« (S. 492). Die späteren Autoren haben dies zu wenig beachtet und waren durchaus der Meinung, daß sich die Eier in der Ampulle befinden. So CLAPARÈDE 1870, auf dessen diesbezügliche Ansicht wir noch zu sprechen kommen, und LANGERHANS, der hierzu auch eine Zeichnung gibt. Erst MEYER 1888 hat wieder das Richtige erkannt und unzweideutig ausgesprochen: »Hier« — bei *Spirorbis* — »erscheint die zwischen der Deckelampulle und dem kalkigen Aufsatz befindliche Höhle als Brutraum« (S. 521). Trotzdem DE SAINT JOSEPH die Schrift MEYERS kannte und wiederholt zitiert, scheint ihm gerade dieser Passus entgangen zu sein, wenn er schreibt, daß sich die Eier in der Ampulle »dans la cavité operculaire« befinden. Ebenso haben CAULLERY und MESNIL (1897) diese irrtümliche Ansicht zu der ihrigen gemacht. Es ist aber dieser Irrtum insofern ein verhängnisvoller, als er eine ganze Reihe anderer falscher Auffassungen bei den Genannten im Gefolge haben mußte, wodurch die Kenntnis des wahren Sachverhaltes unterbunden war.

Allerdings drängt sich dieser Irrtum, wie gesagt, leicht auf. Die Form des mit Embryonen gefüllten Deckels ist dieselbe wie die des vorhin betrachteten, nur ist der Deckel jetzt eben etwas größer, weil durch die Eier ausgedehnt (Fig. 2 u. 3). Ebenso zeigt uns die Deckelplatte in ihrer Aufsicht dasselbe Bild wie früher. Unschwer erkennen wir jedoch, daß der Hohlraum, in dem sich die Eier bzw. Embryonen befinden, nicht wie unsre Ampulle im Ausgangsstadium mit Epithel ausgekleidet ist, sondern wirklich als das strukturlose feine Häutchen PAGENSTECHEERS erscheint. Am auffallendsten aber ist der Unterschied zwischen dieser Ampulle und dem Brutraum, wenn wir den Boden desselben näher betrachten. Deutlich erscheint der unterste Teil des Brutraumes noch mit Epithel ausgekleidet, so wie früher die Ampulle, und zwar konstant höher hinauf auf der Konvex- als auf der Konkavseite. Gegen den Raum aber, in dem sich die Eier befinden, grenzt sich dieser Epithelbecher durch eine Platte ab, welche bald stärker, bald weniger stark verkalkt zu sein scheint und gegen den Grund des

Bechers hineingedrängt ist (Fig. 2, 3, 6 u. 7). Am Rande dieses Bechers erkennen wir deutlich denselben Epithelstreifen, den wir oben am äußeren Rande der Ampulle als das umbiegende Epithel erkannt haben (Fig. 2 u. 3). Mit einem Worte: dieser Epithelbecher mit der schief liegenden Kalkplatte am Grunde des Brutraumes sieht ganz so aus, wie früher die vom Epithel gebildete Ampulle, die kleiner geworden oder zurückgedrängt ist, nur fehlt der für diese typische Kalkzapfen.

Daß es in der Tat so ist, darüber verschafft uns ein Schnitt, der in derselben Richtung wie der in Fig. 5 dargestellte, also dorsoventral geführt ist, volle Gewißheit (Fig. 6 u. 7). Betrachten wir zunächst Fig. 6, welche allerdings nicht als wirklicher Schnitt, sondern im optischen Durchschnitte nach einem gefärbten und in Nelkenöl aufgehellten Präparat gezeichnet ist. Das Epithel ist etwas schematisiert, dafür ist hier der Kalk erhalten, was bei einem wirklichen Schnitte eben nicht möglich wäre. Wir sehen hier dasselbe Epithel, das früher die Ampulle gebildet hat, die Schichten sind jedoch aneinander gelegt, die Blase von früher ist eingestülpt worden, ungefähr so, wie ein Gummiball eingedrückt werden kann. Insbesondere ist es das Epithel der Deckelplatte, welches gegen den Hohlraum der Ampulle hineingedrängt erscheint. Dieser Hohlraum ist infolgedessen reduziert und erscheint im Querschnitte (Fig. 8) spaltförmig, mitunter auch etwas größer, je nach der Zahl der im Brutraum befindlichen Eier, welche mehr oder weniger Raum beanspruchen. Daß es sich aber tatsächlich um denselben Hohlraum, den Hohlraum der Ampulle handelt, erkennt man auch daraus, daß derselbe wie jene, und zwar infolge der besser möglichen Konservierung, hier noch mit besser erkennbarem Cölomepithel ausgekleidet ist. Dasselbe Verhältnis der zurückgezogenen Ampulle ersieht man aus dem in Fig. 7 dargestellten Schnitte durch ein entkalktes Objekt. Auf die Unterschiede zwischen den beiden Bildern werden wir später noch zu sprechen kommen. Beim Zurückweichen des Ampullenepithels ist die Cuticula, welche dieses früher ausgeschieden, nebst dem Kalk stehen geblieben, und sie ist es also, welche den Brutraum bildet. Das zurückgezogene Epithel ist aber stärker, d. i. hochzelliger als jenes, welches früher die Ampulle, und viel stärker als jenes, welches Deckelplatte und Zapfen umkleidet hat. Dieser Unterschied ist darauf zurückzuführen, daß das Epithel sich durch die starke Ausscheidung, die es bei der Bildung der Deckelplatte und des Zapfens zu leisten hatte, erschöpfte; nachdem es sich aber zurückgezogen, erholten sich die Zellen. Auch mußte sich das Epithel im früheren Falle weit mehr ausdehnen, indem es auch den ganzen Zapfen zu

umfängen hatte, wobei eben die Zellen gezerzt und flach wurden, während sie hier mehr zusammengepreßt und daher höher erscheinen. Meine Ansicht, daß das Epithel nicht durch die unter die Cuticula gedrückten Eier von dieser zurückgedrängt wird, wie PAGENSTECHER glaubt, sondern daß das Zurückweichen des Epithels ein primärer, von der Verwendung des Deckels als Brutraum unabhängiger Vorgang zu sein scheint, soll später begründet werden. Hier will ich nur erwähnen, daß ich dieses Zurückweichen hin und wieder wirklich verfolgen konnte, allerdings immer bei Tieren, welche beim Entfernen der Wohnröhre verletzt wurden, so daß ich glaube, daß der Wundreiz hier die unmittelbare Veranlassung dazu bot. Immerhin deutet diese Beobachtung darauf hin, daß mitunter eine Neigung des Epithels vorhanden ist, sich von der zugehörigen Cuticula zu lösen, welche Neigung sich übrigens auch beim Konservieren der Objekte in nicht immer erwünschter Weise bemerkbar macht.

Das in der oben dargestellten Weise zurückgezogene Ampullenepithel nimmt nun nach einer gewissen Zeit seine Tätigkeit wieder auf und scheidet an seiner Oberfläche eine neue Cuticula und neuerdings Kalk aus (Fig. 6 *ctn* u. *dpn*), so daß der Brutraum also oben und unten von einer Kalkplatte — oben von der alten, unten von der neugebildeten — begrenzt wird, während seine Seitenwände von der alten Cuticula gebildet werden. Diese eben geschilderten Beziehungen zwischen Brutraum und Ampulle haben, wie früher bemerkt, PAGENSTECHER und MEYER richtig erkannt. Die andern Autoren aber, welche die Ampulle für den Brutraum ansahen, wurden eben dadurch zu andern Annahmen verleitet. LANGERHANS schreibt von *Spirorbis pagenstecheri*: »Bei reifen Tieren vergrößert sich die Höhle, füllt sich mit Embryonen, der Zapfen schwindet, und es tritt außer der Endplatte eine kalkige Fußplatte auf, die die Bruthöhle nach dem Stiele zu abschließt« (S. 124). Ebenso schreibt er von *Spirorbis corrugatus*, daß sich auch hier »eine abschließende Fußplatte« findet. CLAPARÈDE (1870) beschreibt dieselbe als »une épaisse paroi«, welche den Hohlraum des Stieles von dem des Deckels abschließt, DE SAINT JOSEPH als »plaque calcaire (?) grise, inclinée obliquement«, welche den Stielkanal von der Ampulle trennt. Die allerdings etwas stark schematische Zeichnung, welche DE SAINT JOSEPH davon gibt (Pl. 13 Fig. 391), läßt doch erkennen, daß er die richtigen Verhältnisse zwar gesehen, aber nicht richtig erkannt hat, weil er eben die Eier in der Ampulle selbst befindlich glaubte. Auf die merkwürdige Funktion, welche die beiden letztgenannten Autoren dieser Platte geben, werden wir später zurückkommen.

Bei CAULLERY und MESNIL (1897) endlich finden wir in bezug auf den Deckel von *Spirorbis pusillus*, welchen die genannten Autoren als Typus für eine ganze Gruppe von Spirorben anführen, (Type III, S. 190) folgende Bemerkung: »A la base de l'élargissement du rayon operculaire, il se forme une plaque basilaire, calcaire, limitant inférieurement la cavité incubatrice, et reliée a la plaque terminale généralement plane, par une surface cylindrique, le plus souvent calcaire. Ces parties complémentaires n'apparaissent qu'assez tard dans le développement« (S. 190). Die hierzu gegebene schematische Zeichnung unterstützt diese irrtümliche Auffassung insofern, als die »kalkige Fußplatte« in das Stadium des Deckels vor der Brutpflege eingezeichnet ist, also ohne daß Eier im Operculum wären.

Nachdem wir so erkannt haben, daß diese kalkige Fußplatte, »plaque basilaire«, oder wie sie sonst genannt wurde, nichts andres ist, als die neugebildete Endplatte, und nachdem diese wiederum, wie wir gleich sehen werden, nichts andres ist als die alte Fußplatte, können wir diese nur zu einem Irrtum führende Scheidung in End- und Fußplatte aufgeben, und ich kann nach wie vor die die Ampulle nach außen zu abschließende Kalkplatte kurzweg als Deckelplatte bezeichnen, ohne Rücksicht darauf, ob nun die Ampulle gerade eingestülpt ist oder nicht. Wie aber steht es nun mit dem Deckelzapfen in diesem Stadium der Brutpflege? Nach LANGERHANS sowie nach CAULLERY und MESNIL soll er schwinden. Tatsächlich fand auch ich in der größeren Anzahl der untersuchten Deckel, welche Embryonen enthielten, keine Spur von dem Zapfen, so daß ich lange ebenfalls geneigt war, der Ansicht von LANGERHANS und CAULLERY und MESNIL beizupflichten. Ich hatte aber an der abgetrennten, nur mehr am Deckel hängenden Cuticula (Fig. 2 u. 4), zu deren Würdigung wir noch kommen werden, den vollständigen Zapfen bemerken können, was mit einem allmählichen Schwinden, wie es CAULLERY und MESNIL in dem oben zitierten Satze annehmen, nicht zu stimmen schien. Nun dachte ich, daß vielleicht diese Cuticula mit dem Zapfen abgehoben würde, bevor der Deckel als Brutraum in Verwendung tritt.

