









Q L 958 Kossche Hs F.

~~KBR~~

Kassell

KBR

dehnbuch der vengleidenden ...  
Tenne, 1890

Parts 1 and 2:

(of set 2)

G. 2



MBL/WHOI

0 0301 0047902 8



K 13

# LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

# ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

# WIRBELLOSEN THIERE

VON

DR. E. KORSCHULT UND DR. K. HEIDER,

PRIVATDOCENTEN A. D. KGL. UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

ERSTES HEFT.



JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1890.

**Anzeiger, Anatomischer.** Centralblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie. Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft. Herausgegeben von Prof. Dr. Karl Bardeleben in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint seit dem Jahre 1886 zweimal monatlich in der Stärke von mindestens 2 Bogen; der Jahrgang umfasst 50 Bogen. Der Abonnementspreis beträgt 15 Mark.

**Balfour,** Francis M., M.A., FRS., Fellow and Lecturer of Trinity College, Cambridge. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Zwei Bände. Mit Bewilligung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter, Professor am Polytechnikum in Dresden.

I. Band. 580 S. und 275 Holzschnitte. 1880. Preis: 15 Mark.

II. Band. 740 S. und 429 Holzschnitte. 1882. Preis: 18 Mark.

**Baur,** Dr. G., Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. Erster Theil: Batrachia. Mit 3 lithographischen Tafeln und einem Holzschnitt. Preis: 3 Mark 50 Pf.

**Boas,** Dr. J. E. V., Docent an der Universität in Kopenhagen, Lehrbuch der Zoologie. Erscheint im März 1890.

**Boveri,** Dr. Theodor, Privatdocent an der Universität München. Zellen-Studien. Heft I. Die Bildung der Richtungkörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 10 lithographischen Tafeln. Preis 4 Mark 50 Pf. — Heft II. Die Befruchtung und Teilung bei *Ascaris megalocephala*. (Aus dem Zoologischen Institut zu München.) Mit 10 lithographischen Tafeln. Preis 7 Mark 50 Pf. — Heft III erscheint im Frühjahr 1890.

**Dreyer,** Friedrich, Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung bei Radiolarien und bei Protisten überhaupt, nebst System und Beschreibung neuer und der bis jetzt bekannten pylomatischen Spumellarien. (Sonderabdruck aus der Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXIII.) Mit 6 lithographischen Tafeln. Preis: 8 Mark.

**Düsing,** Dr. phil. Karl, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Mit einer Vorrede von Dr. W. Preyer, o. ö. Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts der Universität Jena. Preis: 6 Mark 50 Pf.

**Eimer,** Dr. G. H. Theodor, Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie zu Tübingen, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Ein Beitrag zur einheitlichen Auffassung der Lebewelt. Erster Theil. Mit 6 Abbildungen im Text. Preis: 9 Mark.

— Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung *Papilio*. Mit 4 Tafeln in Farbendruck und 23 Abbildungen im Text. Preis: 14 Mark.

**Fürbringer,** Dr. Max, o. ö. Professor der Anatomie und Director des anatomischen Instituts der Universität Jena, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Zwei Bände. Mit 30 Tafeln. Preis 125 Mark. Hieraus werden einzeln abgegeben: Allgemeiner Theil. Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete. Systematische Ergebnisse und Folgerungen. Mit 5 Tafeln. Preis: 75 Mark, und aus dem allgemeinen Theile, Cap. VI: Die grösseren Vogelabtheilungen und ihr gegenseitiger Verband. Versuch eines genealogischen Vogelsystems. Mit 5 Tafeln. Preis 7 Mark 50 Pf.

**Haeckel,** Ernst, Professor an der Universität Jena, Die Naturanschauung von Darwin, Goethe und Lamarck. 1882. Preis: 1 Mark 50 Pf.

— Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. 1884. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie. Preis: 2 Mark.

— Biologische Studien. Zweites Heft: Zur Gastraea-Theorie. Mit 14 Tafeln. 1877. Preis: 12 Mark.

— Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. 1875. Preis: 2 Mark 40 Pf.

