

fand die Art im Bodenschlamm der Isar (vielleicht angeschwemmt aus den oberbayrischen Mooren), Wolf hat sie im württembergischen Schwarzwald (Kniebis) im Mooregebiet nachgewiesen, dazu tritt als sein eigener Fundort das Hochmoorgebiet im südlichen Schwarzwald von Jungholz. Als vierter Fundort ist nun der Ennertberg bei Küdinhoven, unweit Beuel, rechtsrheinisch, von mir nachgewiesen. Noch ist mitzuteilen, daß in dem Fangwasser erst nach einigen Tagen sich *C. bicuspidatus* in der Saproelmasse bemerkbar machte, den Kleiber im Verzeichnis der 12 *Cyclops*-Arten der Hochmoorgewässer nicht namhaft macht. Die dem Ennertberge vorgelagerten Flachgelände beherbergen in ihren Sumpfgewässern die verwandten Arten *C. nanus* Sars und *languidus* Sars<sup>3</sup>, zu denen *C. crassicaudis* Sars genetische Beziehung hat.

### 3. Die Keimblätterbildung bei *Dendrocoelum lacteum* Oerst.

Aus dem Zoolog. Institut der k. k. Universität Lemberg unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. Józef Nusbaum-Hilarowicz.

Von Dr. Benedykt Fuliński.

(Mit 11 Figuren.)

eingeg. 15. Mai 1916.

Einleitung. Mit der Entwicklungsgeschichte der Tricladiden haben sich verhältnismäßig wenige Forscher beschäftigt. Knappert (7) hat die Ontogenie von *Planaria fusca* und *Polycelis nigra* untersucht. Metschnikoff (12) hat uns eine ziemlich ausführliche Darstellung der Entwicklungsvorgänge bei *Planaria polychroa* gegeben. Iijima (5) und später Hallez (4) haben zum Thema ihrer Arbeit die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lacteum* gewählt. Curtis (2) und Stevens (15) haben die Embryologie der amerikanischen Formen: *Planaria maculata* und *Pl. simplicissima* studiert. Die Ergebnisse der erwähnten Autoren aber waren wenig zufriedenstellend, und trotzdem sie von Mattiesen (10, 11), der sich mit der Embryologie von *Planaria torva* befaßte, zum großen Teil ergänzt und richtig gestellt wurden, war es doch nicht ohne Interesse, dieses Studiumsobjekt noch einmal zu prüfen.

In der vorliegenden Mitteilung stelle ich meine Ergebnisse über die Entwicklungsvorgänge bei *Dendrocoelum lacteum* dar. Einen Teil meiner Beobachtungen habe ich schon vor dem Weltkriege veröffentlicht (3), und zwar wurden von mir die Embryonalvorgänge der ersten Entwicklungsphase: vom Ei bis zur Bildung des Embryonal-

<sup>3</sup> Farwick, B., Zur Verbreitung des *C. nanus* und *languidus*. Archiv f. Naturg. Berlin, Nicolaische Buchhandlung 1915.

pharynx — behandelt. Die späteren Entwicklungsverhältnisse wollte ich in einer andern demnächst zu veröffentlichenden Arbeit darstellen. Die weltgeschichtlichen Ereignisse sind der Grund, daß das Erscheinen des zweiten Teiles meiner Arbeit sich bis jetzt verzögert hat. Bevor ich aber meine weiteren ausführlichen Beobachtungen zur Veröffentlichung bringe, beschloß ich eine kurze Zusammenfassung der Entwicklungsvorgänge bei *Dendrocoelum lacteum* in vorliegender Mitteilung zu geben.

1) Das Ei, die ersten Furchungskugeln und Topographie der Blastomeren. Das befruchtete, kugelige Ei (Fig. 1) steht mit den benachbarten Dotterzellen in enger Verbindung. Bald entsteht infolge der chemischen Wirkung der Eizelle auf die letzteren eine das Ei umspülende Flüssigkeit, deren Menge allmählich zunimmt. Der Plasmakörper der Eizelle ist in seiner äußeren Partie kompakter als in der inneren, was, da eine Eimembran sich nicht nachweisen läßt, die Abgrenzung des Eiplasmas von der umgebenden Flüssigkeit ermöglicht. Der Kern ist von amöboidaler Gestalt, die aber eine außerordentliche Mannigfaltigkeit zeigt, woraus zu vermuten ist, daß der Eikern eine bedeutende amöboide Bewegungsfähigkeit besitzt. Diese Bewegungen verursachen die Zerspaltung des Kernes in eine ziemlich große Zahl von Karyomeriten. Die Kernsubstanz weist im Ei von *Dendrocoelum lacteum* anfangs keine Sonderung in Chromatinelemente und Nucleolen auf, sondern scheint aus zahlreichen, feinen Körnchen aufgebaut zu sein. Erst im Laufe der Entwicklung werden die Chromatinelemente und Nucleolen gebildet. Die Natur der den Kern bildenden Körnchen habe ich nicht näher untersucht.

Die Furchung der Eizelle ist eine totale und äquale. Während des Furchungsprozesses und während der weiteren Teilungen der einzelnen Blastomeren löst sich die Chromatinsubstanz in feine Körnchen auf, die Nucleolen werden zu zwei entgegengesetzten Häufchen angeordnet, aus der Zelle ausgestoßen und dann nach der Teilung wieder frühzeitig neu gebildet. Die Teilung der Blastomeren erfolgt ziemlich rasch; es entsteht ein Zellenhaufen, der an Präparaten eine unregelmäßige Zellenanordnung aufweist (Fig. 2). In bezug auf die Größe der Eizelle und der späteren Blastomeren ist zu bemerken, daß die einzelnen Derivate etwas kleiner werden, trotzdem aber



Fig. 1. Eine Eizelle aus einem eben abgelegten Kokon. Oc. 4. S. 6. Reichert. DZ, Dotterzellen.

wird das Gesamtvolumen während der weiteren Entwicklung immer größer.

Von großem Interesse war es, zu erforschen, ob die einzelnen Blastomeren ganz regellos angeordnet sind, oder ob sie in bezug auf ihre topographische Lage vielleicht ein gewisses Zellsystem bilden. Diese gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen Blastomeren genau zu erkennen, war deshalb wünschenswert, da die ersten Blastomeren in Form charakteristischer Ketten angeordnet zu sein scheinen. Auf Grund der Wachtrekonstruktions-Präparate bin ich zwar nicht zu exakten Ergebnissen gelangt, denn die große Schwierigkeit in der Beantwortung dieser Frage liegt einerseits in der Natur der Blastomeren, die ja in einzelnen Entwicklungsstufen einander ganz ähnlich sind, wie auch in der Orientierung der Embryonalanlage im Kokon — andererseits in mancherlei nicht zu vermeidenden Fehlern der Schnittmethode (gegenseitige Verlagerung und Verschiebung der ein-

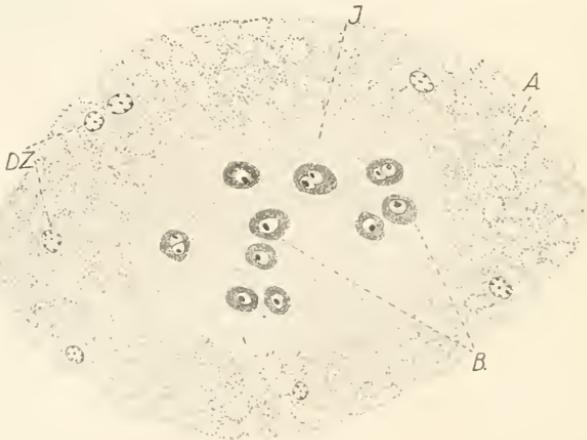


Fig. 2. Ein Schnitt durch das Synectiumstadium. Oc. 4. S. 6. Reichert. A, Außenbezirk; B, Blastomerenzellen; DZ, Dotterzellen; J, Innenbezirk.

zelen locker liegenden Blastomeren), doch habe ich ein etwas klareres Bild als meine Vorgänger über die sich hier abspielenden Prozesse gewonnen. Die Resultate meiner Versuche in dieser Hinsicht möchte ich in folgender Weise zusammenfassen. Die Furchungsprozesse bei *Dendrocoelum lacteum* vollziehen sich im Prinzip höchstwahrscheinlich nach einem spiralförmigen Typus, der auch sekundär sehr stark verändert und vereinfacht wird, also einem Typus, der für die Polychäten von Lang (9), für die Acölen von Bresslau (1a), für die mit den Turbellarien in mancher Hinsicht nahe verwandten Nemertinen von Nusbaum und Oxner (13) festgestellt wurde.