Da fand ich einmal ein Tier, bei welchem der Deckel angefüllt war mit in der Entwicklung begriffenen Eiern, mitten zwischen diesen fand ich aber den Zapfen, und zwar in seiner vollen Größe, ohne alle Anzeichen einer Rückbildung oder eines Schwindens. Auch hier hatte ich den Zapfen jedoch nur bemerken können, weil ich beim Entfernen der Wohnröhre die Cuticula des Brutraumes zerrissen und die Eier, die den Zapfen sonst verdecken, teilweise herausgedrückt hatte. Ich machte auch hier

die Probe mit HCl. Die Deckelplatte und mit ihr der Zapfen lösten sich, seine Kontur blieb aber auch hier erhalten, ein Beweis für das Vorhandensein der zweiten, vom Epithel ausgeschiedenen Cuticula, die die kalkigen Teile innen umgibt. Nun einmal aufmerksam geworden, sah ich den Zapfen öfter, besonders in solchen Deckeln, welche nur wenige Eier, und diese in den ersten Furchungsstadien, enthielten, und die daher nicht allzu undurchsichtig waren. Ein solches Operculum zeigt uns Fig. 6 im optischen Durchschnitte. In der größeren Anzahl der Fälle aber findet sich tatsächlich keine Spur des Zapfens. Die Erklärung dieser Verschiedenheit wird uns erst das Folgende geben können. Wir wollen zunächst die weiteren Veränderungen verfolgen, welche das Operculum erleidet.

Das Freiwerden der Embryonen.

Bezüglich der Art, wie die Embryonen, nachdem sie im Brutraum ihre Entwicklung bis zu einem gewissen Grade vollendet haben, aus diesem entlassen werden, schreibt PAGENSTECHER, der auch hier der Wahrheit sehr nahe gekommen ist: »Soll ich eine Vermutung über den nicht faktisch beobachteten Austritt der Embryonen aus dem Deckel machen, so glaube ich, daß der Deckel selbst entweder abfällt, oder sich lüftet, um die Brut auszulassen. Weil ich Tiere mit sehr dünnem, rudimentärem Deckel gefunden habe, glaube ich eher das erstere« (S. 495). Andre Vermutungen stellt DE SAINT JOSEPH auf: »Y a-t-il (les embryons) sur les côtés de l'opercule, au-dessous de la plaque operculaire, un pore dilatable par lequel ils s'échappent, ou bien soulèvent ils la plaque come un couvercle? C'est ce dont je ne puis pas bien me rendre compte« (S. 352). Demgegenüber kann ich konstatieren, daß bezüglich der Art, wie die Embryonen frei werden, kein Zweifel besteht, da der Vorgang nicht allzu selten beobachtet werden kann. Hierbei spielt die kalkige Deckelplatte allerdings keine Rolle. Die Embryonen werden vielmehr aus dem Brutraum in der Weise entlassen, daß die Seitenwand der Bruthöhle, also die Cuticula, zerreißt, wodurch es den Embryonen ermöglicht wird, durch diesen Riß herauszuschwimmen. Daß DE SAINT JOSEPH dies nicht als die naheliegendste Möglichkeit erkannt hat, erklärt sich wiederum daraus, daß er eben die Embryonen nicht unter der Cuticula, sondern in der Ampulle selbst, also in der Leibeshöhle (!) glaubte, wobei dann allerdings die Frage nach dem Freiwerden derselben zu einem Problem werden kann.

Dieser beim Entlassen der Embryonen entstehende Riß der Cuticula ist nun allerdings kein willkürlicher, von Zufälligkeiten abhängiger,

er entsteht vielmehr gesetzmäßig immer in derselben Weise. Der Riß erfolgt immer an der gleichen Stelle, und zwar so, daß die den Brutraum bildende Cuticula am Rande der eingestülpten Ampulle, also dort, wo das Epithel derselben die Cuticula freigibt, längs des Ampullenrandes quer über das Operculum durchreißt. Jedoch erfolgt das Durchreißen zunächst nicht längs der ganzen Peripherie, sondern auf der konkaven Seite, und wiederum konstant auf dieser, reißt die Cuticula vorderhand nicht durch, hier bleibt vielmehr ihr Zusammenhang mit der Ampulle, bzw. mit der neu gebildeten Cuticula der Ampulle gewahrt. Die alte abgerissene Cuticula — mitsamt der Deckelplatte natürlich —, welche bereits einmal als Brutraum fungiert hat, bleibt so am Operculum hängen (Fig. 2, 4 u. 9).

Zugleich stülpt sich aber nun die Ampulle wieder aus, nachdem sie ja durch das erfolgte Ausschwärmen der Embryonen den hierzu nötigen Raum wieder findet, und kehrt so in ihre alte Lage zurück. Daß das Epithel der Ampulle während der Zeit, da diese zurückgezogen am Grunde des Brutraumes den Schutz der alten, nunmehr als Brutraum fungierenden Cuticula genoß, bereits eine neue Cuticula ausgeschieden, und ebenso mit der Ausscheidung des Kalkes der neuen Deckelplatte begonnen hat, sahen wir bei der Bildung der »Fußplatte« LANGERHANS, der »plaque basale calcaire« CAULLERY und MESNILS u. a.

Es ist also die wieder ausgestülpte Ampulle befähigt, ihrer früheren Funktion, dem Schutze des Tieres und dem Verschuß der Wohnröhre wieder gerecht zu werden. Freilich ist die Kalkausscheidung im Momente der Ausstülpung noch nicht vollendet, der Deckel daher noch nicht zu seiner vollen Stärke gelangt. Es mag somit der noch anhängende, alte Brutraum immer noch als ein gewisser Schutz für den neuen Deckel nicht belanglos sein. Diese anhängende Haut wird, wie es scheint, gelegentlich, bald früher, bald später, völlig abgeworfen.

Entstehung des neuen Brutraumes und seine Verschiedenheit vom ersten.

Die Form der Kalkausscheidung, welche zur Bildung der neuen Deckelplatte, und im weiteren zur Entstehung eines neuen Brutraumes führt, ist nun eine andre als das erstmal bei der Anlage des Deckels beim jungen Tiere. Es unterbleibt nämlich bei dieser zweiten Bildung sowie den später folgenden Bildungen der kalkigen Teile die excentrisch gelegene Verdickung der Deckelplatte, welche zur Bildung des Deckelzapfens geführt hat. Der Zapfen fehlt also, und wir haben nur mehr

eine einfache, noch näher zu beschreibende Deckelplatte vor uns (Fig. 2, 3 u. 4).

Die Form dieser neugebildeten kalkigen Teile ist nun etwas verschieden bei den beiden untersuchten Species. Bei *Spirorbis pusillus* beschränkt sich die Kalkausscheidung alleinig auf die Deckelplatte. Hier bildet sich eine linsenförmige, d. h. in der Mitte am stärksten ausgebildete Kalkplatte, welche Verstärkung in der Aufsicht als dunkler Fleck erscheint. Ebenso scheint der Rand der mitunter sogar etwas auf die Seitenwände übergreifenden Deckelplatte etwas verstärkt zu sein (Fig. 2 u. 4). An den Seitenwänden selbst findet sich bei *Spirorbis pusillus* kein Kalk, wie überhaupt die Verkalkung hier nicht mehr den Umfang erreicht wie im Ausgangsstadium mit dem Zapfen.

Bei *Spirorbis corrugatus* bildet sich eine im allgemeinen konkave, in der Mitte aber linsenförmig konvexe Deckelplatte. Außerdem aber scheiden die Seitenwände der Ampulle hier Kalk aus, und es entsteht so ein kalkiger Hohlcylinder rings um diese. Diese laterale Kalkausscheidung beginnt aber allem Anscheine nach erst nach dem Ausstülpfen der Ampulle in ihr früheres Verhältnis, und ist besonders gut dann zu sehen, wenn sich abermals ein Brutraum im Operculum gebildet hat (Fig. 3). Diesen von einer Kalkschicht umgebenen Brutraum hat LANGERHANS gesehen, und als charakteristisch für *Spirorbis corrugatus* angeführt; er schreibt: »Das Operculum hat in seiner äußern Hülle (!) eine poröse Kalkschale, die leicht in faßdaubenähnliche Stücke zerbricht und bisweilen die ganze Bruthöhle umgibt (Fig. 43 b)« (S. 124). Dies ist richtig bis auf die Porosität. Dasselbe haben CAULLERY und MESNIL gesehen: »Chez l'adulte, on trouve en outre une plaque basale calcaire; entre les deux plaques, se développe une surface cylindrique, formée d'un calcaire criblé de pores renferment des bulles gazeuses (Fig. 7 a)« (S. 200). — Was die Basalplatte anbelangt, so haben wir dieselbe bereits als die neue Deckelplatte erkannt. Die Poren aber sind nichts anderes als die bereits erwähnten kleinen Warzen der Cuticula. Da eben die Cuticula über diesem Kalzcylinder liegt, so erscheinen auch die Wärzchen als helle, d. i. stark lichtbrechende Punkte, und zwar hier auffallender als in den andern Stadien, wo die Epithelzellen unter der Cuticula liegen.

Der physiologische Vorgang bei der Kalkausscheidung aber ist hier ganz derselbe wie wir ihn früher besprochen haben. Auch hier wird die Kalkschicht außen und innen von einer Cuticula bedeckt. Besonders gut sehen wir dies an Schnitten durch entkalkte Objekte, wo dann die Cuticula als eine doppelte erscheint.

In Fig. 4 ist ein Operculum von *Spirorbis pusillus* abgebildet, bei welchem sich die Ampulle wieder vollständig ausgestülpt hat, nachdem die Embryonen aus dem zunächst anhängenden alten Brutraum (*br*₂) entlassen sind. Wenn ich das Ausgangsstadium des Operculums, also das mit den Zapfen versehene, als Stadium I (Fig. 1) bezeichne, das Operculum mit zurückgedrängter Ampulle und mit Embryonen unter der Cuticula (Fig. 2 u. 3) als Stadium II, so bezeichne ich dieses kurzweg als Stadium III. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß dies auch die einzige natürliche Folge ist. Es folgt vielmehr auf das Stadium III wieder ein Stadium II, und so wiederholen sich diese beiden letzteren des öftern. Das Stadium I als Jugendstadium aber, folgt begrifflicher Weise nicht mehr.

Mehr noch als im Ausgangsstadium (I) erscheint uns nun der Deckel hier im Stadium III in seiner einfachen Gestalt als eine auf einem Stiel sitzende, von Epithel gebildete Blase, welche ihrer Funktion entsprechend eine starke Cuticula, an ihrem äußersten Teile aber — bei *Spirorbis corrugatus* auch auf den Seitenwänden — zur Verstärkung derselben noch Kalk ausgeschieden hat.

Oben, dort wo das Epithel der Seitenwände in das der Deckelplatte übergeht, sehen wir wieder jenen Kranz stärker erscheinenden Epithels (Fig. 4 *ue*), welcher auf dieselbe Weise zu erklären ist wie in den andern Stadien. Im übrigen klärt uns ein Längsschnitt (Fig. 9), welcher durch den Deckel von *Spirorbis pusillus* auf diesem Stadium in derselben Richtung wie früher geführt ist, völlig auf. Die einfachen Verhältnisse, die wir hier sehen, erklären sich eigentlich von selbst. Wir sehen die vom Epithel gebildete, vom Cölomepithel ausgekleidete Ampulle, oben die Form der Kalkausscheidung, die obere Cuticula, und die untere, neu gebildete. Der Kalk selbst ist auch hier entfernt. Dem Deckel anhängend ist hier ein alter Brutraum (*br*) geschnitten, der demselben Stadium entspricht und die Verhältnisse der Cuticula in klarer Weise zeigt.

Dieses Stadium III ist nicht so häufig anzutreffen als die beiden andern, denn die ältern geschlechtsreifen Tiere haben eben meist Embryonen im Operculum, in welchem Falle dann die Ampulle eben eingestülpt ist. Es ist aber anderseits nicht zu selten, und es scheint demnach immerhin von dem Momente, da die Embryonen entlassen werden und die Ampulle sich ausstülpt, bis zur abermaligen Aufnahme von Embryonen und neuerlichen Einstülpung der Ampulle einige Zeit zu vergehen, während welcher eben das Operculum dieses Stadium zeigen muß. Mitunter fand ich dieses Stadium sogar verhältnismäßig häufig,

und es ist nicht ausgeschlossen, daß diesbezüglich eine gewisse Periodizität herrsche.