— Monographie der Medusen. Erster Theil: Das System der Medusen. Mit einem Atlas von 40 Tafeln. Preis: 120 Mark. Zweiter Theil: Erste Hälfte: Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise. Zweite Hälfte: Der Organismus der Medusen. Mit einem Atlas von 32 Tafeln und mit 8 Holzschnitten. Preis: 45 Mark.



F. U. M. A. R. T.

# LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

# ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

# WIRBELLOSEN THIERE

VON

DR. E. KORSCHOLT UND DR. K. HEIDER,  
PRIVATDOCENTEN A. D. KGL. UNIVERSITÄT ZU BERLIN.

---

SPECIELLER THEIL.

ERSTES HEFT.

---

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1890.

2-1-10



## Vorwort.

---

Der Umstand, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere seit dem Erscheinen von BALFOUR'S „Treatise on Comparative Embryology“ einer zusammenfassenden und übersichtlichen Darstellung entbehrt, und dass die specielle Litteratur dieses Faches seit dieser Zeit eine ungeheure Bereicherung erfahren hat, legte Jedem, der sich mit vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Fragen beschäftigt, das dringende Bedürfniss nach einer neuerlichen Zusammenfassung nahe. Da wir nun in den letzten Jahren, theils zum Zwecke abzuhaltender Collegien, theils aus Anlass specieller Untersuchungen einen beträchtlichen Theil der einschlägigen Litteratur durchgearbeitet hatten, so war es erklärlich, dass in uns der Gedanke auftauchte, diese Vorarbeiten zu nützen, das vorhandene Material zu ordnen, weiter zu bearbeiten und das Ganze in Buchform erscheinen zu lassen — ein Wagniss, das unternommen wurde und dessen erstes Ergebniss in Form dieses Heftes vorliegt.

Da wir uns zum Grundsatz gemacht hatten, bei Ausarbeitung des vorliegenden Werkes vom Speciellen zum Allgemeinen vorzuschreiten, und da bis zur Vollendung des Ganzen naturgemäss noch einige Zeit verstreichen wird, so glaubten wir uns den Dank des Lesers zu sichern, wenn wir schon jetzt die erste Hälfte des speciellen Theiles zur Ausgabe gelangen liessen. Die zweite Hälfte desselben, umfassend die Arthropoden, Mollusken, Molluskoiden, Tunicaten und Amphioxus, soll demnächst erscheinen, während wir den allgemeinen Theil und damit das ganze Buch noch im Laufe des Jahres 1890 abzuschliessen hoffen.

Um den speciellen Theil dieses Werkes nicht allzu unvermittelt zu eröffnen, haben wir demselben eine kurze allgemeine Einleitung vorausgeschickt.

Einer Erklärung und vielleicht auch Entschuldigung möchte die von uns gewählte Beschränkung des Stoffes auf die sog. wirbellosen Thiere bedürfen. Es haben uns hierbei ausschliesslich Gründe praktischer Natur geleitet. Maassgebend war besonders der Umstand, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere erst neuerdings

in ausgezeichneter Weise zusammenfassend bearbeitet worden ist, so wie die Ueberlegung, dass bei einer Beschränkung unserer Darstellung auf die Wirbellosen diesen eine um so eingehendere Behandlung zu Theil werden könnte.

Es mag uns gestattet sein, an dieser Stelle Herrn Geheimrath F. E. SCHULZE, der uns durch seinen Rath sowie durch seine Hülfe bei der Beschaffung der Litteratur auf das Liebenswerteste unterstützt hat, ferner dem Herrn Verleger, der das Erscheinen des Buches in der vorliegenden Form ermöglichte, unsern besten Dank auszusprechen.

Berlin, im November 1889.