2) Das Synectiumstadium. Im Laufe der Entwicklung wird

das Syncytium gebildet. Die Gestalt der Embryonalanlage ist kugelig oder ellipsoidal. In einer schaumartigen Flüssigkeit scheinen die einzelnen Blastomeren regellos angeordnet zu sein. Die erwähnte Flüssigkeit differenziert sich in 2 Bezirke (Fig. 2), in einen inneren, feinschäumigen, in welchem die einzelnen Blastomeren auftreten und in einen äußeren, grobschaumartigen, stark vacuolisierten, in welchem die Dotterkerne mit scharfen Umrissen und mit zahlreichen an der Peripherie des Kernes angeordneten Körnchen zu finden sind. In der Substanz des inneren Bezirkes sind nur ernährende Stoffe vorhanden, und an ihrem Aufbau hat das aktive Protoplasma der Blastomeren keinen Anteil.

Dieses Stadium hat Iijima zu der Schlußfolgerung gebracht, daß es sich hier um einen Vorgang der Ectoderm- und Entoderm-

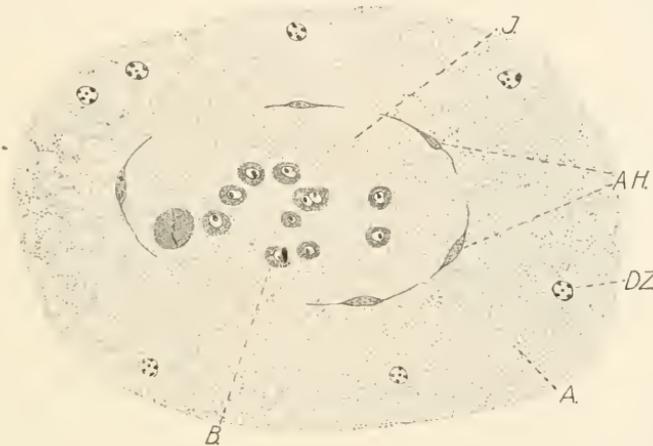


Fig. 3. Ein Schnitt durch das Stadium, in welchem sich die äußere embryonale Hüllmembran entwickelt. Oc. 4. S. 6. Reichert. A, Außenbezirk; AH, äußere embryonale Hüllmembran; B, Blastomerenzellen; DZ, Dotterzellen; J, Innenbezirk.

bildung handle. Die ungenaue Beobachtung der Zellkerne des äußeren Bezirkes hat ihn zu der irrtümlichen Auffassung geführt, daß es Ectodermkerne sind. Nach meinen Beobachtungen erweisen sie sich als Dotterkerne, wofür ihr späteres Verhalten spricht.

Während der weiteren Entwicklung werden manche von den Blastomeren etwas kleiner und gelangen an die Oberfläche des Innenbezirkes, wobei ihre Struktur gänzlich verändert wird. Ihr Plasma tritt in Form von feinen Fäden auf (Fig. 3), die, strahlenförmig angeordnet die Oberfläche des inneren Bezirkes wie mit einem stellenweise zerrissenen Netz bedecken. Nirgends ist ein Zusammenfließen dieser Zellen zu beobachten. Bei stärkeren Vergrößerungen zeigt

das Plasma der Ausläufer einen feinfaserigen Bau, so daß diese Zellen durch ihr Aussehen an Muskelfasern erinnern. Der Kern dieser Zellen behält noch längere Zeit das Aussehen des Blastomerenkernes, bald aber wird er kleiner und streckt sich ein wenig in die Länge. Diese Blastomerenzellen stellen uns die äußeren embryonalen Hüllmembranzellen dar, die Metschnikoff als die ersten Epidermiszellen, Iijima als Muskelzellen, Hallez als »ectoderm primitiv« und Mattiesen als Ectodermhäutchen provisorischer Natur deuteten.

3) Die Entwicklung des embryonalen Pharynx. Die äußeren Hüllmembranzellen, die in den frühesten Stadien ihrer Differenzierung an der Oberfläche des inneren Bezirkes hervortreten, werden im Laufe der Entwicklung gegen die Oberfläche der Außenschicht verschoben und kommen endlich an die Oberfläche der letzteren zu liegen. Zu derselben Zeit kommt es zu einer raschen

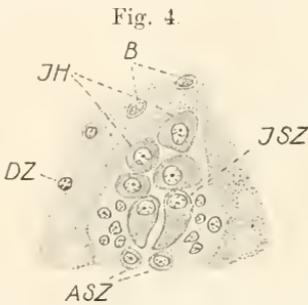


Fig. 4. Ein Längsschnitt durch die erste Anlage des Embryonalpharynx. Oc. 4. S. 6. Reichert. *ASZ*, äußere Schließzellen; *B*, Blastomerenzellen; *DZ*, Dotterzellen; *JH*, innere embryonale Hüllmembran; *JSZ*, innere Schließzellen.

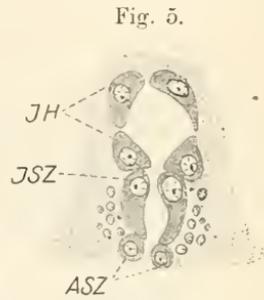


Fig. 5. Ein Längsschnitt durch den embryonalen Pharynx, der noch nicht funktioniert. Oc. 4. S. 6. Reichert. *ASZ*, äußere Schließzellen; *JH*, innere embryonale Hüllmembran; *JSZ*, innere Schließzellen.

Vermehrung der Blastomeren, die sich in ziemlich großer Zahl an einem Pole der Embryonalanlage ansammeln und sich durch die Größe ihrer Plasmahöfe und ihrer Kerne auszeichnen. Dieses Zellenhäufchen stellt uns die erste Anlage des Embryonalpharynx dar. Es ist aus folgenden Zellen aufgebaut. Im Innern treten acht große Zellen hervor, die ich als künftige innere Hüllmembranzellen deute (Fig. 4 *JH*). Oberhalb dieser Zellen sitzen 4 Zellen, die ich als innere Schließzellen betrachte (*JSZ*). An der Oberfläche des Embryos sind auch noch 4 Zellen vorhanden, die ich als äußere Schließzellen bezeichne (*ASZ*). Sowohl rings um die erwähnten Zellen, als auch im Innern des Embryo kommen einige Blastomeren (*B*) zum Vorschein, die sich jedoch schon an der Kugeloberfläche direkt unter der äußeren Hüllmembran zu verteilen beginnen. Im Laufe der

Entwicklung erfährt der beschriebene Zellenhaufen mancherlei Veränderungen. Die acht inneren Hüllmembranzellen bilden ein sackförmiges Gebilde (Fig. 5). Die vier inneren Schließzellen nehmen eine bogenförmige Gestalt an; der der Peripherie des Embryos zugewandte Teil dieser Zellen ist schmaler als der entgegengesetzte; in dem letzteren tritt der große Kern hervor. Rings um die inneren Schließzellen ordnen sich einige Blastomeren in 2 oder 3 Schichten an, die bald ein faserartiges Gerüst bilden. In folgenden Stadien werden auch die acht inneren Hüllmembranzellen stark abgeplattet und spindelförmig ausgezogen. Zur gleichen Zeit tritt die Bildung des Pharynxrohres deutlich zutage. Das letztere wird aus 3 Partien zusammengesetzt. 1) Die inneren Schließzellen bilden die innere Wandung des Pharyngealrohres; 2) die Mittelschicht der Pharyngealwand ist aus einem reticulären Gewebe aufgebaut; 3) die äußere Wandung des Pharyngealrohres bilden die in der Richtung des Embryoradius ausgezogenen Zellen. Ganz an der Oberfläche des Pharyngealrohres treten die äußeren Schließzellen hervor, die in diesem Stadium schon ziemlich stark abgeplattet sind. Der so ausgebildete Embryonalpharynx ist schon befähigt, seine Aufgabe zu erfüllen, nämlich die Dotterzellen aufzuschlucken und sie in das Innere des Embryos zu befördern (Fig. 6).