In der Literatur finde ich trotzdem davon keine sichere Erwähnung. Es ist immer nur vom Operculum geschlechtsunreifer Tiere, welches eben durch den Zapfen charakterisiert ist und von dem mit Embryonen gefüllten, entsprechend modifizierten Deckel die Rede, als ob bei geschlechtsreifen Tieren gar nichts anderes vorkäme. Oder sollte PAGENSTECHER dies im Auge haben, wenn er, wie oben zitiert, von Tieren »mit sehr dünnem rudimentären Deckel« spricht, oder CAULLERY und MESNIL, wenn sie von einer Rückbildung des Zapfens bis zu dessen völligem Schwinden sprechen? Aus diesem Stadium bildet sich nun abermals der Brutraum, und zwar in ganz derselben Weise. Die Ampulle löst sich von der Cuticula los und zieht sich zurück, zwischen ihr und der Cuticula finden wir abermals Eier bzw. Embryonen. Die Verschiedenheit des Brutraumes aber, wie wir sie früher konstatierten, in dem Sinne, daß sich in einer Anzahl von Fällen in demselben der Zapfen finde, und zwar ohne Anzeichen einer Rückbildung, während er in der größeren Anzahl fehlt, diese Verschiedenheit ist damit eigentlich schon erklärt. Die als Brutraum fungierende Cuticula mit ihren Kalkteilen ist verschieden, d. h. wir finden den Zapfen oder nicht, je nach dem Stadium, in welchem diese Cuticula abgeschieden wurde. Der Brutraum enthält den Zapfen, wenn er aus dem Stadium I gebildet wurde, oder deutlicher, wenn es der erste Brutraum ist, welchen das zur Geschlechtsreife gelangte Tier überhaupt bildet, oder der Zapfen fehlt, dafür haben wir die andre Form der Verkalkung — die verkalkten Seitenwände bei *Spirorbis corrugatus* —, wenn der Brutraum die Cuticula und der zugehörige Kalk des Stadiums III ist, wenn also das Tier seine erste Sexualperiode bereits hinter sich hat, und der gegenwärtig vorhandene Brutraum mindestens der zweite im Leben des Individuums gebildete ist. Im ersteren Falle haben wir also das Bild wie in Fig. 6 vor uns, im andern Falle wie in Fig. 2 für *Spirorbis pusillus* oder Fig. 3 für *Spirorbis corrugatus*. Im Schnitte auf Fig. 7 sehen wir, obwohl der Kalk entfernt ist, daß es sich um einen Deckel von *Spirorbis pusillus* handelt, und zwar nicht im Stadium des ersten Brutraumes, sonst müßte die den Zapfen umgebende Cuticula erhalten sein. Wir sehen aber nur die der einfachen Deckelplatte entsprechende doppelte Cuticula oben. Bei einem im übrigen ganz gleichen Schnitt von *Spirorbis corrugatus* würden wir auch an den Seitenwänden eine doppelte Cuticula sehen.

Sehr günstig für die Erkennung der vorliegenden Verhältnisse sind

die alten, außer Funktion getretenen cuticularen Bruträume, wenn dieselben am Operculum hängen bleiben. Sie sind es, welche mir das richtige Verstehen all dieser ziemlich komplizierten Verhältnisse sehr erleichtert, wenn nicht gar ermöglicht haben. Ein Operculum, welchem alle diese alten Bruträume noch anhängen, trägt in der Tat seine Lebensgeschichte mit sich herum, und wir brauchen sie nur abzulesen. So sehen wir z. B. an Fig. 2, daß das Tier, von welchem das Operculum stammt, jetzt zum zweiten Male zur Entwicklung von Embryonen geschritten ist, denn der alte, noch daran hängende Brutraum hat den Zapfen, ist also der erste des betreffenden Tieres. Der mit dem Deckel in Fig. 9 geschnittene alte Brutraum hatte keinen Zapfen, ist also mindestens der zweite des betreffenden Tieres. In Fig. 4 endlich sehen wir oben den ersten Brutraum mit dem Zapfen und darunter den zweiten ohne Zapfen, das Tier hat also zwei Sexualperioden hinter sich.

Unter den zahlreichen Tieren, welche ich untersuchte, fand ich eines, welches drei solche alte Bruträume anhängen hatte, und zwar enthielt der älteste den Zapfen, war also der erste. Der Deckel selbst befand sich im Stadium III, enthielt also keine Embryonen. Daraus kann ich nur den Schluß ziehen, daß sich die Brutpflege im Leben ein und desselben Tieres mindestens dreimal wiederholen kann. Vielleicht wiederholt sie sich öfter, vielleicht auch nicht bei allen Individuen gleich oft.

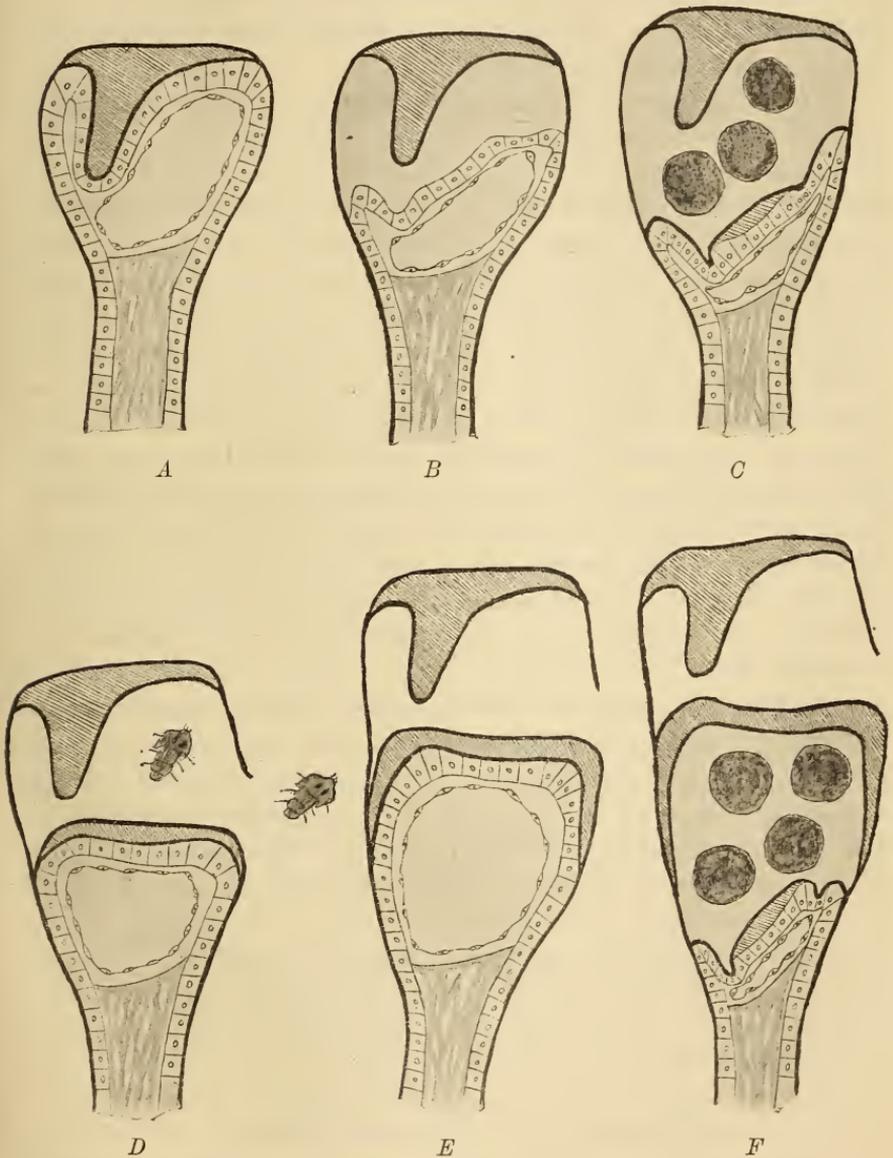
Alle diese Schlüsse gelten nun allerdings nur dann, wenn eine Bedingung zutrifft, auf die wir später noch zurückkommen werden, wenn nämlich alle diese anhängenden Cuticulae wirklich einmal als Brutraum in Verwendung standen.

Schematische Darstellung der Veränderungen des Operculums bei der Brutpflege.

Es dürfte angezeigt sein, wenn wir, bevor wir einige andre Fragen diskutieren, das bisher Gesehene in ganz gedrängter Form an der Hand von schematischen Bildern wiederholen, um so eine klare Übersicht über die besprochenen Verhältnisse zu gewinnen. Den Schematen sind die Verhältnisse bei *Spirorbis corrugatus* zugrunde gelegt.

Fig. A in Textfig. 1 zeigt uns das Anfangsstadium. Das Epithel hat allseits eine Cuticula ausgeschieden; das die Ampulle oben abschließende Epithel jedoch zuerst eine Cuticula, welche zu äußerst liegt, dann den Kalk in der beschriebenen Weise, so daß der Zapfen entstand, und schließlich wieder eine Cuticula, welche die Deckelplatte und den Zapfen unten umkleidet. In B hat sich das Epithel losgelöst und zieht

sich zurück. Die von ihm gebildete Cuticula und der Kalk bleibt stehen, die Ampulle stülpt sich ein. Zwischen ihr und der kalkigen



Textfig. 1.

Die Cuticula als starke Kontur gezeichnet, der Kalk schraffiert.

Deckelplatte entsteht so der Brutraum, in den in *C* die Eier eingedrungen sind. Der Brutraum hat sich hier auf Kosten der Ampulle vergrößert,

diese ist eingestülpt und an die Wand gedrückt, ihre Epithelien liegen teilweise aufeinander. Nach außen aber, wo es sich von der alten Cuticula losgelöst hat, hat das Epithel bereits eine neue Cuticula gebildet, das Deckepithel der Ampulle aber hat bereits mit der Kalkausscheidung für die neue Deckelplatte begonnen.

Die Embryonen haben sich entwickelt, die den Brutraum bildende Cuticula reißt, wie früher beschrieben, durch, die Embryonen treten aus. Gleichzeitig stülpt sich die Ampulle aus (*D*). Vollständig ausgestülpt sehen wir sie in *E*. Hier ist nicht nur die kalkige Deckelplatte vollendet, indem die bereits in *C* begonnene Kalkausscheidung fortgesetzt wurde, sondern auch die Seitenwände haben durch Kalkausscheidung, ebenfalls unter der Cuticula, den Kalkcylinder gebildet. Unter dieser die »Blase« umziehenden Kalkschicht, hat sich auch die zweite Cuticula bereits gebildet. Es erübrigt nun nur, daß sich das Epithel der Ampulle wie das erstemal zurückzieht, und es können in den so entstandenen neuen Brutraum wieder Eier aufgenommen werden (Fig. *F*). Das zurückgezogene Epithel bildet wie früher wieder eine Cuticula und eine Deckelplatte. Die Cuticula des Brutraumes reißt an derselben Stelle wie früher durch, die Embryonen treten aus, und die Ampulle stülpt sich aus. Die folgenden Bruträume gleichen dem in *F* dargestellten, und entstehen auf dieselbe Weise, d. i. durch dieselbe Art der Kalkausscheidung wie dieser.

Im Hinblick auf dieses wechselnde Bild, welches uns der Deckel ein und desselben Tieres bieten kann, ist mir wohl die Bemerkung gestattet, daß die hohe systematische Bedeutung, welche CAULLERY und MESNIL diesem Organ zuschreiben, eine gewisse Einschränkung erfährt. Der Deckel ist für die Bestimmung der Species wohl nur dann geeignet, wenn eine genügende Anzahl des zu bestimmenden Tieres vorliegt. Das Merkmal versagt ganz, oder was noch schlimmer ist, es kann auf Irrwege leiten, wenn nur wenige Exemplare zur Verfügung stehen. Tatsächlich finden wir auch in der Literatur bei den Speciesbeschreibungen im einen Falle nur das Operculum des jungen Tieres, im häufigeren Falle das mit Embryonen gefüllte beschrieben.