**Die Verfasser.**

---



## Einleitung.

---

Die zoologische Forschung der letzten Jahrzehnte hat zur scharfen Trennung zweier Hauptabtheilungen des Thierreichs: Protozoa und Metazoa geführt. In der Gruppe der Protozoa oder Urthiere lässt sich das Individuum seinem Baue nach auf den Grundtypus einer Zelle zurückführen. Diese einzelligen Individuen leben entweder gesondert oder in grösserer Zahl zu Zellcolonieen oder Cormen vereinigt. Doch stehen auch in letzterem Falle die einzelnen Individuen einander dem Bau und der Function nach gleichwerthig gegenüber. In der Gruppe der Metazoa oder Keimblattthiere dagegen kommt es stets zur Ausbildung eines vielzelligen Organismus (Zellenstaat oder Zellencormus), im Bereich dessen die einzelnen Zellen ihre Selbstständigkeit zu Gunsten der Gesamtheit aufgeben und sich einer Arbeitstheilung anbequemen, durch welche ein Unterschied der einzelnen Zellen des Metazoen-Organismus ihrem Bau und ihrer Leistung nach bedingt ist. Während es durch diesen Polymorphismus der Zellen des Metazoenkörpers zur Entwicklung und Scheidung distincter Gewebe von specifischer Function kommt, gewinnt die Gesamt-Colonie eine höhere Leistungsfähigkeit und eine geschlosseneren Einheit. Es entsteht auf diese Weise ein Individuum höherer Ordnung oder zweiten Grades, welches wir als Person bezeichnen. Auch diese Individuen der Metazoen können (durch unvollständige Trennung nach Knospungsprocessen) zu Colonieen vereinigt bleiben, und dann kommt es zur Bildung eines Individuums dritten Grades, des Thierstockes oder Cormus. Durch Anpassung der einzelnen den Stock zusammensetzenden Personen an verschiedene Functionen, Hand in Hand mit einer polymorphen Entwicklung derselben, kann auch hier die Ausbildung selbst einer höheren, functionellen Einheit erlangt werden.

Mit der unter den einzelnen Zellen des Metazoen-Organismus sich geltend machenden Arbeitstheilung hängt es zusammen, dass nicht sämtlichen Zellen in gleicher Weise die Fähigkeit der Fortpflanzung des Gesamt-Organismus zukommt. Dieselbe ist vielmehr nur auf ganz bestimmte Zellen, welche als Fortpflanzungszellen (Eizelle und Samenzelle) bezeichnet werden, beschränkt; es sind diess Zellen, welche meist nur an ganz bestimmten Stellen des Metazoenorganismus (Genital-Organe, Gonaden) zur Ausbildung gelangen. Die Entwicklung der Metazoen nimmt mit der Verschmelzung zweier verschieden gestalteter, in der Regel verschiedenen Individuen entstammender Fortpflanzungszellen (Befruchtung) ihren Anfang. Man bezeichnet diese Art der Fortpflanzung als geschlechtliche Fortpflanzung. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist die typische Art der Fortpflanzung sämtlicher Metazoen. Doch finden sich bei vielen Formen ungeschlechtliche Vermehrungsvorgänge (durch Theilung oder Knospung) in den Entwicklungs-Cyclus eingeschoben. Ist eine solche Intercalation eine normirte, so dass in gesetz-

mässiger Weise zwei verschieden gestaltete Generationen abwechseln, von denen die eine sich durch geschlechtliche Fortpflanzung die andere durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehrt, so bezeichnet man dieses Verhältniss als *Metagenese* oder *Generationswechsel*. Es kann jedoch auch der Fall eintreten, dass in gesetzmässiger Weise geschlechtlich sich fortplanzende Generationen alterniren, von denen die eine hermaphroditisch oder parthenogenetisch, die andere getrennt geschlechtlich sich vermehrt. Auch hier kommt es zur heteromorphen Ausbildung beider Generationen. Wir bezeichnen diess Verhältniss als *Heterogonie*.

Insoferne das Individuum der Protozoa auf den Formwerth einer einzigen Zelle zurückzuführen ist, gehört die Entwicklungsgeschichte der Protozoa in das Bereich der Morphologie der Zelle. Sie wird aus diesem Grunde gewöhnlich aus dem engeren Kreis der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Thiere (vergleichenden Embryologie) ausgeschlossen und soll auch hier keine Berücksichtigung erfahren. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Thiere beschäftigt sich demnach mit der Entwicklung der Metazoen und vor Allem mit der Entwicklung derselben aus dem befruchteten Eie. Ihre Hauptaufgaben liegen in der Erforschung der Keimblätterbildung, der Entstehung der Organe und der Entwicklung der Gesamtform des Körpers. Ihr Endziel besteht in der Erkenntniss der Gesetze der Entwicklung, in der Bestimmung der Homologien der Organe und in der Erschliessung der Stammesgeschichte der Metazoen.