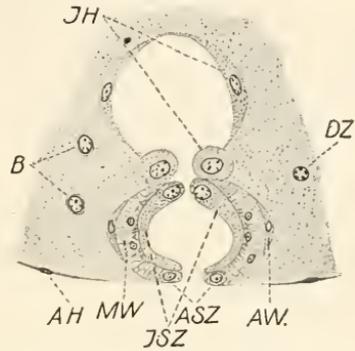


Fig. 6. Ein Längsschnitt durch den embryonalen Pharynx im Stadium, in welchem er schon funktioniert. Oc. 4. S. 6. Reichert. *AH*, äußere embryonale Hüllmembran; *ASZ*, äußere Schließzellen; *AW*, äußere Wandung des Embryonalpharynxrohres; *B*, Blastomerenzellen; *DZ*, Dotterzellen; *JH*, innere, embryonale Hüllmembran; *JSZ*, innere Schließzellen; *MW*, die mittlere Region des Embryonalpharynxrohres.

Die diesbezüglichen Angaben von Metschnikoff, Iijima und Hallez sind im großen und ganzen nicht befriedigend. Erst Mattiesen hat uns eine ausführliche Darstellung der Entwicklung des embryonalen Schlundes gegeben. Meine Nomenklatur jedoch ist eine andre als die von Mattiesen. Die Hauptunterschiede in der Interpretation der einzelnen in dem embryonalen Pharynx hervortretenden Zellarten können wir in folgender Weise kurz angeben. 1) Mattiesens Schließzellen rechne ich den inneren Hüllmembranzellen zu, 2) Mattiesens Entodermzellen (erstes Entoderm) deute ich auch als innere Hüllmembranzellen, 3) Mattiesens erste innere Zellen oder äußere Entodermzellen bezeichne ich als innere Schließzellen, 4) Mattiesens äußere Innenzellen

benenne ich äußere Schließzellen, 5) seine ersten Ectodermzellen betrachte ich als Blastomerenzellen, die in diesem Stadium keiner histologischen Differenzierung unterliegen und später in die äußeren Hüllmembranzellen umgewandelt werden.

4) Das Hohlkugelstadium. Der ausgebildete Embryonalpharynx beginnt Dotterzellen zu verschlucken, wodurch das durch die acht inneren Hüllmembranzellen gebildete Lumen allmählich mit Dotterzellen erfüllt wird. Während der fortschreitenden Aufnahme

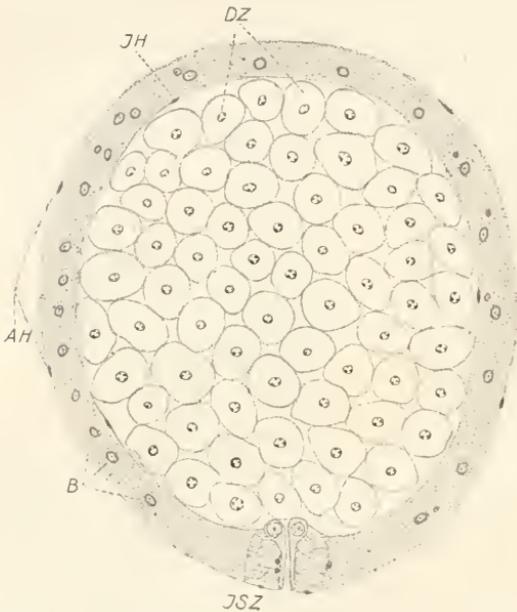


Fig. 7. Ein Längsschnitt durch den embryonalen Pharynx im Stadium, in welchem die Dotterzellen im Innern des Embryo liegen. Oc. 1. S. 6. Reichert. *AH*, äußere embryonale Hüllmembran; *B*, Blastomerenzellen; *DZ*, Dotterzellen; *JH*, innere embryonale Hüllmembran; *JSZ*, innere Schließzellen.

der Dottermasse vergrößert sich die erwähnte Höhle, wobei die sie auskleidenden Hüllmembranzellen stark umgewandelt werden. Sie entsenden nämlich strahlenartige, lange und dünne Fortsätze; es kommt dadurch ein inneres zelliges Netzsystem zustande, das die eindringende Dottermasse einschließt. Im Laufe dieser Vorgänge nimmt der Embryo die Gestalt einer Hohlkugel an, die mit Dotterzellen vollkommen ausgefüllt ist. Die Wand der Hohlkugel stellt sich als eine plasmatische, dünne Schicht dar, in welcher jetzt alle

Blastomeren, die in früheren Stadien im Innern des Embryos unregelmäßig zerstreut lagen, hervortreten (Fig. 7). Ihre Größe, im Vergleich mit der der frühesten Entwicklungsstadien, ist auffallend klein. Sie besitzen ihren eignen Plasmaleib, der sich von der umgebenden, viel helleren Plasmamasse deutlich unterscheidet. Die Vermehrung der Blastomeren ist in diesem Stadium äußerst rege. Die äußeren und inneren Hüllmembranzellen zeichnen sich durch degenerierte und stark lichtbrechende Kerne und ausgezogene Plasmafortsätze aus. In den die äußere Pharyngealwandung bildenden Zellen tritt schon jetzt eine Degeneration auf. Der embryonale

Schlund bewahrt noch in diesem Stadium sein interessantes Aussehen, bald aber geht er zugrunde.

5) Manche theoretische Bemerkungen. Im Stadium der Embryonalpharynxbildung unterscheidet Metschnikoff drei morphologische Elemente: 1) eine Epidermis (Ectoderm), 2) den »Schlundkopf« und 3) indifferente, unter der Epidermis liegende Zellen, die Differenzierungsprodukte der »in der letzten Instanz aus der Eizelle entstandenen Embryonalzellen« sind. In einem späteren Entwicklungsstadium kommt es zur Bildung einer Rindenschicht; die in der letzteren hervortretenden Embryonalzellen faßt Metschnikoff als Mesoderm auf. Die Dotterzellen, die im Hohlkugelstadium in den Hohlraum zu liegen kommen, repräsentieren nach Metschnikoff eine Art »vicarierendes Entoderm« und werden zu echten Epithelzellen umgewandelt. Als Überrest eines primären Entoderms betrachtet er die kleine Zellgruppe, die er unterhalb des »Larvenschlundkopfes« gesehen und als Entodermrudiment bezeichnet hat.

Nach Iijima sind schon alle Keimblätter in demjenigen Stadium vorhanden, in welchem die Embryonalpharynxanlage hervortritt; das Entoderm besteht 1) aus Zellen, die an der Bildung des Embryonalpharynx teilnehmen, 2) aus einigen Zellen, die im Centrum des Embryos zu liegen kommen; das Ectoderm wird durch die abgeplatteten Zellen meiner äußeren embryonalen Hüllmembran repräsentiert; dem Mesoderm endlich gehören die Zellen, die zwischen Ectoderm und Entoderm hervortreten. Im Hohlkugelstadium unterliegen nach Iijima die Keimblätter schon einer Differenzierung. An Stelle des Ectoderms treten spärliche, sehr stark abgeplattete Zellen. Das Mesoderm weist zahlreiche Kerne auf, die sich in der plasmatischen Wand des Hohlkugelstadiums befinden und »meistens mit mehr oder minder deutlichen Zellgrenzen versehen sind«. Das Entoderm tritt in diesem Stadium in Form abgeplatteter Zellen auf, die das definitive Darmepithel bilden.