Wie gelangen die Eier in den Brutraum?

Diesbezüglich schreibt PAGENSTECHEK: »Über die Art, wie die Eier in den Deckelstiel gelangen, wäre es allerdings leichter sich eine Vorstellung zu machen, wenn sie in der centralen Höhle lägen; sie könnten dorthin direkt aus dem Hohlraum des Körpers gelangen. Wir müssen, wie es mir scheint, jedoch annehmen, daß die Eier am Mittelleibe den

Körper verlassen, aber nur bis unter eine feine, überziehende strukturlose Chitinhaut gelangen und unter dieser bis zum Deckel hingleitend, unter diesem sich sammeln, die weiche Haut zurückdrängen und einstülpen und so sich diesen Brutraum schaffen. . . . Es wäre endlich auch denkbar, daß die Eier vollkommen geboren worden wären und nun ganz von außen sich unter dem Deckel in dessen Stiel eine Grube bildeten, welche durch ein abgeschiedenes Secret zum geschlossenen Sacke umgestaltet würde, aber es fehlt jeder Anhalt dafür in den gewonnenen Bildern« (S. 495). Trotzdem verfielt CLAPARÈDE (1870) die Ansicht, daß die Eier durch den Stiel in den Brutraum gelangen, weil er eben nicht beachtet, daß die Eier nicht in der Ampulle, sondern nur unter der Cuticula liegen, er sagt: »La migration des œufs mûrs, jusque dans l'opercule, a indubitablement lieu à travers le thorax« (S. 159). Im Anschluß daran erwähnt er nun die »Dicke Platte«, »épaisse paroi«, welche, wie er meint, den Hohlraum (!) des Stieles von dem des eigentlichen Operculums trennt. Diese »épaisse paroi« erkannten wir früher als unsre eingestülpte Ampulle, welche allerdings zwischen Stiel und Brutraum liegt (Fig. 2, 3, 6 u. 7). Diese »paroi« stand nun seiner Annahme von der Wanderung der Eier durch den Stiel im Wege, weshalb er folgende weitere Annahme machen mußte: »Cette paroi est elle percée d'une ouverture très-dilatable, ou se résorbe-t-elle à certaines époques? C'est ce que je ne saurais dire« (S. 159). Dieser Idee von der Wanderung der Eier durch den Stiel ist sodann MEYER 1888 entgegengetreten, indem er darauf hinweist, »daß ja die Geschlechtsprodukte im Abdomen sich bilden, und durch die ganze Reihe der vorliegenden Dissepimente vom Cölom des Kopfmundsegmentes geschieden sind« (S. 619). Zugleich schließt sich MEYER der Ansicht PAGENSTECHERS an, daß die Eier von außen in den Brutraum gelangen müssen.

Trotzdem konnte sich DE SAINT JOSEPH von der Ansicht CLAPARÈDES von der Wanderung der Eier durch den Stiel nicht frei machen, weil eben auch er, wie wiederholt erwähnt, die Eier in der Ampulle liegend annahm: »Le pédoncule de l'opercule me paraît creux et en communication avec la cavité du corps; mais ce canal pédonculaire est séparé de la cavité operculaire par une plaque calcaire (?) grise, inclinée obliquement, qui se soulève peut-être pour laisser passer les œufs dans la cavité operculaire« (S. 352). Bei LANGERHANS sowie bei CAULLERY und MESNIL finden wir bezüglich dieser Frage keine Bemerkung.

Die Wanderung der Eier durch den Stiel erscheint nun nach allem,

was wir bisher gesehen, vollkommen ausgeschlossen. Außer dem von MEYER hervorgehobenen Einwand, des Dazwischenliegens einer großen Anzahl von Dissepimenten, steht dem entgegen, daß der Stiel eben nicht hohl ist, wie die Vertreter dieser Theorie, CLAPARÈDE und DE SAINT JOSEPH, annehmen mußten, sondern wie wir gesehen, in seiner Gänze erfüllt ist mit Muskeln; vor allem aber der Umstand, daß eben die Eier nicht in der Ampulle, sondern unter der Cuticula derselben liegen, daß sie also, auch wenn sie durch den Stiel gelangten, immer erst im Cölom wären und um in den Brutraum zu gelangen nun erst geboren werden müßten (!). Die Ansicht verdankt ihre Entstehung ja überhaupt nur der Verwechslung des Brutraumes mit der Ampulle und fällt mit der Erkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse eigentlich von selbst.

Es bleibt also nur die Annahme PAGENSTECHER-MEYER, daß die Eier von außen in den Brutraum gelangen, also zuerst geboren werden. Die andre Möglichkeit, die PAGENSTECHEER erwähnt, daß nämlich die Eier nur bis unter die Cuticula gelangen und nun unter dieser von ihrer Bildungsstätte im Abdomen bis in den Deckel hineingleiten, hat wohl von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Auch hätte ich dann bei der großen Anzahl von Tieren, welche ich untersuchte, wohl einmal ein Ei auf dieser Wanderung antreffen müssen, was mir nicht gelungen ist. Abgesehen davon, wäre ja auch die Möglichkeit einer Fremdbefruchtung ausgeschlossen.

Der Vergleich mit andern Spirorben, nämlich mit solchen, bei welchen die Eier nicht im Brutraum des Deckels, sondern in der Wohnröhre, an die Wand derselben angeklebt, ihre Entwicklung durchmachen, spricht ebenfalls dafür, daß die Eier auch in unserm Falle vollkommen geboren werden. Damit sind wir nun allerdings vor eine andre Frage gestellt, nämlich, wie die Eier geboren werden. PAGENSTECHEER und MEYER (1888) glaubten auf dem bei den Anneliden gewöhnlichsten Wege, durch die abdominalen Nephridien. Dem stünde ja nichts entgegen, wenn das Tier größer, bzw. die Eier kleiner wären, mit einem Worte, wenn wir das nämliche Verhältnis zwischen Tier und Eiern hätten, wie bei den größeren Formen der Serpuliden. Betrachten wir aber eine unsrer Spirorben, welche reife Eier im Abdomen trägt, so sehen wir, daß das ganze entsprechende Segment nur drei bis vier reife Eier zu fassen vermag; diese sind infolge ihres Dotterreichtums so groß, daß sie die ganze Leibeshöhle ausfüllen, eben noch Platz für den Darm lassen und die Körperwand selbst mehr oder weniger weit, oft sehr bedeutend, auszuweiten gezwungen sind. Zudem gelang es mir ebenso wenig wie PAGENSTECHEER, weder am lebenden Objekte — auch Vital-

färbung versuchte ich — noch an Schnittserien auch nur eine Spur dieser abdominalen Nephridien bzw. von Geschlechtsausführungsgängen, die auf solche Nephridien zurückzuführen wären, zu finden. Ich wage die Frage, wie die Eier geboren werden, nicht zu entscheiden. Man wird aber unwillkürlich beim Anblicke der mit Eiern »zum Platzen« angefüllten Segmente verleitet, anzunehmen, daß die Eier (auch das Sperma?) wirklich durch Zerreißen, der an dieser Stelle ohnehin dünnen Leibeswand ins Freie, bzw. in die Wohnröhre gelangen. Daß dieser Fall unter den Anneliden nicht allein dastünde ist erst kürzlich wieder durch die Arbeit HEMPELMANN'S 1906 gezeigt worden, der für *Polygordius* ein ähnliches Verhalten wahrscheinlich gemacht hat, wie das am »Palowurm« entdeckte. Wenn in diesen Fällen gleich eine ganze Anzahl von Segmenten, die die Geschlechtsprodukte führen, völlig abgeworfen werden, warum sollte es uns besonders in Erstaunen versetzen, wenn hier bei *Spirorbis* die Geschlechtsprodukte durch einen Riß in der Leibeswand der Genitalsegmente frei würden, einen Riß, der überdies das Tier, das ja geschützt in einer Kalkröhre lebt, nicht allzu sehr zu Schaden bringen dürfte. Jedenfalls wäre in dieser Frage noch weitere Untersuchung nötig.

Nachdem wir im vorausgehenden das Hineingelangen der Eier von außen als die einzige Möglichkeit erkannt haben, müssen wir nun am Brutraum oder in dessen Nähe am Deckel nach einer Stelle suchen, die für das Hineingelangen der Eier in den Brutraum geeignet erscheint.

Im vorausgehenden haben wir den Deckel allseits mit einer Cuticula bekleidet gefunden, und ich konnte in der Tat eine Öffnung in derselben nicht nachweisen. Der Annahme PAGENSTECHERS und MEYERS, daß die Eier in dem Deckel »eine Grube bildeten, welche dann durch ein ausgeschiedenes Secret zum geschlossenen Sacke umgestaltet würde«, steht der tatsächliche Befund gegenüber, daß die Wand des Brutraumes wirklich auf allen Seiten die Cuticula und nicht ein von irgendeinem Secrete gebildetes Häutchen ist. Haben wir doch speziell bei *Spirorbis corrugatus* die Struktur dieser Cuticula auf der Wand des Brutraumes wiedergefunden. Dieser erscheint uns somit als ein allseits von der Cuticula gebildeter Sack. Diese Cuticula ist aber bei allen Spirorben oben an der Deckelplatte, mitunter aber auch an den Seitenwänden, durch ausgeschiedenen Kalk verstärkt. Deckelplatte und Seitenwände des Brutraumes selbst, kommen also auch nicht in Betracht.

Das Rätsel löst sich auf die ungezwungenste Weise, wenn wir uns daran erinnern, wie die Embryonen frei werden. Wir haben gesehen, daß der Riß in der Cuticula ein gesetzmäßiger, immer gleich verlaufender

ist, und stets dort entsteht, wo das eingestülpte Ampullenepithel sich von der Cuticula abhebt, um die neue Cuticula für den nächsten Brutraum zu bilden. An der wieder ausgestülpten Cuticula sehen wir diese Stelle häufig als Kontur erhalten (Fig. 4). Der Riß erfolgt stets an der gleichen Stelle, diese Stelle scheint also zum Abreißen prädestiniert; wir haben in ihr einen Locus minimae resistentiae vor uns. Erst nachdem ich alle andern Möglichkeiten ausgeschlossen sah, legte ich mir die Frage vor, ob denn die Eier nicht vielleicht auf demselben Wege hineingelangen, den die Embryonen zu ihrem Austritte benützen. An der betreffenden Stelle eine besondere Zartheit oder andre Beschaffenheit der Cuticula nachzuweisen, dürfte wohl sehr schwer fallen, bei der Zartheit der Cuticula überhaupt, und bei dem Umstande, daß eventuell an dieser Stelle beobachtete tatsächliche Risse immer in den Verdacht kommen müssen, bloß infolge des Konservierens und Schneidens entstandene Artefakte zu sein. Ich sah tatsächlich, vorzugsweise am lebenden Objekt, einigemal an eben dieser Stelle die Cuticula um den Grund der Ampulle durchgerissen und vom Epithel wie ein Kragen abstehen, bzw. das Epithel von ihr zurückgetreten. Ich will aber nicht behaupten, daß ich hier tatsächlich die Vorbereitung für die Eiaufnahme vor mir sah. Es können diese Risse ebensogut infolge der Mißhandlung des Tieres beim Entfernen der Wohnröhre entstanden sein. Jedenfalls aber spricht auch diese Beobachtung dafür, daß hier tatsächlich eine schwache, leicht zerreißbare Stelle der Cuticula vorliegt. Abgesehen davon, daß nach all dem vorausgehenden diese Erklärung als die einzig mögliche übrig bleibt, scheint sie mir auch die ungezwungenste, jedenfalls ungezwungener als all die früheren.