Die Metazoa stellen einen einheitlichen Stamm des Thierreichs dar. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sämtliche Metazoen auf eine gemeinsame Stamm- oder Ahnenform zurückzuführen sind und dass gewisse übereinstimmende Züge in der Entwicklungsweise der Metazoen in dieser gemeinsamen Abstammung ihre Ursache haben. Es lassen sich nämlich die ersten Entwicklungsstadien der Metazoen ungezwungen auf ein einheitliches Schema zurückführen, welches durch die nach Ablauf der Furchung zur Entwicklung kommenden Stadien der Blastula und Gastrula characterisirt ist. Man ist zur Annahme berechtigt, dass in diesen beiden Stadien die *Recapitulation* von Ahnenformen vorliegt, welche sämtlichen Metazoen gemeinsam sind.

An den ersten Entwicklungsstadien der Metazoen kann man die Ausbildung einer *Hauptaxe* oder *Primäraxe* erkennen, deren Enden als *animaler* und *vegetativer* Pol unterschieden werden, weil bei der bald erfolgenden Differenzirung der beiden primären Keimblätter das in der Umgebung des animalen Poles zur Entwicklung kommende Blatt (*Ectoderm*) den Functionen der animalen Sphäre (Sinnesperception, Locomotion) vorsteht, während das an dem entgegengesetzten Pole sich bildende Keimblatt (*Entoderm*) vornehmlich den Functionen des vegetativen Lebens (so der Nahrungsaufnahme) gewidmet ist. Die Metazoen weisen demnach ursprünglich den monaxonen, heteropolen Bau auf. Vielfach kann man schon vor dem Beginn der Entwicklung an der Eizelle der Metazoen die Hauptaxe erkennen, indem das Keimbläschen (Kern der Eizelle) und eine dichtere Ansammlung von Bildungsdotter (Protoplasma) dem animalen Pole genähert ist und in der Region der vegetativen Eihälfte eine grössere Ansammlung von Nahrungsdotterpartikelchen sich erkennbar macht. Der animale Pol ist ausserdem durch die hier vor der Befruchtung zur Ausstossung kommenden Richtungkörper gekennzeichnet.

Der Process der Furchung des Eies, durch welchen nach erfolgter Befruchtung die Embryonalentwicklung eingeleitet wird, ist im Wesentlichen eine immer weiterschreitende, nach bestimmten Gesetzen ablaufende Theilung des Eies, durch welche dasselbe in eine Zahl von zunächst noch mehr indifferenten Zellen (Furchungskugeln, Blastomeren) zerlegt wird. Nach der Richtung, welche die Theilungsebenen hiebei einhalten, unterscheiden wir meridionale (d. h. in der Ebene der Hauptaxe verlaufende) und äquatoriale (d. h. auf derselben senkrecht stehende) Furchen. Es entstehen auf diese Weise Blastomeren, welche anfangs sphärisch, in späteren Stadien jedoch mehr oder weniger pyramidenförmig gestaltet und um einen im Inneren des Eies gelegenen Mittelpunkt radiär orientirt sind. Hier entsteht bald durch Auseinanderweichen der Zellen eine centrale Höhle, die Furchungshöhle oder v. Baer'sche Höhle (Blastocöl), welche im weiteren Verlauf der nun folgenden Zelltheilungen sich stetig vergrössert, während die Blastomeren sich zu einem diese Höhle umgebenden einschichtigen Epithel (Blastoderm) anordnen. Das so erreichte Entwicklungs-Stadium wird als Blastula oder Keimblase (Blastosphaera) bezeichnet. Auch an der einschichtigen Keimblase lässt sich eine Anordnung der Theile des Eies um die Hauptaxe deutlich erkennen. Meist sind die Zellen in der Umgebung des animalen Poles kleiner und ärmer an Nahrungsdotterpartikelchen, während die des vegetativen Abschnittes grösser und nahrungsdotterreicher sind und sich in Folge des hemmenden Einflusses, den der Nahrungsdotter ausübt, langsamer theilen. Die Wand der einschichtigen Keimblase stellt das erste Primär-Organ des Metazoenkörpers dar.