Nach Hallez weist der Embryo im Hohlkugelstadium auch schon alle Keimblätter auf: eine Ectodermschicht, einen aus 4 Zellen zusammengesetzten Entodermzellenhaufen und eine mittlere Zellschicht, die den embryonalen Pharynx und alle Gewebe des ausgewachsenen Tieres bildet und die von ihm als Pseudomesoderm aufgefaßt wird.

Zu ganz ähnlichen Schlüssen gelangte Mattiesen in seinen theoretischen Bemerkungen. Das Hohlkugelstadium betrachtet er als Gastrulastadium, denn auf dieser Entwicklungsstufe besitzt der Embryo alle einer Gastrula zukommende Teile. Das Ectoderm wird durch ein stark lichtbrechendes und dünnes Ectodermhäutchen ver-

treten; als Entoderm deutet Mattiesen die abgeplatteten Zellen, die von innen den Embryo auskleiden: dazwischen liegt das Mesenchym, das in früheren Stadien aus spärlichen Zellen aufgebaut ist, in späteren aber durch die rege Zellenvermehrung entsprechend an Größe zunimmt. Der im Hohlkugelstadium hervortretende Embryonalschlund stellt uns einen umgewandelten Blastoporus dar. Mesenchymzellen dürfen aber als Mesodermzellen nicht gedeutet werden, denn sie stellen ein indifferentes Material dar, das verschiedenerweise verwendet werden kann.

Auf Grund meiner Beobachtungen bin ich zu der Ansicht gelangt, daß die beschriebenen Entwicklungsstadien bei *Dendrocoelum lacteum* nur als ein verschiedene Entwicklungsstufen durchlaufendes Blastulastadium zu deuten sind. Das Ectoderm und das Entodermhäutchen meiner Vorgänger betrachte ich als embryonale Hüllmembranen, als Embryonalgebilde sui generis, die am Bau des definitiven Tieres sich nicht beteiligen und in späteren Entwicklungsstadien, wie dies Hallez und Mattiesen festgestellt haben, spurlos zugrunde gehen. Ihre Entwicklung aus den Blastomerenzellen spricht meiner Meinung nach noch nicht für die Annahme, daß es sich hier um einen Keimblätter-Differenzierungsvorgang handle. Daß die erwähnten Gebilde nur als embryonale, provisorische Hüllmembranen gedeutet werden dürfen, dafür finden wir unwiderlegliche Beweise einerseits in den übereinstimmenden Schilderungen der beiden Gebilde durch alle meine Vorgänger; andererseits in den ähnlichen Entwicklungsvorgängen bei andern Tiergruppen. Dieser Umstand muß auch zugunsten der Annahme verwertet werden, daß die Rindenschicht von Zellen im Hohlkugelstadium eine Blastomerenansammlung darstellt, die ein Urmaterial für alle Gewebe des ausgewachsenen Tieres bildet. Daraus geht auch hervor, daß es tatsächlich unmöglich ist, schon in den oben beschriebenen Stadien von scharf gesonderten Keimblättern zu sprechen. — Was den embryonalen Schlund anbelangt, so deute ich ihn als ein aus Blastomeren sich entwickelndes Embryonalorgan, das samt den beiden Embryonalhüllen zugrunde geht.

6) Die Keimstreifbildung. Da der Embryonalschlund seine Rolle bereits erfüllt hat, d. h. da die Dotterzellen in das Innere des Embryos durch den Embryonalpharynx befördert wurden, unterliegen die Blastomeren einer raschen Vermehrung. Besonders rege Teilungserscheinungen treten an 3 Stellen hervor: 1) rings um den embryonalen Pharynx, 2) auf dem künftigen Kopfende und 3) auf dem entgegengesetzten Pole des Embryos. Auf diese Weise geht die anfangs einheitliche Blastomeren-schicht in ein Gebilde über, das aus 3 Zellenverdickungen aufgebaut ist. Die mittlere stellt uns die

Pharyngealanlage, die vordere das Baumaterial für den vorderen, die hintere für den hinteren Teil des Tieres dar (Fig. 8). Nach der Analogie mit der Keimanlage der andern Tiergruppen habe ich die jetzt auftretenden Embryonalanlagen »Keimstreif« benannt. Durch diese Entwicklungsvorgänge sind wir schon über die ventrale bzw. dorsale Seite des Wurmes gut orientiert, denn die erwähnten Verdickungen treten auf der ventralen Seite des Tieres hervor.

Längs- und Querschnitte von dem Embryo in diesem Stadium belehren uns, daß die vordere Verdickung ziemlich weit nach vorn dahintrückt; sie ist mehrschichtig und geht rückwärts in die Pharyngealanlage über. Die letztere ist nicht so breit wie die vordere und

Fig. 8.

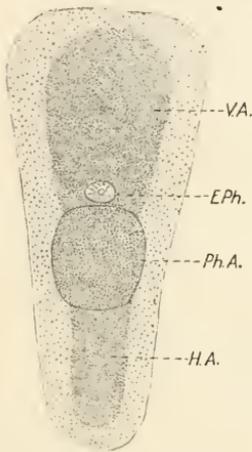


Fig. 9.

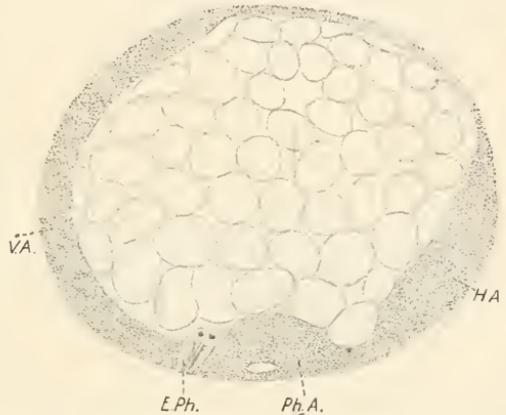


Fig. 8. Schematische Darstellung des Keimstreifens von *Dendrocoelum lacteum*. V.A., vordere Embryonalanlage; EPh., Embryonalpharynx; Ph.A., Anlage des definitiven Pharynx; H.A., hintere Embryonalanlage.

Fig. 9. Schematischer Längsschnitt durch den Keimstreif von *D. lacteum*. E.Ph., Embryonalpharynx; H.A., hintere Embryonalanlage; Ph.A., Anlage des definitiven Pharynx; V.A., vordere Embryonalanlage.

drängt sich ziemlich weit mit ihrem Zellmaterial ins Dotter hinein. Die hintere Zellenverdickung ist am schmalsten und an Zellmaterial am ärmsten und drängt sich auch ins Dotter hinein (Fig. 9).

Mit dem Hervortreten der definitiven Pharynxanlage wird schon die Durchführung der künftigen bilateralen Symmetrieebene des Wurmes ermöglicht, welche durch die topographische Lage der Pharynxanlage und des provisorischen Embryonalpharynx bestimmt wird. Im Laufe dieser Entwicklungsvorgänge geht der anfangs kugelähnliche Embryo allmählich in eine Linsenform und später in ein langgestrecktes und abgeplattetes Ellipsoid über, wobei die Pharynxanlage etwas nach rückwärts vorgeschoben wird.