Nehmen wir einmal an, der Riß, durch den später die Embryonen frei werden, entstehe schon früher, vielleicht in dem Momente, in welchem sich das Epithel der Ampulle zurückzieht um den Brutraum zu schaffen. Die Eier sind aus dem Körper ausgetreten und liegen, wie bei allen Spirorben, in der Wohnröhre. Es unterliegt nun gar keiner besonderen Schwierigkeit, anzunehmen, daß bei einem Zurückziehen des Deckels, welches Zurückziehen sehr häufig und mit einem Ruck erfolgt, die Eier durch diesen Riß in den Brutraum schlüpfen oder hineingepreßt werden, wobei sie das Epithel, das dem Riß innen anliegt, etwas zurückdrängen. Daß das zurückgezogene Epithel während der Incubation der Eier im Brutraume eine neue Cuticula ausscheidet, haben wir gesehen. Ob sich nun hierbei der Riß wirklich schließt, oder ob derselbe erhalten bleibt und nur durch das fest anliegende Epithel, bzw. die von diesem neu gebildete Cuticula geschlossen erhalten wird,

mag dahingestellt bleiben. Tatsächlich wird ja das Epithel fest anliegen, weil die also zurückgedrängte, eingestülpte Ampulle, eine gewisse Expansionskraft immerhin haben mag. Beim Freiwerden der Embryonen wird der Riß der Cuticula dann definitiv, und ihr Zusammenhang mit der Ampulle endgültig aufgehoben.

Für die Wahrscheinlichkeit dieser Erklärung spricht schließlich auch der Umstand, daß es mir nicht gelang, das Eindringen der Eier in den Brutraum tatsächlich zu sehen, trotzdem ich nichts unversucht ließ. Es läßt dies wohl den Schluß zu, daß sich der Vorgang dann abspielt, wenn der Deckel zurückgezogen ist, und daß er sich sehr rasch abspielt. Im andern Falle hätte ich doch einmal ein Ei auf der Wandlung irgendwo am Deckel oder am Stiele antreffen, oder eine Andeutung des Vorganges wahrnehmen müssen, wie ihn PAGENSTECHEK und MEYER annimmt, das Bilden der Grube und nachträgliche Schließen derselben durch ein Secret. Ich sah aber nichts, was auch nur entfernt darauf hindeuten könnte. Habe ich so den Beweis für diese Annahme mehr auf negativem Wege zu erbringen versucht, so werden wir am Schluß unsrer Untersuchung auch noch einem positiven Beweis hierfür begehren.

Die Bedeutung der kalkigen Teile des Deckels und ihrer Veränderung bei der Brutpflege.

Trachten wir nun, uns auf Grund der bisher gefundenen Verhältnisse die Antwort auf eine eingangs gestellte Frage zu geben, nämlich nach der Adaption des Deckels speziell für die Brutpflege.

Gleich eingangs, bevor wir auf die Details des *Spirorbis*-Deckels eingegangen, hatten wir auf die Ursprünglichkeit der Verhältnisse hingewiesen, indem wir auf die Ähnlichkeit des *Spirorbis*-Deckels mit dem von *Apomatus* hinwiesen, welcher wohl die ursprünglichste Deckelform bei den Serpulaceen ist. Bei *Apomatus* übernimmt eine auf einem Stiele, welcher wie die übrigen Kiemenstrahlen noch die Fiederchen trägt, sitzende Blase die Funktion eines Deckels. »Diese Blase«, schreibt ÖRLEY (1884) weiter, »wird schon bei *Apomatus* von einer ziemlich festen und resistenten Cuticula überzogen, die den äußern Einflüssen gut zu widerstehen vermag«. Die Abbildung, die ÖRLEY hierzu gibt (Taf. XIII, Fig. 29), habe ich in schematischer Form wiedergegeben (Textfig. 2).

In der zweckmäßigen Ausbildung weiter geschritten finden wir diese Blase bei gewissen Vermilien. So ist ein sehr treffendes Beispiel der Deckel von *Vermilia pluriannulata* Moore; den Deckel gebe ich nach der Abbildung von MOORE 1904 in Textfig. 3 wieder.

Eine Differenzierung der einfachen Blase, wie wir sie bei *Apomatus* sehen, hat hier in dem Sinne Platz gegriffen, als bereits die äußere Hälfte der Blase ungleich, d. i. fester geworden ist. Dieselbe hat ja den Verschluss der Wohnröhre zu besorgen und bleibt allen äußern Einflüssen allein ausgesetzt. MOORE schreibt: »The body of the operculum is divided into two nearly equal halves, the proximal of which is soft and longitudinally wrinkled, with a delicate chitinous enclosing membrane, the distal very firm and chitinous, marked by 6 very narrow dark chitinous annular thickenings which have a slightly excentric arrangement« usw. (S. 171).

Auch hat dieser äußere Teil außer der cuticularen Verkalkung hier bereits durch ausgeschiedenen Kalk seine Festigkeit erhöht. Ein Rest —



Textfig. 2.
Schematisiert nach ÖRLEY.



Textfig. 3.
Nach MOORE.



Textfig. 4.
Nach LANGERHANS.

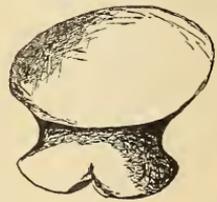
so glaubt MOORE — dieser Kalkinkrustation findet sich in der Zeichnung angedeutet. Ganz ähnlich scheinen mir die Verhältnisse bei der ebenfalls von MOORE zuerst beschriebenen *Vermilia ctenophora* Moore.

Bei andern Vermilien und ihnen nahestehenden Gattungen sind die Verhältnisse im wesentlichen bereits so, wie wir sie bei *Spirorbis* sehen, indem es schon zur Bildung einer, wenn auch vorderhand erst einfachen und dünnen kalkigen Deckelplatte gekommen ist. Solches finden wir beispielsweise bei der früher erwähnten *Vermilia polytrema* Philippi, ferner sehr deutlich bei *Placostegus tricuspoidatus* Soverby. Den Deckel der letzteren gibt die nach der Arbeit von LANGERHANS schematisierte Zeichnung, Textfig. 4, wieder.

Gehen wir noch einen Schritt weiter, so kommen wir zu *Spirorbis*, bei welcher die Verkalkung in einer sehr zweckentsprechenden Weise weiterschritten ist, indem sich eine bereits sehr starke kalkige Deckelplatte gebildet hat, welche nach unten in Form eines Zapfens eine

weitere Verstärkung erfahren hat. Inwiefern allerdings die lokal gesteigerte Kalksecretion, welcher der Deckelzapfen seine Entstehung verdankt, für diese Verstärkung des äußern Teiles des Deckels zweckmäßig ist, dies dürfte zunächst schwieriger anzugeben sein. Die Bedeutung des Zapfens erscheint uns vielleicht im richtigen Lichte, wenn wir seine Ausbildung nicht nur bei den vorliegenden Arten, sondern bei verschiedenen *Spirorbis*-Arten verfolgen, was uns durch die Monographie von CAULLERY und MESNIL, welche zahlreiche Abbildungen der kalkigen Teile des Deckels der verschiedensten *Spirorbis*-Arten geben, wesentlich erleichtert wird.

Daraus ersehen wir nun, daß der Deckelzapfen, wie wir ihn bei den beiden der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden zwei Arten finden, klein erscheint im Vergleich zur größeren Anzahl der übrigen Arten, bei denen er viel mächtiger entwickelt ist und die mannigfachsten Formen zeigt. Häufig finden wir ihn in seinem unteren Teile auf verschiedene Weise verbreitert und zerteilt, so bei *Spirorbis violaceus* Lev., *Spirorbis lebruni* Caullery et Mesnil, *Spirorbis beneti* Mar., *Spirorbis cornu arietis* Phil., *Spirorbis borealis* Daud., *Spirorbis mediterraneus* Caullery et Mesnil u. a. Als Beispiel entnehme ich der genannten Arbeit die Abbildung der kalkigen Deckelplatte von *Spirorbis borealis* (Textfig. 5).



Textfig. 5.
AUS CAULLERY et MESNIL.

Hierzu schreiben die Genannten: »L'extrémité inférieure (du talon) est dilatée en une saillie, généralement munie d'une ou de plusieurs échancrures« (S. 212).

Hier wird es uns eher begreiflich, daß ein so beschaffener Zapfen zur Festigung des ganzen Deckelorgans wesentlich beiträgt. Besonders erscheint dadurch vermieden, daß die Seitenwände der Ampulle kollabieren, was ja bei einer dünnhäutigen Blase sehr zu befürchten ist, wenn dieselbe hohl bleibt. Derselbe Effekt der Festigung und Aussteifung wird nun auch durch die übrigen so mannigfachen Formen des Zapfens erreicht.

Man wolle nun beachten, daß die hier angeführten Arten mit stark entwickeltem Deckelzapfen durchaus solche sind, bei welchen die Eier nicht im Deckel, sondern in der Wohnröhre entwickelt werden.

Bei unsern beiden Arten ist der Zapfen ebenfalls vorhanden, er ist aber bedeutend kleiner als bei den eben angeführten, und er wird, dies ist nun das Auffallende, nur einmal in der Jugend gebildet, er ist

daher nur im ersten Brutraum zu sehen, während bei der Neubildung desselben eine andre Art der Verkalkung auftritt. Daß ein mächtiger Zapfen, der beim Zurückweichen des Epithels in den so entstehenden, subcuticularen Hohlraum, der nun als Brutraum verwendet werden soll, hineinragt und diesen zum großen Teile ausfüllt, für die Aufnahme der Eier in diesen Raum nicht günstig ist, liegt auf der Hand; ebenso daß die Art der Kalkbildung, wie sie bei *Spirorbis corrugatus* bei der Bildung des zweiten und der folgenden Bruträume auftritt, die Verkalkung der Seitenwände nämlich, in mehr als einer Hinsicht hierfür günstig erscheint. Denn einerseits fehlt bei dieser Form der Verkalkung der den Raum für die Eier schmälernde Zapfen, andererseits wird durch die Verkalkung der Seitenwände offenbar eine viel ausgiebigere, zweckentsprechendere Art der Versteifung und Festigung der Ampulle erzielt, als dies durch den für diesen Zweck eben zu schwach entwickelten Kalkzapfen möglich ist. Daß diese Aussteifung der Ampulle aber gerade für die Aufnahme der Eier in der angegebenen Weise von besonderer Bedeutung ist, ist leicht einzusehen.

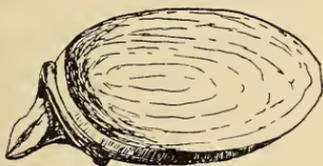
Bezüglich dieser bei *Spirorbis corrugatus* auftretenden Verkalkung der Seitenwände möchte ich hervorheben, daß die Art in dieser Hinsicht nicht so allein dasteht. Bei *Spirorbis pusillus* bemerkte ich hin und wieder, daß der Kalk der Deckelplatte etwas über den Rand derselben auf die Seitenwände übergriff. In neuerer Zeit hat denn auch BUSCH 1906 eine Art, *Spirorbis foraminosus* Busch, beschrieben, bei welcher die Verhältnisse sehr an *Spirorbis corrugatus* erinnern. »The operculum is in the form of an elongated (apparently stiffened by a very thinn deposit of lime) cylinderlike broodpouch filled with eggs« (S. 176 Fig. c und d).