Aus dem Blastula-Stadium entwickelt sich im einfachsten Falle das nun folgende Gastrula-Stadium, indem die Zellschicht der vegetativen Hälfte sich abflacht und allmählich einbuchtet, so dass eine vom vegetativen Pole aus sich immer mehr und mehr vertiefende Einstülpung entsteht. Hiebei wird die Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) allmählich verdrängt und erhält sich oft nur als enger Spalt zwischen den beiden durch die geschilderte Umwandlung erzeugten Schichten der Körperwand. Das Gastrula-Stadium weist im Wesentlichen Sackform auf. Es umschliesst einen durch Einstülpung entstandenen Innenraum, welcher als Urdarmhöhle bezeichnet wird und welcher in der Region des vegetativen Poles mit einer Oeffnung, dem Urmund oder Prostoma (Blastoporus) sich nach aussen öffnet. Die Wand dieses Stadiums besteht aus zwei Zellschichten, einer äusseren, dem Ectoderm, welche sich von den Zellen des animalen Theils der Blastosphaera herleitet, und einer inneren, dem Entoderm, welches aus Zellen der früheren vegetativen Hälfte besteht und durch den Process der Invagination (Einstülpung) in das Innere des Embryos gelangt ist. In der Region des Urmundes geht die Ectodermsschicht in die Entodermsschicht continuirlich über. Ectoderm und Entoderm stellen die beiden durch Differenzirung aus der einfachen Keimblase hervorgegangenen Primärorgane oder — wie man sie auch bezeichnet — die beiden primären Keimblätter dar. Das Gastrula-Stadium, welches sich unter verschiedenartigen Modificationen bei sämmtlichen Metazoen wiederfindet, erscheint als die Recapitulation einer hypothetischen Ahnenform (Gastraea), welche durch die Ausbildung des Urdarms gekennzeichnet war. Unter den heute lebenden Metazoen haben viele Cnidarier im Wesentlichen den Bau dieser hypothetischen Ahnenform beibehalten. Bei den höher entwickelten Formen gehen die beiden primären Keimblätter verschiedene

Umgestaltungen ein, durch welche weitere Organe zur Differenzirung gelangen. Auch schiebt sich eine zwischen beiden gelegene Zellschicht, das Mesoderm oder mittlere Keimblatt ein, von dessen Entstehung wir weiter unten sprechen werden. Von den beiden primären Keimblättern behält das Entoderm die ihm ursprünglich zukommende Function der Nahrungsaufnahme und Verdauung auch bei den höheren Metazoen bei. Es liefert allgemein das Epithel des Mitteldarms. Aus dem Ectoderm dagegen gehen für gewöhnlich die äussere Haut, das Nervensystem und die Sinnesorgane sowie die Epithelauskleidung der Vorderdarm- und Enddarneinstülpung hervor.

Wir haben oben eine Art der Entstehung des Blastula- und Gastrulastadiums geschildert, wie sie bei Weitem nicht allen Metazoen zukommt. Sie wurde als Typus herausgegriffen, weil viele der abweichenden Entwicklungsweisen sich ungezwungen auf das hier gegebene Schema unter Beachtung der vorhandenen störenden Einflüsse zurückführen lassen. Vielfach wird die Furchung, die Ausbildung der Keimblase und der Process der Gastrulation modificirt durch das Vorhandensein und die bestimmte Lagerung grösserer Mengen von Nahrungsdottermassen.