Die Durchmusterung der Schnitte über den Embryo im Stadium, in welchem der Keimstreif angelegt wird, führt uns zu folgenden Ergebnissen: Auf der inneren Seite aller 3 Keimanlagen werden manche Embryonalzellen bedeutend verändert. Ihr Kern wird größer und mit eigenem Plasmahof ausgestattet. Sie treten vereinzelt oder gruppenweise zu zwei oder drei längs der Embryonalanlagen zerstreut hervor (Fig. 10). Sie stellen uns die Entodermelemente dar. Die inneren Hüllmembranzellen unterliegen in diesem Stadium einer Degeneration und sind schon in späteren Stadien nicht mehr zu bemerken. Bald kann man in der mittleren Pharynxanlage manche wichtige Entwicklungserscheinungen feststellen. Nämlich an der äußeren Oberfläche dieser

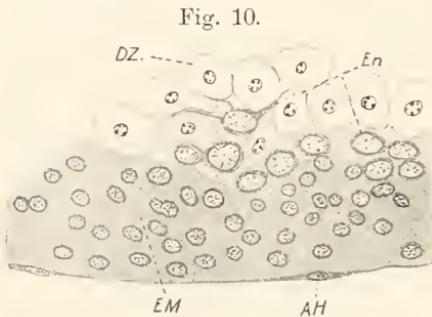


Fig. 10.

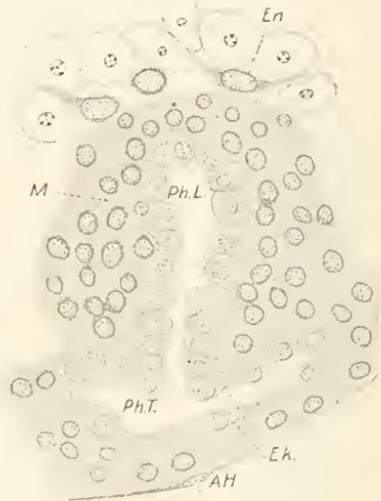


Fig. 11.

Fig. 10. Fragment eines Längsschnitts durch die vordere Embryonalanlage im Stadium der Keimblätterdifferenzierung. Oc. 4. S. hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ . Reichert. AH, äußere embryonale Hüllmembran; DZ., Dotterzellen; EM, primäres Ectoderm; En, Entodermzellen.

Fig. 11. Ein Längsschnitt durch die Anlage des definitiven Pharynx. Oc. 4. S. hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ . Reichert. AH, äußere embryonale Hüllmembran; Ek, definitives Ectoderm; En, Entodermzellen; M, Mesodermzellen; Ph.L., Pharynxlumen; Ph.T., Pharyngealtasche.

Keimanlage, unmittelbar unter den äußeren Hüllmembranzellen, werden einige Embryonalzellen angesammelt, die etwas größer als die benachbarten werden. Es entsteht zwischen ihnen eine Höhle, die eben durch diese Zellen, indem sich die letzteren in Form eines Epithels angeordnet haben, ausgekleidet ist. Die Höhle nimmt an Volumen zu, wobei auf ihrer dorsalen Seite zwei Einstülpungen zu beobachten sind: eine innere, schmale und eine äußere, ringförmige. Auf diese Weise werden die ersten Anlagen der Auskleidung der künftigen Pharyngealtasche und des Pharyngealrohres gekennzeichnet (Fig. 11).

Wir sind also zur Kenntnis jenes Stadiums gelangt, in welchem

die Sonderung des Zellmaterials in primäre Keimblätter sich anzudeuten beginnt. Am frühesten und am deutlichsten entwickeln sich aus dem indifferenten Embryonalzellenmaterial die Entodermelemente. Sowohl die Gestalt der Zellen und die Struktur der Kerne, als auch die Topographie dieser Zellen sind für sie als charakteristische Merkmale aufzufassen. Nach der Absonderung der Entodermzellen bleibt der größere Teil der Blastomerenzellen als ein indifferentes Material zurück, das aber bald einer Differenzierung unterliegt. Am frühesten wird diese Differenzierungserscheinung in der Pharyngealanlage vollzogen. Auf diese Weise wird das ganze Embryonalmaterial in die zwei primären Keimblätter gesondert: in das Entoderm, das unmittelbar auf der Oberfläche der Dottermasse zu liegen kommt, und in das primäre Ectoderm, das später das definitive Ectoderm und Mesoderm liefert. Die Sonderung des äußeren und des mittleren Keimblattes vollzieht sich aber nicht an allen Stellen zu derselben Zeit; am frühesten erfolgt dies in der Schlundregion, etwas später in der Kopfregion, am spätesten in der Caudalregion.

7) Ectoderm. Nach der Absonderung der Entodermzellen differenziert sich der zurückgebliebene Teil der Blastomeren im Laufe der Entwicklung in eine mehr äußere und in eine mittlere Partie von Zellen. Die erste stellt uns eben das Zellmaterial dar, aus welchem sich die äußere, epitheliale Bekleidung des Tieres und das Nervensystem entwickeln. In bezug auf die topographische Lage dieser Zellen muß man sie als Ectodermzellen betrachten. Das sekundäre Ectoderm differenziert sich während der weiteren Entwicklungsvorgänge in 2 Zellenelemente: 1) in die Epidermiszellen und 2) in die Nervenzellen.

Die Bildung der Epidermis kommt dadurch zustande, daß die Ectodermzellen unter den äußeren Hüllmembranzellen in Form einer lockeren Schicht angesammelt werden. Anfangs sind sie mit ihrer Hauptachse parallel zu der Oberfläche des Tieres angeordnet, bald aber, indem ihre Zahl zunimmt, treten sie in Form eines platten Epithels hervor (zuerst auf der Ventralseite, dann an der Dorsalseite des Tieres), wobei die äußeren Hüllmembranzellen zugrunde gehen. Die Vermehrung der Epidermiszellen vollzieht sich in diesem Stadium nur auf Kosten der lose zerstreuten Ectodermzellen. Nachdem die Epidermiszellen den Embryo bedeckt haben, kann man schon keinen Nachschub von andern Zellen beobachten, die an der Bekleidung des Embryos beteiligt werden. Von diesem Stadium an muß also die Bildung der Hautschicht ausschließlich von der bereits gebildeten Epithelschicht besorgt werden, und da der Embryo in bezug auf seine Oberfläche immer größer wird, so müssen die Zellen der

letzteren sowohl an der Ventralseite als auch an der Dorsalseite ziemlich stark abgeplattet werden.

Über die Bildung der Epidermis finden wir in den Arbeiten von Metschnikoff, Iijima und Hallez nur lückenhafte Angaben; ziemlich genau dagegen hat Mattiesen ihre Bildungsweise geschildert. Unter seinem ersten Ectoderm (meinen äußeren Hüllmembranzellen), »das in Form eines hellen Häutchens mit spärlichen Kernen hervortritt, ist eine zweite Lage stark abgeflachter, epithelartig aneinander gereihter Zellen zu finden«. Diese unter dem »Ectodermhäutchen« liegenden flachen Zellpartien, von Mattiesen Ersatzzellen genannt, sind bestimmt, das Ectoderm zu erneuern. Sie sind also meinen Epidermiszellen homolog.

Sehr interessant sind die Angaben von Bresslau über die Bildung der Epidermis bei Rhabdocöliiden, bei welchen die Epidermisbildung auf Kosten der am meisten peripherer gelegenen Zellen der Embryonalanlage erfolgt, nämlich durch diesen Vorgang, daß einige Zellen sich von den übrigen Zellen etwas absondern, allmählich mehr und mehr an Plasma gewinnen und zu einer epithelialen Schicht zusammenfließen. Die Bildungsweise der Epidermis bei *Dendrocoelum lacteum* stimmt also mit jener der Rhabdocöliiden vollkommen überein.