Wenn wir also nach einer besonderen Adaption des Deckels für seine Verwendung als Brutraum suchen, so können wir vielleicht die zurücktretende Ausbildung des Deckelzapfens gegenüber andern Arten, welche diese Art der Brutpflege nicht haben, anführen. Wir können den Deckelzapfen als ein Organ bezeichnen, welches bei jenen Arten in Rückbildung begriffen ist, welche diese Art der Brutpflege im Deckel sich erworben haben. Eine weitere Folge dieser Erwerbung war auch die Ausbildung einer etwas geänderten Art der Verkalkung, welche eben für diese Verwendung des Deckels geeigneter war. Dies kommt bei *Spirorbis corrugatus* und andern dadurch zum Ausdruck, daß die Tiere ursprünglich, in ihrer Jugend, noch die alte Art der Verkalkung, die Ausbildung eines, wenn auch schon etwas rudimentären, Deckelzapfens zeigen, im weiteren Verlaufe ihres Lebens aber, bei der Erneuerung der

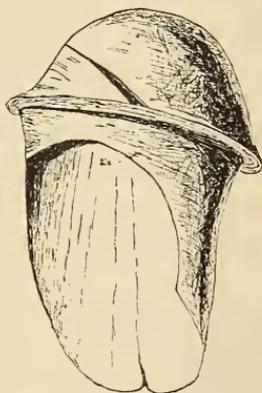
kalkigen Deckelteile, sich der neuen, geeigneteren Form derselben anbequemen. Es ist sehr verlockend, diese Betrachtung noch weiter fortzusetzen.

Ich finde nämlich in der Literatur, wieder in der oft genannten Monographie der Gattung *Spirorbis*, Arten beschrieben, welche die Eier im Operculum entwickeln und einen noch mehr rudimentären Zapfen haben als unsre beiden Arten, so zum Beispiel *Spirorbis bernardi* Caullery und Mesnil. Die Abbildung der Deckelplatte, die die Genannten geben, gibt unsre Textfig. 6.

Ja wir kommen schließlich zu Arten, denen der Deckelzapfen nicht nur ganz fehlt, sondern welche auch die an Stelle des Zapfens tretende



Textfig. 6.



Textfig. 7.

AUS CAULLERY et MESNIL.

Verkalkung der Seitenwände ursprünglich, also schon in der Jugend zeigen, wodurch wir dann zu dem merkwürdigen, auf den ersten Blick ganz abweichend erscheinenden Formen des Kalkdeckels kommen, wie ihn CAULLERY und MESNIL (1897) für *Spirorbis (Pileolaria) militaris* Clp., und *Spirorbis grannulatus* L. abbilden. Letztere Abbildung gebe ich in Textfig. 7 wieder.

Bei *Spirorbis militaris* haben wir dasselbe vor uns, nur kompliziert sich die Sache hier etwas durch das Hinzutreten der hahnenkamm-ähnlichen Bildungen, welche wir bereits früher erwähnt und als Reste von Kiemen zu deuten versuchten. Zu der Abbildung von *Spirorbis grannulatus* schreiben die Genannten: »La plaque terminale, est en forme de dôme convexe; le talon est transformé en une surface cylindrique courte d'un côté, très longue du côté opposé légèrement fendue à son extrémité inférieure « (S. 217).

Auch bei *Spirorbis militaris* glauben die Genannten, daß der Cylinder nichts anderes als der umgewandelte Zapfen sei. Es ist einzusehen, daß ich nach dem Vorhergehenden geneigt bin, dies zu bestreiten, und vielmehr glaube, daß der Zapfen vollkommen verschwunden und an seine Stelle eine andre Art der Verkalkung, eben die Verkalkung der Seitenwände getreten ist, wie wir sie bei *Spirorbis corrugatus* angetroffen haben. Unter dieser Kugelcalotte und dem anhängenden Kalkeylinder bildet sich nun auch hier der Brutraum. CAULLERY und MESNIL schreiben: »La différenciation de l'opercule en sac incubateur se fait ici, sans adjonction de pièces nouvelles, par un processus distinct de celui que nous avons trouvé chez *Spirorbis Pagenstecheri* et les espèces voisines« (S. 215). Trotzdem kann ich diese Verschiedenheit in der Bildung des Brutraumes nicht ohne weiteres einsehen, ich glaube vielmehr dies so zu verstehen, daß die Genannten hier das tatsächliche Verhalten des Brutraumes zum Deckel richtig erkannt und gesehen haben, daß sich die Eier wirklich zwischen der Ampulle und den kalkigen Teilen und nicht in dieser selbst befinden, wie sie sonst glaubten.

Ich bin also geneigt, den Schluß zu ziehen, daß die beiden Arten *Spirorbis granulatus* und *militaris* die für die Brutpflege geeignete Art der Verkalkung des Deckels bereits als angeborene Eigentümlichkeit besitzen, während sie bei *Spirorbis corrugatus* und andern erst ontogenetisch auftritt.

Voraussetzung ist hierbei, daß bei den beiden Arten wirklich eine andre, eine Jugendform des Deckels sich nicht findet, was vielleicht erst näher zu untersuchen wäre. Es würden dann die beiden Arten eine Ausnahme bilden von dem allgemeinen Satze, den CAULLERY und MESNIL 1897 als Prinzip aufstellen: »Partout aussi, à un certain stade ontogénique, l'opercule est formé par une plaque terminale et un talon; les opercules incubants en dérivent ontogénétiquement« (S. 224).

Damit ist also die Frage nach der Adaption des Deckels für die Brutpflege beantwortet. Dieselbe besteht lediglich in der Rückbildung des Zapfens und in der Entwicklung einer etwas modifizierten Form der Kalkausscheidung seitens des Ampullenepithels.

Wenn es hierbei bei etwas oberflächlicher Betrachtung den Anschein gewinnt, als ob das zum Brutraum adaptierte Operculum, unser Stadium III, das der einfachen Blase, mehr dem ursprünglichen, einfachen Charakter des Deckels bei *Apomatus* und den Vermilien sich näherte, so lege ich diesem, nur äußerlich als eine gewisse Rückkehr zur Ahnenform erscheinenden Moment keine Bedeutung bei. Auch der Bemerkung CAULLERY und MESNIL (1897), daß die zur Brutpflege adaptierten

Deckel primitiver seien als die Deckel der Arten, welche die Embryonen in der Wohnröhre entwickeln, kann ich nicht ohne weiteres beipflichten.

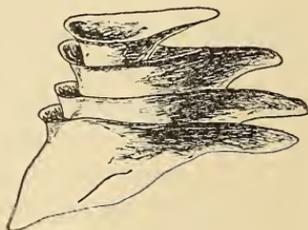
Die Art und Weise der Erwerbung der Brutpflege im Deckel bei den *Spirorbis*.

Man möchte vielleicht geneigt sein, die Art, wie sich der Brutraum bildet, das Zurückweichen des Epithels, das Abwerfen des alten Brutraumes beim Freiwerden der Embryonen, und die Bildung eines neuen, an Stelle des alten tretenden Brutraumes, als eine mit Rücksicht auf die Brutpflege erworbene Eigentümlichkeit der *Spirorbis* anzusehen.

Daß dem nicht so ist, daß vielmehr die im vorigen Kapitel angeführte Adaption des Deckels für die Brutpflege die einzige ist, möchte ich nun zeigen. Daß die erwähnten Vorgänge nicht durch die Brutpflege hervorgerufen werden und durch sie bedingt sind, dies beweist uns die eine Tatsache, daß ganz dasselbe, also eine Erneuerung der kalkigen Deckelteile, auch bei solchen Arten vorkommt, denen die Verwendung des Deckels als Brutraum vollkommen fremd ist, weil sie die Embryonen in der Wohnröhre entwickeln.

CAULLERY und MESNIL (1897) machen diesbezüglich die eine, ganz allgemein gehaltene Bemerkung:

»Chez plusieurs espèces, on trouve une série d'opercules, composés des parties *T* et *Q*«, — beziehen sich auf Deckelplatte und Zapfen — »emboîtés les uns dans les autres. On ne peut les interpréter que par un développement successif et un renouvellement périodique, une sorte de mue répétée« (S. 190). Ich wähle die von den Genannten für *Spirorbis perieri* Caullery et Mesnil gegebene Abbildung — Textfig. 7 — als Beispiel.



Textfig. 8.

Aus CAULLERY et MESNIL.

Es ist dies eine Art, welche den Deckel nicht zur Brutpflege benützt. Die beiden Autoren unterscheiden nach dem Deckel (!) mehrere Varietäten, die Abbildung und das Folgende bezieht sich auf Varietät γ . »Mais ce qui distingue cette variété, c'est qu'au lieu d'un opercule unique, on en observe, quatre ou même cinq emboîtés l'un dans l'autre« (S. 209).

Wenn wir nach einer Erklärung suchen, so möchte ich an eine Beobachtung an den beiden uns vorliegenden Arten erinnern, die ich anfangs mitgeteilt. Ich sagte nämlich, daß das Größenverhältnis

zwischen Deckelzapfen und Ampulle ein verschiedenes ist, bei einem jungen (kleinen) Tiere und einem älteren. Ich zog daraus den Schluß, daß die kalkigen Teile dem Wachstum des ganzen Deckels nicht zu folgen vermöchten. Mit dem Tiere wächst aber auch der Umfang der Wohnröhre, und die notwendige Folge wird nun sein, daß die kalkige Deckelplatte, die ja die Wohnröhre fest verschließen soll, dies nicht mehr oder nur in ungenügender Weise tun kann.

Demgegenüber kann allerdings der Einwurf gemacht werden, daß sich das Tier ja dadurch helfen kann, daß es sich weiter, d. h. in die engeren Umgänge der Röhre zurückzieht, und das ist bis zu einem gewissen Grade auch richtig, findet aber doch seine begreiflichen Grenzen. Jedenfalls wird man einerseits durch die Überlegung, andererseits durch die bloße Betrachtung der Bilder wie des angeführten, darauf verwiesen, daß es sich hierbei um eine Erneuerung des kalkigen Deckels handelt, die durch das Bedürfnis des Schutzes und des ausgiebigen Verschlusses der Wohnröhre notwendig erscheint.

Dieses Erneuern des Kalkdeckels, oder richtiger der verkalkten Cuticula des Deckels, geschieht nun zweckentsprechend, wie wir dies bei *Spirorbis perieri* unabhängig von der Brutpflege sehen, so, daß der alte, zu klein und damit unbrauchbar gewordene Kalkdeckel nicht einfach abgeworfen wird, wodurch dem Tiere ein schlechter Dienst erwiesen wäre, denn es wäre so bis zur Bildung der neuen Cuticula und des neuen Kalkes ohne genügend schützenden Deckel. Dieser Übelstand wird also vermieden, indem sich noch unter dem Schutze der alten Cuticula, die wohl abzureißen beginnt, aber vorderhand noch hängen bleibt, eine neue Cuticula und ein neuer Kalkdeckel ausbildet. Erst nachdem sich die zurückgezogene Ampulle auf solche Weise genügend gefestigt hat, ist sie befähigt, ihre Funktion aufzunehmen, sie stülpt sich nunmehr aus, und die alte Cuticula mit dem alten Kalkdeckel kann sich völlig lostrennen.

Diese »gehäuteten« Deckel scheinen nun bei einzelnen Arten noch längere Zeit am Deckel hängen zu bleiben, was ja gewiß eher zum Nutzen als zum Schaden gereicht.

Wenn wir dies beachten, so erscheinen uns die Vorgänge, wie wir sie bei der Brutpflege unsrer Spirorben gesehen, in einem ganz andern Lichte. Wir sehen, daß zum mindesten manches dafür spricht, daß das Abwerfen und Erneuern der verkalkten Cuticula, welche eben den Brutraum bildet, das Primäre, d. h. eine allen Spirorben gemeinsame Eigentümlichkeit ist, und daß das Ausnutzen dieser Verhältnisse seitens einzelner Arten zur Ausgestaltung dieser Form der Brutpflege geführt hat.

Wie das Tier dazu gekommen ist, diese Verhältnisse zur Entwicklung seiner Embryonen heranzuziehen, kann uns wohl nicht besonders rätselhaft erscheinen.