Am nächsten schliessen sich an das oben gegebene Schema gewisse an Nahrungsdotter arme Eier (z. B. das des Amphioxus, der Sagitta, der Echinodermen) an. Hier kommt es bei der Furchung zur Ausbildung von Blastomeren, die alle von ziemlich gleicher Grösse sind, so dass man an der ausgebildeten Keimblase nur einen geringfügigen Unterschied zwischen der Grösse der Blastomeren des animalen und vegetativen Poles erkennen kann. Doch sind auch hier die des vegetativen Poles in der Regel um ein Weniges umfangreicher. Wir bezeichnen diese Art der Furchung als totale und äquale Furchung. Total wird die Furchung genannt, weil die gesammte Masse des Eies durch die Theilung in Blastomeren zerlegt wird. Wegen der annähernd gleichen Grösse der resultirenden Blastomeren wird diese Furchungsart als äquale bezeichnet. Das durch dieselbe zu Stande kommende Blastula-Stadium mit grosser centraler Furchungshöhle bezeichnet man als Cöloblastula oder Archiblastula, während die durch einen Einstülpungsprocess daraus hervorgehende Gastrula als Invaginationsgastrula oder embolische Gastrula benannt wird.

Bei den Eiern einiger Cnidarier, bes. Hydroiden, deren erste Entwicklung ganz nach der oben geschilderten Weise durch totale und äquale Furchung und darauf folgende Ausbildung einer Cöloblastula sich vollzieht, findet sich eine Art der Entodermbildung (Gastrulation), welche von der soeben geschilderten durch Invagination einigermaßen verschieden ist, wengleich sie sich auf dieselben zurückführen lässt. Es ist diess die Entodermbildung durch polare Einwucherung. Hier entsteht das Entoderm nicht durch Einstülpung der Zellen des hinteren vegetativen Poles, sondern die letzteren rücken aus dem Zusammenhang des Blastoderms heraus und wandern in das Blastocöl ein, welches auf diese Weise allmählich mit einer dichtgedrängten Masse von Entodermzellen erfüllt wird. Erst secundär tritt in derselben die Urdarmhöhle als Spaltraum auf, und es bildet sich eine Mundöffnung durch Dehiscenz der Wand. Man sieht, dass diese Art der Entodermbildung sich ungezwungen von der Bildung durch Einstülpung ableiten lässt, indem ihre wesentlichste Verschiedenheit von jener Bildungsweise darin besteht, dass die Entodermzellen schon zu Beginn der Einwucherung den epithelialen Zusammenhang aufgeben.



An den oben geschilderten Typus der totalen und äqualen Furchung schliessen sich zunächst Formen an, bei denen in der vegetativen Hälfte des Eies mehr oder weniger beträchtliche Mengen von Nahrungsdotter deponirt sind. Durch diese Einlagerung überwiegt der vegetative Antheil des Eies an Masse beträchtlich über den animalen Antheil. Es resultirt hieraus, dass bei dem Ablauf der Furchung, welche auch hier noch eine totale ist, die Furchungshöhle relativ klein erscheint und eine sehr excentrische dem animalen Pole genäherte Lagerung einnimmt. Die Wand der Keimblase, welche noch als Cöloblastula bezeichnet werden kann, weist in diesem Falle einen beträchtlichen Unterschied in der Dicke entsprechend dem animalen und dem vegetativen Pole auf. Wir bezeichnen diese Art der Furchung als totale inäquale Furchung und fassen die diesem Furchungstypus zugehörigen Formen mit denen des vorher geschilderten als holoblastische Eier zusammen. Die durch totale inäquale Furchung entstandene ungleichwandige Blastula kann im weiteren Verlaufe zur Ausbildung einer Invaginations-Gastrula führen. Nur wird in diesem Falle entsprechend der geringen Ausdehnung der Furchungshöhle auch das Urdarmlumen bloss verhältnissmässig geringe Tiefe aufweisen.