Das Ectoderm, wie ich schon oben angedeutet habe, differenziert sich im Laufe der Entwicklung in Epidermiszellen und Nervenanlagen. Die größte Ansammlung der letzteren tritt in der vorderen Keimanlage hervor, wo sehr früh die ersten Spuren des Gehirns zu bemerken sind. Von großer Bedeutung in dieser Hinsicht ist der Umstand, daß in jungen Stadien die Epidermiszellen mit den Nervenanlagen im engsten Zusammenhange stehen. Erst im Laufe der Embryonalprozesse vollzieht sich allmählich die histologische Differenzierung des Nervensystems und der Epidermis, wobei sich der diesbezügliche Entwicklungsprozeß vom Gehirn nach hinten ventralwärts erstreckt. Die Gehirnanlage stellt sich uns in den frühesten Entwicklungsstadien als eine Ansammlung von Zellen dar, die sich nur durch die Größe ihrer Kerne von den benachbarten unterscheiden. Sie sind in zwei nebeneinander liegende Zellgruppen ordnungslos angehäuft. Wenn aber die Epidermis in dieser Region schon deutlich ausgebildet ist, wird die Gehirnanlage in die Mitte der Mesodermzellen verschoben und stellt sich als ein einfaches Gebilde dar, das aber doch einen symmetrischen Bau aufweist. Bald nimmt das Gehirn eine zackige Gestalt an. In seiner Mitte bildet sich die sogenannte Leydig'sche Substanz. — Die ersten Anlagen des Gehirns sind also paarig, miteinander nicht verbunden. Erst später werden

sie vereinigt, indem die sie verbindende Quercommissur ausgebildet wird; an dieser Stelle weist das Gehirn eine mediane Einschnürung in Form einer rinnenartigen dorsalen und ventralen Furche auf.

Die Entwicklung der Längsnervenstämme kommt zuerst — wie ich schon hervorgehoben habe — in dem vordersten Teil der Keimanlage zum Vorschein; in andern Teilen differenziert sich das Ectoderm in Epidermis- und Nervenzellen während der späteren Entwicklungsphasen. Es ist deshalb selbstverständlich, daß, wenn wir im vorderen Teil des Embryos schon ein ziemlich hoch differenziertes Nervensystem haben, im hinteren Teil des sich entwickelnden Tieres das letztere nur die ersten Entwicklungsstufen durchgemacht hat. Die Entwicklung der Längsnervenstämme vollzieht sich im Prinzip ganz ähnlich wie die Entwicklung des Gehirns. Längs des Embryos, an seiner Ventralseite, differenzieren sich die Ectodermzellen in zwei von vorn nach rückwärts stellenweise zerrissene Zellstränge, die auch mit der Epidermis in engem Zusammenhang stehen. Eine Verwechslung dieser Zellen mit den Mesodermzellen ist dadurch ausgeschlossen, weil sie durch ihr Aussehen und durch ihre Struktur gekennzeichnet werden. Gleichzeitig mit der Bildung der Epidermis werden auch die Längsnervenstämme, ähnlich wie das Gehirn, in das Innere des Embryos verschoben, wo sie weiteren Differenzierungsprozessen unterliegen. — Es ist hervorzuheben, daß die Längsnervenstämme selbständig angelegt werden, und daß sie also als Ausläufer der Gehirnganglien nicht aufgefaßt werden dürfen.

In bezug auf die Herstammung des Nervensystems neigt sich Metschnikoff zu der von den Gebrüdern Hertwig geäußerten Vermutung, daß das Nervensystem der Süßwasserplanarien mesenchymatösen Ursprungs sein soll. Denselben Standpunkt vertritt auch Iijima. Auch Hallez konnte nicht die ectodermalen Anlagen des Nervensystems feststellen. Nach Mattiesen verhält sich das Nervensystem der Tricladiden hinsichtlich seiner Herkunft ganz ähnlich wie der definitive Pharynx. Er stützte seine Beobachtungen auf Embryonen der vorbeschriebenen Stadien, in welchen das vordere Gehirnganglienpaar und die Längsnervenstämme bereits inmitten des Mesoderms liegen. »Da wir aber« — sagt Mattiesen — »ihre allererste Anlage nicht kennen, sehe ich darin noch keinen zwingenden Grund für eine Ableitung des Nervensystems aus dem Mesoderm, wozu meine Vorgänger neigen.« Das vordere Centralganglion bildet sich nach Mattiesen in einer Anhäufung von Mesenchymzellen, die uns ein völlig undifferenziertes Zellmaterial darstellt. »Vielleicht« — schreibt Mattiesen weiter — »handelt es sich auch hierbei um von der subepithelialen Schicht eingewucherte ectodermale Elemente. . . . Es

ist schwer, Ganglienzellen, welche die wohlausgebildete Punktsubstanz des Ganglion umgeben, von der Masse der umgebenden Mesenchymzellen zu unterscheiden.\* Bei den Polycladen treten nach Langs Untersuchungen die ersten Gehirnganglienanlagen dicht unter dem Epithel hervor. Die scharfe Scheidelinie, welche sonst überall am Körper das Epithel von dem darunter liegenden Gewebe abgrenzt, ist in dieser Gegend verwischt, und man sieht häufig Zellen an der Grenze zwischen dem Epithel und den Gehirnanlagen. Erst später werden die Gehirnanlagen vom Ectoderm losgelöst und vom Körperepithel durch eine Schicht des Körperparenchyms getrennt. Auch bei den Rhabdocöliiden steht nach Bresslaus Beobachtungen die Hirnanlage im engsten Zusammenhang mit den das Körperepithel bildenden Zellen. — Diese Angaben sind in theoretischer Hinsicht von großer Bedeutung, denn sie sagen, daß das Embryonalmaterial, das einerseits die Epidermiszellen, andererseits das Nervensystem liefert, ein einheitliches primäres, embryonales Gebilde darstellt. Wie wir oben dargelegt haben, treten die Epidermiszellen und Nervensystemanlagen bei *Dendrocoelum lacteum* in den frühesten Stadien in engem, genetischem Zusammenhange hervor; sie bilden ein einheitliches Ganze, das sich im Laufe der Entwicklung differenziert. Wir sind also berechtigt, das gemeinsame Urmaterial des Körperepithels und Nervensystems als Ectoderm zu bezeichnen.

8) Entoderm. Im Stadium der Keimblätterdifferenzierung treten die ersten Darmepithelanlagen in der Form lockerer, an der Oberfläche der Dottermasse angeordneter Zellen hervor, und zwar in ziemlich großer Zahl an der Spitze der in den Dotter eindringenden Pharyngealanlage, in der Kopf- und etwas später in der Caudalregion des Embryos. Die Zellen des inneren Blattes behalten immer ihre Individualität, wenn sie vereinzelt hervortreten; wenn sie sich aber in größerer Anzahl nebeneinander anhäufen, weisen sie ein ganz anderes Aussehen auf: die Zellgrenzen werden verwischt, und einzelne Zellen fließen in eine Art von Syncytium zusammen. Gleichzeitig mit der Bildung der Epidermis und des Nervensystems findet eine rege Vermehrung der Entodermzellen statt, wobei die Teilungsprodukte auf die inneren seitlichen und dorsalen Partien des Embryos übergehen und dadurch eine immer größere Oberfläche der Dottermasse umgeben. Parallel mit der Umwachsung des Dotters durch die Entodermzellen dringen einige von ihnen in die Dottermasse hinein, verlieren ihre längliche Gestalt, und indem sie an Plasma etwas reicher werden, senden sie größere oder kleinere Fortsätze aus. Eben durch diese plasmatischen, oft sehr feinen Fortsätze wird die ganze Dottermasse in ihrer peripheren Partie in ziemlich kleine Teile zer-

stückelt. Während dieses Vorganges geht das Nährmaterial in ein charakteristisches Serum über, das aus größeren oder kleineren Dotterballen zusammengesetzt ist.

Die Darmepithelanlagen dringen in die Dottermasse nur an einigen Stellen ein, nämlich an denjenigen, die den späteren Darmschnürungen des ausgewachsenen Tieres entsprechen. Die Darmhöhle stellt sich also anfangs in Form eines ausgezogenen Ellipsoids dar, an dessen Oberfläche im Laufe der Entwicklung zuerst kleinere, dann größere Entodermzellanhäufungen sich bilden, die eine Reduktion des Darmlumens an entsprechenden Stellen verursachen. Gleichzeitig dringen die Mesodermzellen in die zwischen den einzelnen, eben durch diesen Vorgang sich bildenden »Darmeinstülpungen« Räume hinein, um dort den mesodermalen Elementen ihren Ursprung zu geben. Die Darmdivertikel entstehen also nicht durch die Einstülpungen des Darmepithels nach außen, sondern durch einen Reduktionsvorgang des Darmlumens, indem die Entodermzellen an entsprechenden Stellen hineinwachsen; in diesem Falle also haben wir es nicht mit den Darmeinstülpungen, sondern mit den Darmschnürungen zu tun.