Die Eier, welche ursprünglich bei allen Spirorben in der Wohnröhre lagen und dort sich entwickelten, mögen eben bei einzelnen Arten, welche hierfür besonders geeignete Verhältnisse bezüglich des Deckels boten, durch den Riß, mittels welchem sich die alte Cuticula von der neu sich bildenden trennte, unter diese alte Cuticula, die eben unsern Brutraum darstellt, hineingeraten sein, wobei wahrscheinlich das Zurückziehen des Deckels eine Rolle spielte. Sie fanden dort günstige Verhältnisse für ihre Entwicklung (ausgiebigen Schutz, Lichtgenuß, bessere Wasser- und Luftcirculation!), und beim Ausstülpfen der Ampulle, wobei sich diese alte Cuticula mehr oder weniger völlig löste, konnten die Embryonen austreten. Was zuerst zufällig aufgetreten, wurde schließlich, weil für die Art günstig, zur dauernden Eigentümlichkeit. Wir hätten darin einen Beweis dafür gewonnen, daß die Eier wirklich auf dem Wege unter die Cuticula, also in den Brutraum gelangen, den wir schon früher auf Grund anderer Überlegungen als den einzig möglichen erkannten. Eine gewisse Adaption, ein gegenseitiges Accomodieren dieser beiden parallel laufenden Vorgänge, der »Häutungen« des Operculums, wenn wir so sagen wollen, und der Entwicklung der Embryonen muß immerhin angenommen werden, wenn wir nicht das Zusammentreffen der beiden Vorgänge und ihre zeitliche gleiche Dauer als einen reinen Zufall bezeichnen wollen.

Es würde sich endlich auch darum handeln, den Nachweis zu erbringen, daß wirklich jeder derartigen Erneuerung der Cuticula, jeder »Häutung«, auch eine Incubation der Embryonen parallel läuft. Daß dies nicht der Fall wäre, dafür habe ich allerdings ein Anzeichen nicht finden können. Daß es sich bei der Verwendung des Deckels in der Brutpflege tatsächlich um eine phylogenetisch sehr spät erworbene Eigentümlichkeit handelt, wird unter anderm auch durch den Umstand wahrscheinlich gemacht, daß sich diese Eigentümlichkeit nicht allgemein in der Gattung findet, daß vielmehr oft sehr nahe verwandte Arten sich dadurch voneinander unterscheiden.

Zusammenfassung und Schluß.

Ich schließe meine Untersuchung, indem ich das Ergebnis derselben in wenigen Sätzen zusammenzufassen suche.

1) Das Operculum der Spirorben weist einen verhältnismäßig ursprünglichen Charakter auf. Der entsprechend

umgewandelte Kiemenstrahl stellt eine auf einem Stiele sitzende Blase dar, das Epithel der letzteren hat durch Ausscheidung einer starken Cuticula und entsprechend lokalisierter Ausscheidung von Kalk diese Blase für die Funktion eines Deckels geeignet gemacht.

2) Wird das Operculum als Brutraum verwendet, so befinden sich die Eier zwischen der eigentlichen, epithelialen Ampulle und der von dieser ausgeschiedenen teilweise verkalkten Cuticula. Die Embryonen werden durch Losreißen der letzteren vom Deckel frei. Während der Zeit der Incubation der Embryonen hat das Epithel der Ampulle, das sich von seiner nunmehr als Brutraum verwendeten Cuticula zurückgezogen hat, unter dem Schutze derselben eine neue Cuticula und abermals Kalk ausgeschieden. Die Ampulle kann so ihre frühere Aufgabe, den Schutz des Tieres, wieder erfüllen.

3) Die Eier werden jedenfalls vollkommen geboren und gelangen von außen unter die Cuticula, d. i. in den Brutraum. Als Weg, auf dem sie hineingelangen, muß derselbe Riß angenommen werden, durch den die Embryonen austreten.

4) Diese Verwendung des Operculums zur Brutpflege wiederholt sich im Leben des Individuums öfters in derselben Weise; es wird aber bei der Wiederholung die Verstärkung der Ampulle durch ausgeschiedenen Kalk in entsprechender, für die Brutpflege besser geeigneter Weise modifiziert. Die Art dieser Modifikation kann als Adaption des Deckels an die Verwendung zur Brutpflege aufgefaßt werden.

5) Die bei der Brutpflege mitspielenden Vorgänge, das Abwerfen und Erneuern der kalkigen Teile mit ihrer Cuticula, scheint eine allen Spirorben gemeinsame, von der Art der Brutpflege unabhängige Eigentümlichkeit zu sein, welche auf eine Erneuerung des Kalkdeckels abzielt. Die Verwendung des Deckels in der Brutpflege ist dem Anscheine nach eine auf Grund dieser Verhältnisse ermöglichte, spät erworbene Eigentümlichkeit mancher Spirorben.

Es scheiden sich diese Resultate leicht in solche, welche eine Anführung von Tatsachen bedeuten und in solche, die auf Grund dieser Tatsachen gewonnene Erklärungsversuche darstellen. Was die letzteren

betrifft, so glaube ich sicher nicht damit das letzte Wort gesprochen zu haben. Man wolle sie vielmehr als den ersten Versuch betrachten, in einen Vorgang Licht zu bringen und ihn einheitlich zu erklären, der, nun schon seit mehr als 40 Jahren bekannt, eine befriedigende Erklärung bis heute nicht gefunden hat.

Wohl verkenne ich nicht den Mangel in meiner Arbeit, daß ich nämlich genötigt war, mich statt auf Beobachtung viel zu sehr auf Benützung der Literatur zu beschränken, die noch dazu ohne weitere Berücksichtigung dieser Fragen größtenteils ganz andre, lediglich systematische Zwecke verfolgt. Mag daher auch ein künftiges genaues und vergleichendes Studium dieser Deckelverhältnisse bei den Spirorben zu andern Resultaten als zu den meinigen führen, so glaube ich wenigstens gezeigt zu haben, von welchen Gesichtspunkten aus und nach welchen Richtungen die Frage zu untersuchen wäre.

Es erübrigt mir noch, meinen Dank auszusprechen: Herrn Prof. Dr. HEIDER, dem ich die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke, unter dessen Leitung und in dessen Institut ich sie ausführen konnte. Ferner seinem Assistenten, Herrn Privatdozenten Dr. STEUER, der gleichfalls durch seine wertvolle Unterstützung den Gang meiner Untersuchung anregte und förderte. Ebenso auch Herrn Prof. Dr. v. DALLA-TORRE, der mir bei der Beschaffung der schwerer zugänglichen Literatur in zuvorkommendster Weise behilflich war.

Innsbruck, im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ 1866, On the young stages of a few annelids. Ann. Lyc. Nat. Hist. New-York, Spirorbis spirillum. V. VIII. p. 318—323.
- BUSCH (siehe MOORE and BUSCH).
- CAULLERY et MESNIL 1896, A. Note sur deux serpuliers nouveaux. Zool. Anz. Bd. XIX. p. 482—486.
- 1896, B. Sur les Spirorbis; asymetrie des ces Annélides et enchaînement phylogénique des espèces du genre. Compt. Rend. T. 124. p. 48—50.
- 1897, Études sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les Spirorbes. Bull. Franc. Belg. T. XXX. p. 185—232. Pl. 7—10.
- CLAPARÈDE 1868, Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. soc. physico-hist. nat. Genève. T. XVII. Pl. 16. Spirorbis and Pileolaria II. p. 183—185.
- 1870, do. Supplement. Ibid. T. XX. Spirorbis und Pileolaria p. 157—158. Pl. 12.

- CLAPARÈDE u. MEZNIKOW 1869, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XIX. Spirorbis u. Pileolaria S. 199—201. Taf. XVI.
- EHLERS 1900, Magellanische Anneliden. Nachr. Ges. Göttingen. Math. Phys. 1900. Spirorbis S. 222—223.
- HEMPELMANN 1906, Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. u. *Polygordius triestinus* Woltereck, nov. spec. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXIV. S. 525—618. Taf. XXV—XXIX.
- LANGERHANS 1880, Die Wurmfauna von Madeira III. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIV. Serpuliden S. 118—125. Taf. V—VI.
- MARION u. BOBRETZKY 1875, Étude des Annélides du golfe de Marseille. Ann. science nat. T. II. Apomatus, Vermilia u. Spirorbis p. 95—100. Pl. XI—XII.
- MEYER 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII. S. 592 ff. Taf. XVIII—XXI.
- 1888, do. Ibid. Bd. VIII. S. 762 ff. Taf. XXIII—XXV.
- MOORE and BUSCH 1904, Sabellidae and Serpulidae from Japan, with Descriptions of new species of Spirorbis. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. V. LVI. p. 157—179. Pl. XI—XII.
- ÖRLEY 1884, Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. S. 198—228. Taf. XII u. XIII.
- PAGENSTECHER 1863, Untersuchungen über niedere Seetiere aus Cette VII. Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von Spirorbis spirillum. Diese Zeitschrift. Bd. XII. S. 486—496. Taf. XXXVIII—XXXIX.
- DE QUATREFAGES 1865, Histoire naturelle des Annelés. Paris. T. II. p. 473—488.
- DE SAINT JOSEPH 1894, Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Ann. scienc. nat. T. XVII. Serpulides p. 328—386. Pl. XII u. XIII.
- SALENSKY 1883, Étude sur le développement des Annélides. Arch. de Biol. T. IV. Pileolaria p. 143—187. Pl. IV—V.
- SCHIVELY 1897, The anatomy and Development of *Spirorbis borealis*. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. V. II. p. 153—160. Pl. I—II.
- WILLEMOES-SUHM 1870, Biologische Beobachtungen über niedere Meerestiere. Diese Zeitschrift. Bd. XXI. Spirorbis S. 394—395. Taf. XXXI—XXXII.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

<i>ae</i> , Ampullenepithel;	<i>cta</i> (<i>ctan</i>), äußere Cuticula (Neue äuß. Cut.);
<i>ap</i> , Ampulle;	<i>cti</i> (<i>ctin</i>), innere Cuticula (Neue innere Cut.);
<i>bg</i> , Bindegewebe;	<i>dp</i> (<i>dpn</i>), Deckelplatte (Neue Deckelplatte);
<i>br</i> (<i>br</i> ¹ <i>br</i> ²), Brutraum (erster, zweiter Br. R.);	<i>dz</i> , Deckelzapfen;
<i>ce</i> , Cölomepithel;	
<i>ct</i> (<i>ctn</i>), Cuticula (Neue Cut.);	

ei, Eier;

rs, Rißstelle der Cuticula;

sca, verkalkte Seitenwand;

st, Stiel;

stm, Stielmuskel;

ue, umgebogenes Epithel;

wc, Wärzchen der Cuticula.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Operculum eines jungen Individuums (vor der Geschlechtsreife) von *Spirorbis pusillus*. Vergr. 70.

Fig. 2. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus*, der Brutraum ist erfüllt von in der Entwicklung befindlichen Eiern. Der alte (erste) Brutraum hängt noch an. Vergr. 70.

Fig. 3. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis corrugatus* in der Verwendung als Brutraum. Stadium eines späteren Brutraumes mit verkalkten Seitenwänden. Vergr. 70.

Fig. 4. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus*, die Ampulle hat sich ausgestülpt, die zwei ersten Bruträume hängen an. Vergr. 70.