In einigen anderen Fällen dagegen (z. B. bei einigen Anneliden) kommt es nach Ablauf der totalen, inäqualen Furchung zur Ausbildung eines Blastulastadiums, bei welchem die Furchungshöhle auf ein Minimum reducirt ist. Aus der Furchung resultirt demnach eine mehr oder weniger solide Zellmasse (Sterroblastula), an der wir einen aus grossen, nahrungsdotterreichen Entodermelementen zusammengesetzten Antheil von einem aus kleinen Zellen bestehenden Ectodermantheil trennen können. Letzterer ist dem ersteren wie eine kleine Kappe in der Gegend des animalen Poles aufgelagert. Hier kann keine Gastrulation durch Einstülpung stattfinden, sondern das Gastrulastadium bildet sich, indem die kappenförmige Ectodermanlage allmählich durch Wachsthum sich vergrössert, wobei sich die Ränder derselben immer mehr über die Entodermmasse hinschieben, so dass die letztere schliesslich vollständig in den Ectodermsack aufgenommen wird. Wir bezeichnen das auf diese Weise entstehende solide Gastrulastadium als Umwachsungsgastrula oder epibolische Gastrula (Sterrogastrula). Es kommt hierbei ursprünglich nicht zur Ausbildung einer Urdarmhöhle, welche erst secundär als Spaltraum in der Entodermzellmasse sich entwickelt. Als Blastoporus müssen die Ränder der sich ausbreitenden Ectodermschicht angesehen werden. Derselbe ist demnach von einem sogenannten Dotterpropf ausgefüllt.

Das Vorhandensein grösserer Mengen von Nahrungsdotter im Bereich der vegetativen Eihälfte setzt dem Fortschreiten des Furchungsprocesses daselbst Hindernisse entgegen. Es kann bei Anhäufung grosser Nahrungsdotter-Mengen so weit kommen, dass dieser Theil des Eies sich anfänglich gar nicht mehr an der Furchung betheiligt, sondern dass bloss ein kleinerer in der Nähe des animalen Poles gelegener Theil des Eies, der vorwiegend aus Bildungsdotter besteht, in Blastomeren zerlegt wird. Solche Eier, die nur einer theilweisen Furchung unterliegen, bezeichnet man im Gegensatze zu den holoblastischen als meroblastische. Es kommt hiebei zur Ausbildung einer scheibenförmigen Embryonalanlage, welche der ungefurchten Nahrungsdottermasse entsprechend dem animalen Pole aufgelagert ist. Wir bezeichnen diesen Furchungstypus, welcher den extremsten Fall der inäqualen Furchung darstellt, als discoidale Furchung (sie kommt z. B. den Cephalopoden zu).

Ein eigenartiger Furchungstypus, welcher sich nicht der obigen Reihe einfügt, kommt im Kreise der Arthropoden zur Entwicklung. Während sich sämtliche bisher betrachtete Eier durch eine mehr oder minder bedeutende Ansammlung von Nahrungsdotter im Bereich der vegetativen Hälfte des Eies auszeichneten (telolecithale Eier), die Vertheilung des Nahrungsdotters sonach eine excentrische war, weisen die Eier der Arthropoden eine derartig gleichmässige Vertheilung der Nahrungsdottermassen auf, dass das Centrum derselben mit dem Mittelpunkt des Eies zusammenfällt (centrolecithale Eier). Der erste Furchungskern liegt hier im Centrum des Eies, wo er durch Theilung in eine grosse Zahl von Kernen zerfällt, welche sich an die Peripherie des Eies gleichmässig vertheilen und daselbst zur Bildung einer Schicht gleichgestalteter kleiner Blastomeren Anlass geben. Diese Zellschicht stellt das Blastoderm dar, während die Furchungshöhle des so erreichten Blastulastadiums von der ungefurchten Nahrungsdottermasse erfüllt ist. Man bezeichnet diese Art der Furchung als *superficialis* Furchung.

Die bisher betrachteten Modificationen der Entwicklung erscheinen hauptsächlich durch die Menge und die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters bedingt. Wir haben nun noch einige Formen ins Auge zu fassen, welche durch die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters an die centrolecithalen Eier erinnern, welche aber durch die eigenthümliche Art der Entodermbildung sich als aberrante Formen kundgeben. In erster Linie ist hier zu erwähnen die bei Cnidariern (Hydroiden) verbreitete Form der Entodermbildung durch *Delamination*. Der typischste Fall dieser Art liegt in der Geryonidenentwicklung vor. Hier wird durch totale und äquale Furchung eine *Cöloblastula* gebildet, und es erfolgt hierauf eine Theilung der Zellen in der Weise, dass ein inneres dotterreicheres Theilstück von einem oberflächlichen dotterarmen Abschnitt getrennt wird. Auf diese Weise entsteht aus der einschichtigen Zellblase eine Anordnung der Zellen in zwei ineinandergelagerten Blasen, von denen die innere die Elemente des Entoderms, die äussere die des Ectoderms enthält. Man sieht, dass bei dieser Bildungsweise, welche sich nicht dem Schema der Gastrulation durch Einstülpung einordnen lässt, die Urdarmhöhle aus der Furchungshöhle hervorgeht.