Weil die Pharynxanlage stark in die Darmhöhle hineinwächst, zerfällt letztere bald in einen größeren vorderen und einen kleineren, hinteren Teil. Die im ausgebildeten Tier hervortretenden zwei hinteren Darmkanäle stellen sich in jungen Embryonen auch als ein einheitliches Gebilde dar, das später in 2 Schenkel geteilt wird. Diese Erscheinung kommt dadurch zustande, daß in dem am Anfang einheitlichen, hinteren Teil der Darmhöhle zuerst die Ectodermzellen, später die Mesodermzellen eindringen. Es werden nämlich an der hinteren inneren Seite der Pharyngealtasche, wie auch an der inneren Bauchseite und am hinteren Ende des Embryos die Embryonalzellen angehäuft, die gegeneinander wie auch dorsalwärts entgegenwachsen, wodurch sich die Zerspaltung des hinteren Teiles der Darmhöhle in 2 Schenkel vollzieht.

Von meinen Vorgängern hat nur Hallez die Sonderung der Blastomeren (Hallezs Wanderzellen) in das Entoderm ziemlich gut beschrieben, nämlich als erste Darmepithelanlagen betrachtet der französische Gelehrte die Embryonalzellen, die auf der inneren Oberfläche des Keimstreifes hervortreten. Sie unterscheiden sich von reinen Wanderzellen vor allem durch ihre Größe. Anfangs liegen sie zerstreut, bald aber bilden sie eine einheitliche Zellschicht, die zuerst in der Kopffregion zustande kommt. Die Entodermzellen absorbieren die Dottermasse in einem so hohen Grade, daß ihr Aussehen an Dotterzellen erinnert. Dieser Umstand war vielleicht die

Ursache der irrtümlichen Auffassung von Metschnikoff, der, wie bekannt, behauptet, daß das Darmepithel bei den Tricladiden aus dem Dotter gebildet wird. Ich war also imstande, die Beobachtungen von Hallez über die Darmepithelanlagen zu bestätigen und etwas zu ergänzen.

Die geschilderten Entwicklungsvorgänge, die zur Darmbildung bei *Dendrocoelum lacteum* führen, vollziehen sich ganz ähnlich denjenigen, die Bresslau für die Rhabdocöliiden beschrieben hat. »Die Bildung von Darm geht einmal von den undifferenzierten und locker angeordneten Zellen der peripheren Wanderschichten des Embryos aus«; an seinem Aufbau nimmt auch eine Anzahl von Zellen teil, die dorsal von der Schlundanlage der Aussackung der inneren Pharyngealtasche aufgelagert sind. Der Darmbildungstypus bei Rhabdocöliiden und Tricladiden muß daher — meiner Meinung nach — als ein gemeinsamer für diese Tiergruppen betrachtet werden. Es gibt natürlich kleine Abweichungen, die aber nicht groß genug sind, um ihn zu verwischen. Wir müssen auf Grund der Beobachtungen von Bresslau und meiner Angaben feststellen, daß am definitiven Aufbau des Darmepithels diejenigen Zellen teilnehmen, die aus den indifferenten Embryonalzellen herkommen und die in bezug auf ihre topographische Lage und ihre histologische Beschaffenheit als Homologon der Entodermzellen aufgefaßt werden dürfen.

9) Mesoderm. Das mittlere Keimblatt wird in dem Absonderungsprozeß des sekundären Ectoderms dadurch gekennzeichnet, daß seine Zellelemente vorwiegend durch ihre etwas geringere Größe von jenen sich unterscheiden und erst ziemlich spät, wie schon die Hautbekleidung und das Nervensystem in der Entwicklung weit vorgeschritten sind, einer histologischen Differenzierung unterliegen. Die Mesodermzellen bilden ein Syncytium. Im Laufe der Entwicklung liefern sie 1) Muskelelemente, 2) zahlreiche Zelldrüsen und 3) das Parenchymgewebe. Das letztere, von den Autoren sehr verschieden beurteilt und benannt, besteht aus Zellelementen von variabler Form. [Großer Kern mit schmalen Plasmahof ohne Fortsätze, Elemente mit etwas ausgezogenem Kern und mit einem größeren Plasmahof mit Fortsätzen, oft Kerne selbst mit sehr schmalen Plasmasaum.] Eine Scheidung der das Parenchymgewebe bildenden Zellelemente kann man an ausgeschlüpften Embryonen mit Exaktheit nicht durchführen. Den sogenannten Stammzellen stehe ich deshalb skeptisch gegenüber, und in dieser Hinsicht bin ich der Meinung Steinmanns (14) und Wilhelmis (15), welche, wie bekannt, eine Annahme besonderer, omnipotenter, strukturell verschiedener Zellen — Stammzellen — durchaus ablehnen. Die histologische Beschaffen-

heit des Parenchymgewebes kann man so präzisieren: Die Parenchymzellen sind differenzierte Mesodermzellen; sie zeigen ziemlich verschiedene Übergangstypen — bis zu den primitiven Mesodermzellen; da sie einen geringen Differenzierungsgrad der Mesodermzellen darstellen, können sie auch leicht bei den metaplastischen Vorgängen zu den Embryonalzellen rückgebildet werden.

10) Schlundapparat. Im Kapitel über die Keimstreifenentwicklung werden die ersten Entwicklungsphasen des definitiven Schlundapparates dargestellt. Die Entwicklungsvorgänge, die sich später im Schlundapparate abspielen, wurden weder von Metschnikoff und Iijima, noch von Hallez und Mattiesen verfolgt. Keiner von ihnen versuchte zu erforschen, welchen Umgestaltungen die die Pharyngealtasche und den distalen Teil des Pharyngealrohres auskleidenden Epithelzellen unterliegen; auf welche Weise die Umwandlung der Epithelzellen in die kernlose, wimpertragende Schicht vollzogen wird. Die diesbezüglichen lückenhaften Angaben meiner Vorgänger wurden erst vor einigen Jahren durch die Studien von Jander (6) und Korotneff (8) ergänzt. Ich bin imstande, die Ergebnisse der letzteren zu bestätigen.

Die Pharyngealtasche und das Pharyngealrohr werden sehr früh mit den Ectodermzellen ausgekleidet (Fig. 11). Die Wand der Pharyngealtasche wird aus langgestreckten Zellen gebildet, die im Laufe der Entwicklung in eine feine Plasmaschicht mit spärlichen Kernen übergeht. Die äußere und innere Oberfläche des Pharynx dagegen ist aus Ectodermzellen aufgebaut, die aus den indifferenten Blastomerenzellen herkommen und sich in den jüngsten Stadien äußerst rege vermehren. Bald tritt auf der ganzen äußeren und inneren distalen Pharynxoberfläche die Einsenkungserscheinung von Epithelzellen in das Innere des Pharynxgewebes zutage. Die Verschiebung vollzieht sich ganz ähnlich, wie dies Jander und Korotneff angegeben haben. An verschiedenen Stellen des distalen Teiles des Pharynxlumens und der ganzen äußeren Pharynxoberfläche nämlich, senden die Epithelzellen einen plasmatischen Fortsatz in das Innere; bald darauf wird auch der Kern in den ausgebildeten Fortsatz verschoben. Durch diesen Entwicklungsprozeß wird fast das ganze Epithel in das Innere des Pharynxgewebes eingesenkt. Die eingesenkten Kerne weisen ihren eignen Plasmahof auf, der durch den Plasmastrang mit dem an der Oberfläche verbleibenden Plasma- teil (»Zellplatte«) verbunden ist. Nicht alle Kerne rücken aber in das Innere des Gewebes hinein; manche von ihnen verbleiben noch lange im plasmatischen Saum und gehen erst später zugrunde. Noch vor der Einsenkung der Kerne werden alle Ectodermzellen auf der

äußeren und auf der distalen inneren Pharynxoberfläche sehr stark bewimpert. Unterdessen unterliegt auch das Mesoderm der Pharynxanlage den schon bekannten Differenzierungsprozessen.