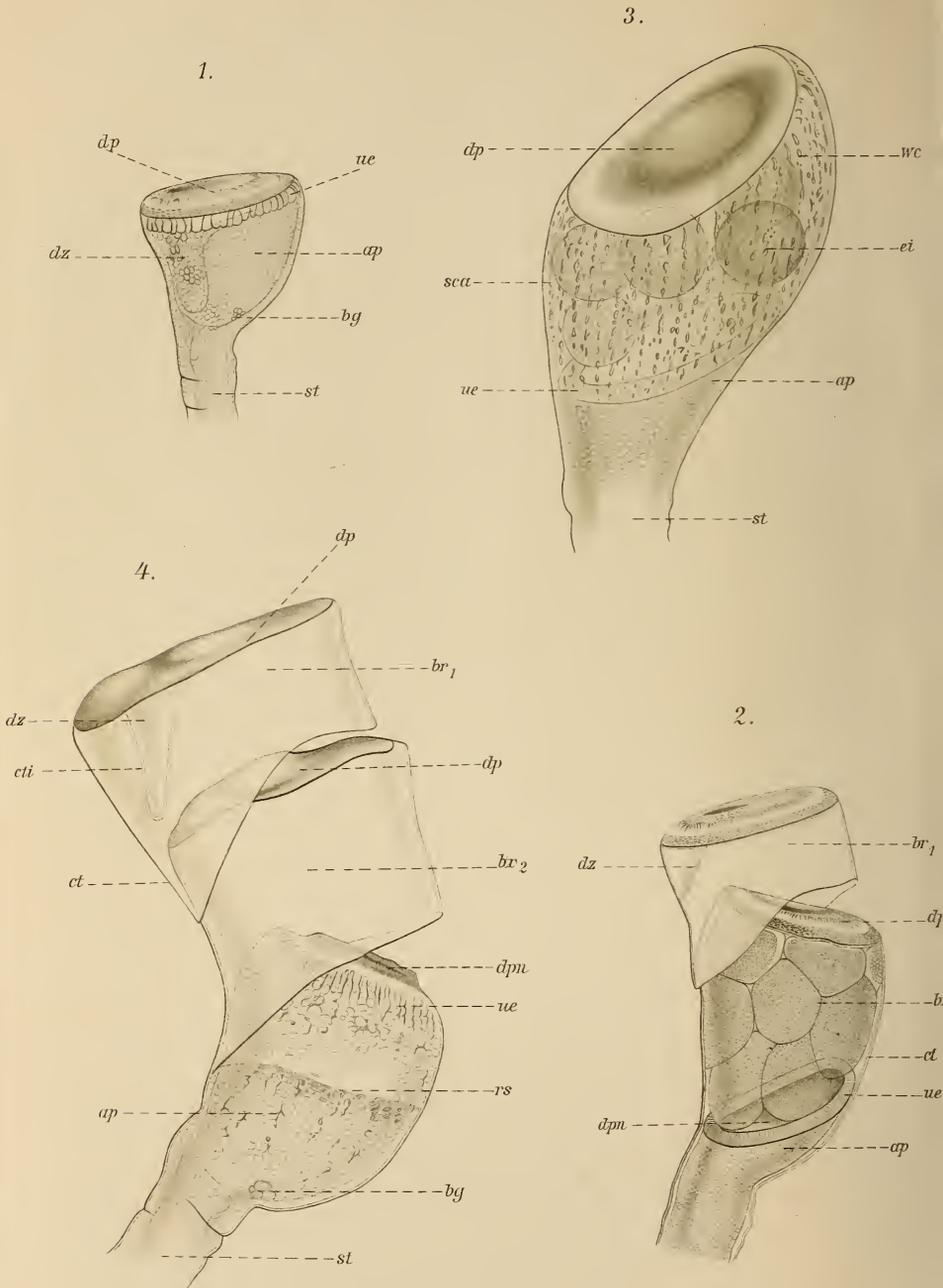
Fig. 5. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum von *Spirorbis corrugatus* vor der Geschlechtsreife des Tieres. Das Objekt wurde entkalkt. Vergr. 106.

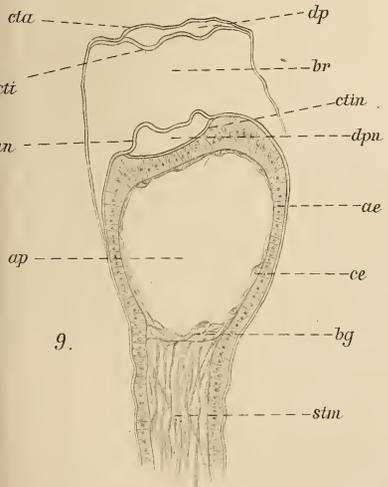
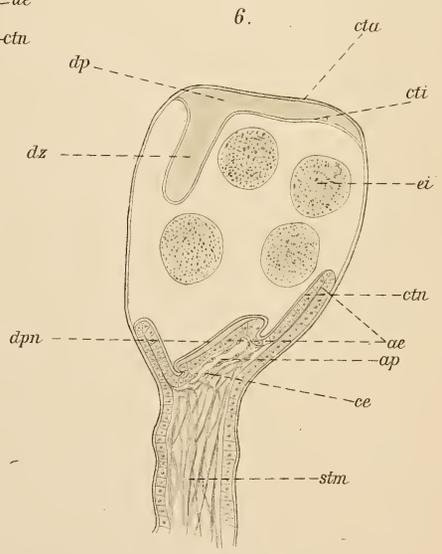
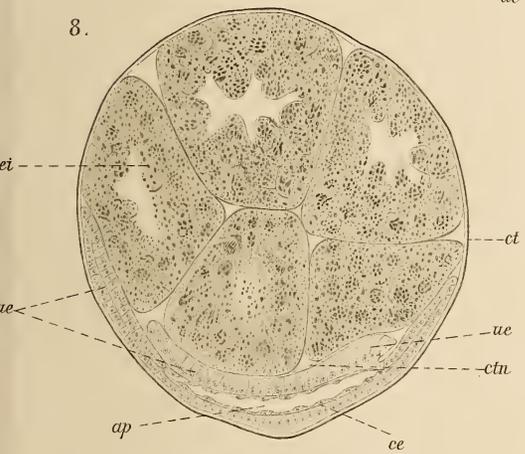
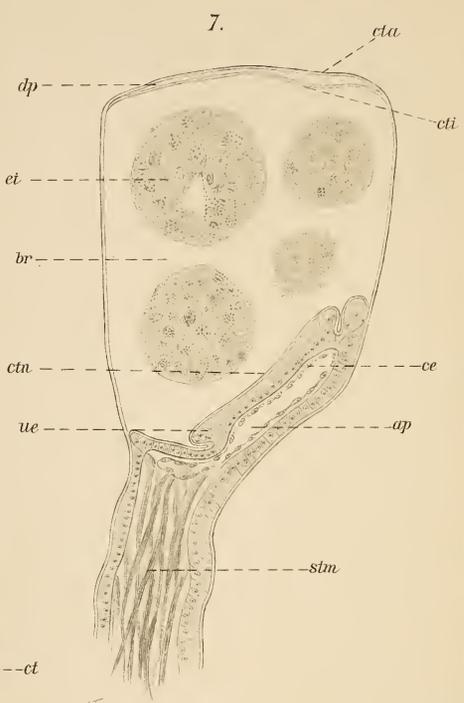
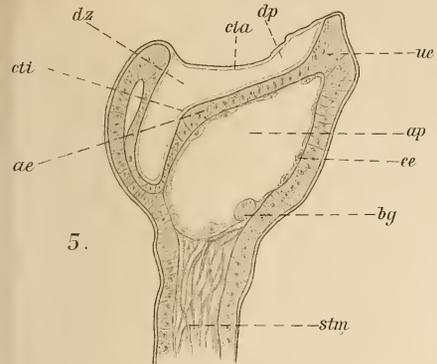
Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch das Operculum von *Spirorbis pusillus* im Stadium des ersten Brutraumes mit dem Deckelzapfen. Der Kalk ist erhalten, das Epithel und die Eier sind etwas schematisiert. Vergr. 106.

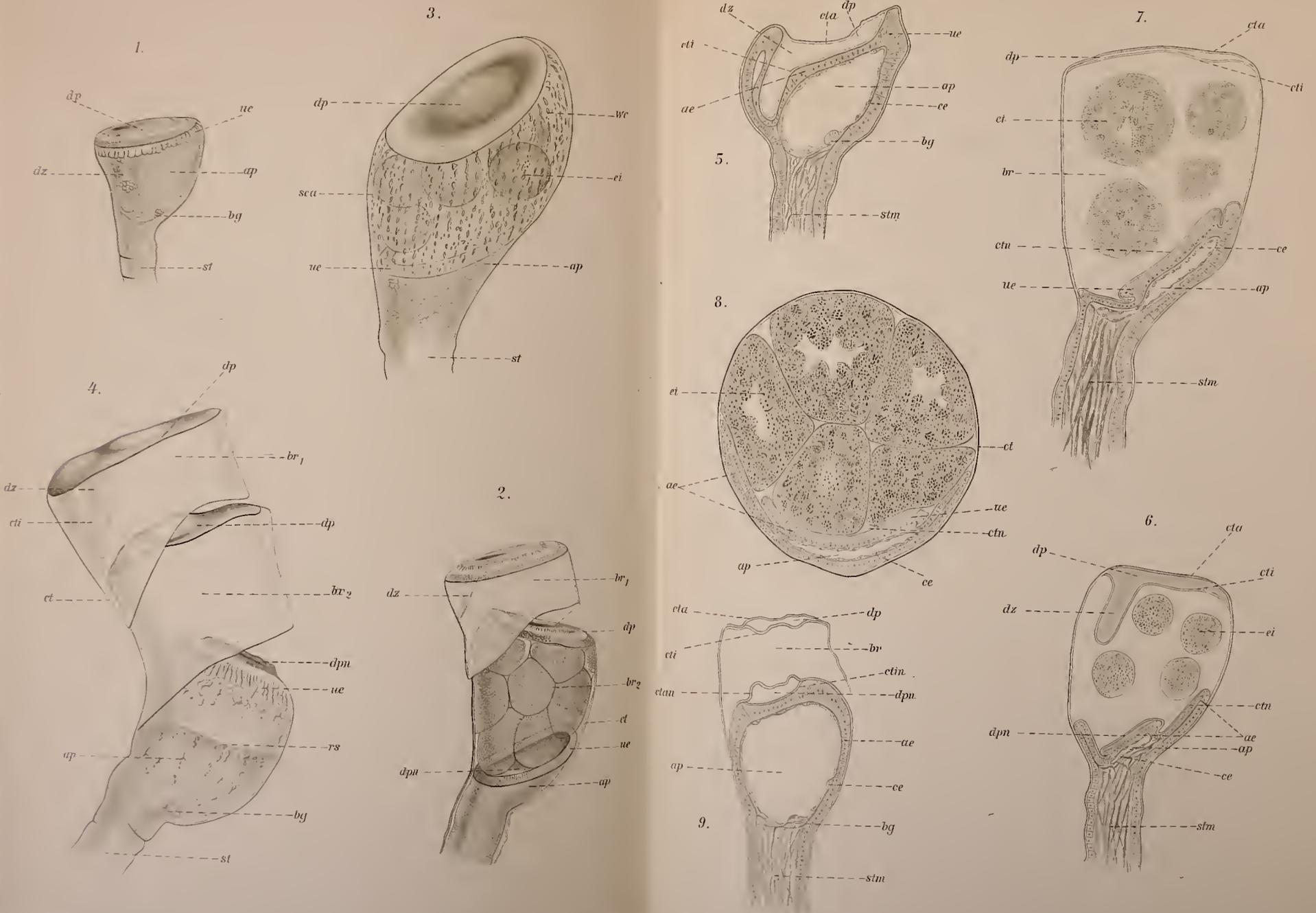
Fig. 7. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum von *Spirorbis pusillus* im Stadium des älteren Brutraumes (ohne Zapfen). Das Objekt wurde entkalkt, die doppelte den Kalk der einfachen Deckelplatte einschließende Cuticula ist erhalten. Vergr. 106.

Fig. 8. Querschnitt durch ein der Fig. 7 entsprechendes Operculum in der Höhe der eingestülpten Ampulle, um die Verhältnisse des Epithels derselben zu zeigen. Vergr. 106.

Fig. 9. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus* im Stadium III (mit ausgestülpter Ampulle). Ein älterer (nicht der erste) Brutraum ist mitgeschnitten. Das Objekt ist entkalkt. Vergr. 106.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [87](#)

Autor(en)/Author(s): Elsler Ernst

Artikel/Article: [Deckel und Brutpflege bei Spirorbis 603-643](#)