Daraus folgt, daß im Aufbau des definitiven Schlundes die ectodermalen und mesodermalen Elemente beteiligt werden. Die Ectodermelemente werden eingesenkt und in Drüsenzellen umgewandelt. Die Mesodermelemente bilden Muskelemente und Parenchym. Es ist zu betonen, daß das die Pharyngealtasche und das Pharynxrohr auskleidende Epithel bei *Dendrocoelum lacteum* loco differenziert wird. Dieser Vorgang ist von großer theoretischer Bedeutung, denn er erlaubt uns einen allgemeinen Typus der Schlundbildung bei den Turbellarien durchzuführen. Bei den Polycladen werden nach Langs Untersuchungen die Pharyngealtasche und der Pharynxkanal aus den Ectodermzellen aufgebaut. Bei *Mesostomum elrenbergi* hat Bresslau die erste Anlage des Schlundepithels in einer soliden Wucherung der Epidermis, »die sich von der Ventralseite her dem kugeligen Zellenhaufen der Schlundmuskulaturanlage entgegenstülpt«, gesehen. Bei *Bothromesostomum* wird das Pharynxepithel, ähnlich wie bei *Dendrocoelum lacteum*, loco differenziert, d. h. es »wird am Orte seiner definitiven Lage innerhalb der Zellen der Schlundmuskulaturanlage gebildet«. Diese Beispiele genügen, um zu beweisen, daß die das Pharynxrohr und die Pharyngealtasche auskleidenden Zellelemente bei allen Turbellariengruppen als homologe Ectodermgebilde aufgefaßt werden dürfen.

11) Die Keimblätterfrage bei den Tricladen und Rhabdocöliiden. In den theoretischen Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Tricladiden und Rhabdocöliiden macht sich die Meinung über das Ausbleiben der Keimblätter bei den erwähnten Tiergruppen geltend. Nach Mattiesen entwickelt sich das ganze Tier aus Mesenchym, deshalb kann nach diesem Autor bei den Süßwasserdendrocölen von einer strengen Scheidung der Keimblätter weder beim Embryo, noch beim erwachsenen Individuum die Rede sein. Bresslau hat sogar in seiner Arbeit auf die Ausdrücke Ento-, Meso- und Entoderm ganz verzichtet. Nach ihm begegnen wir in den Entwicklungsvorgängen der Rhabdocöliiden niemals Bildungen, »die als Keimblätter, sei es auch im weitesten Sinne des Wortes, angesehen werden könnten«. Wilhelmi gesellt sich in seinen Ansichten den oben zitierten Autoren zu. Ungeachtet dessen werde ich auf Grund meiner Beobachtungen und Bresslaus Angaben in den Entwicklungsvorgängen der erwähnten Tiergruppen eine Keimblättersonderung festzustellen versuchen. Die Hauptresultate meiner Erwägungen in dieser Hinsicht fasse ich in folgende Punkte zusammen:

1) In beiden Gruppen entsteht durch rasche Teilung der ersten Blastomeren eine Embryonalanlage, die anfangs inmitten des Kokons rings von den Dotterzellen umgeben gelegen ist.

2) Die Embryonalanlage wird mit den Embryonalhüllen bekleidet.

3) Im Laufe der Entwicklung sondert sich die Embryonalanlage in einzelne Teile, nämlich in einen vorderen — Kopfanlage, einen mittleren — Pharynxanlage und einen hinteren — Bresslaus Genitalanlage. Wir haben also ein Stadium der Keimstreifenbildung vor uns.

4) Es folgt eine Keimblätterdifferenzierung. Bei *Dendrocoelum lacteum* wird zuerst das primäre Ectoderm und das definitive Entoderm gebildet. Ersteres, das ich als Ectomesoderm auffasse, liefert während der weiteren Entwicklungsvorgänge das definitive Ectoderm — das Baumaterial für die Epidermis und das Nervensystem — und das Mesoderm — das Baumaterial für die Muskelfasern, für das Parenchymgewebe und für die Zelldrüsen. Bei den Rhabdocöliiden (Mesostomatinen und manchen Alloiocoela, *Plagiostoma*) werden das Ectoderm (Epidermis und Nervensystem) und das primäre Entoderm gesondert. Letzteres fasse ich als Entomesoderm auf, indem es den Ausgangspunkt für die spätere Differenzierung des definitiven Entoderms und Mesoderms bildet.

5) Der Keimblätterdifferenzierungs-Vorgang bei den Tricladiden und Rhabdocöliiden weist eine merkwürdige Eigentümlichkeit auf. Er verläuft nämlich nicht in einer bestimmten Entwicklungsphase, sondern spielt sich binnen einer gewissen Dauer ab und wird gewöhnlich noch nicht beendet, trotzdem schon in manchen Embryonalbezirken die definitiven Organe gut entwickelt hervortreten. Die Keimblätterdifferenzierungs-Prozesse spielen sich zuerst in der Kopf- und Pharynxanlage ab, manchmal aber nur zuerst in der Kopfanlage, um hieraus allmählich nach hinten vorzuschreiten. Der erste Differenzierungsmodus, das ist der gleichzeitige Differenzierungsvorgang in der Kopf- und Pharynxanlage, scheint allgemeiner zu sein als der zweite.

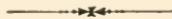
6) Die Keimblätterdifferenzierung vollzieht sich nach meiner Auffassung auf dem Wege einer *sui generis* Delamination, indem die äußere Zellenansammlung das Ectomesoderm (Tricladida) oder das definitive Ectoderm (Rhabdocoelida), die innere das definitive Entoderm (Tricladida) oder das Entomesoderm (Rhabdocoelida) darstellt.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Józef Nusbaum-Hilarowicz, für seinen steten Rat

und Beistand während der Ausführung dieser Arbeit, sowie für die freundliche Bereitwilligkeit, mit der er mir alle Mittel des Institutes zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

#### Literaturverzeichnis.

- 1) Bresslau, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd.
- 1a) —, Die Entwicklung der Acölen. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. Leipzig 1909.
- 2) Curtis, W. D., The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 20.
- 3) Fuliński, B., Die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lacteum* Oerst. I. Teil: Die erste Entwicklungsphase vom Ei bis zur Embryonalpharynxbildung. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1914.
- 4) Hallez, P., Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Mém. de la Société d. Sc. de Lille. 4. Série. t. XVI. Paris 1887.
- 5) Iijima, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XL. Bd. 1884.
- 6) Jander, R., Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrbücher 10. Bd. 1897.
- 7) Knappert, B., Bijdragen tot de ontwikkelingsgeschiedenis der Zoetwater-Planarien. Natuurkundige Verhandelingen der Provinciaal Utrechtsche Genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Utrecht 1865.
- 8) Korotneff, A., Cytologische Notizen (Tricladenpharynx). Zeitschr. f. wiss. Zool. 89. Bd. 1908.
- 9) Lang, A., Die Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig 1884.
- 10) Mattiesen, E., Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 77. Bd. 1904.
- 11) —, Die Embryonalentwicklung der Süßwasserdendrocölen. Zool. Anz. 27. Bd.
- 12) Metschnikoff, E., Die Embryologie von *Planaria polychroa*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
- 13) Nusbaum J. und Oxner, M., Die Embryonalentwicklung des *Lincus ruber* Müll. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 107. 1913.
- 14) Steinmann, P., Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entwicklungsmech. 25. Bd. 1908.
- 15) Stevens, M., On the germ cells and the embryology of *Planaria simplicissima*. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 56.
- 16) Wilhelmi, J., Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1909.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Fulinski B.

Artikel/Article: [Die Keimblätterbildung bei Oendrocoelum lacteum  
Oerst. 380-400](#)