Anscheinend wird ein Uebergang zwischen der Entodermbildung durch *Delamination* und der durch polare Einwucherung vermittelt durch eine Art der Entodermbildung, welche von *METSCHNIKOFF* bei verschiedenen Hydroiden beobachtet ist und welche als *multipolare* (allseitige) Einwanderung bezeichnet wird, bei welcher von verschiedenen Punkten der Oberfläche einzelne Zellen des Blastoderms in das Blastocöl einwandern und hier eine Entodermzellmasse zusammensetzen. Immerhin steht der Process der Entodermbildung durch *Delamination* den übrigen Typen der Entodermbildung noch ziemlich isolirt und unerklärt gegenüber.

Der *Delamination* steht eine Art der Entodermbildung nahe, der man früher ein häufigeres Vorkommen zuschrieb, deren Verbreitungsgebiet jedoch bei genauerer Untersuchung der einzelnen Fälle immer mehr eingeengt wurde. Es sind diess Fälle, bei denen die Blastomeren keine radiäre Orientirung um einen im Inneren gelegenen Punkt und keine regelmässige Beziehung zu einer Furchungshöhle aufweisen. Solche Stadien, welche einen anscheinend ungeordneten, soliden, der Furchungshöhle entbehrenden Zellhaufen darstellen, hat man als *Morula* bezeichnet, und es wird angenommen, dass durch eine raschere Theilung der Zellen an der Oberfläche eine äussere Zellschicht sich von der inneren Zellmasse differenzirt, so dass auch hier die Trennung von Ectoderm

und Entoderm durch eine im ganzen Umkreise sich gleichmässig vollziehende Abspaltung zu Stande käme. Wir werden sehen, dass für manche Hydroiden und Anthozoen noch Fälle einer derartigen Entstehung der beiden primären Keimblätter angegeben wurden, doch dürfte wahrscheinlich ein grosser Theil der hieher bezogenen Fälle sich auf die epibolische Gastrulation zurückführen lassen. Das Morula-Stadium würde dann als ein auf irrthümliche Annahmen begründetes Schema zu eliminiren sein.

Wenngleich die zuletzt angeführten, auf wenige Metazoenformen beschränkten Arten der Entodermbildung einer einheitlichen Auffassung noch manche Schwierigkeiten in den Weg stellen, so ist doch wahrscheinlich, dass es bei genauerer Untersuchung gelingen dürfte, dieselben mit den vorher angeführten, weniger aberranten Typen in Uebereinstimmung zu bringen.

Wir haben gesehen, dass die dem Gastrula-Stadium zukommende Hauptaxe den vorderen oder apicalen (animalen) und den hinteren oder Prostopol mit einander verbindet. Bei den niedersten Typen der Metazoen, den Poriferen, Cnidariern und Ctenophoren, geht diese Primäraxe in die definitive Hauptaxe des Körpers über, daher diese Gruppen von HATSCHKEK <sup>1)</sup> als Protaxonia den übrigen Metazoen, welche er als Heteraxonia oder Bilateria bezeichnet, gegenübergestellt werden. Bei den letzteren erleidet der Blastoporus eine secundäre Verlagerung, so dass die spätere Hauptaxe des Körpers nicht mehr auf die Primäraxe bezogen werden kann.

Der Schichtenbau der Metazoen wird ein complicirter durch das Auftreten einer zwischen Ectoderm und Entoderm sich einschiebenden Zellschicht, welche sich in die als Rest der Furchungshöhle erscheinende primäre Leibeshöhle einlagert und als Mesoderm oder mittleres Keimblatt bezeichnet wird. Mit diesem Namen benennt man jede zwischen Ectoderm und Entoderm sich einschiebende und von beiden durch eine scharfe Grenze getrennte Zellschicht, ohne dass deshalb die Homologie dieser Schicht für die sämmtlichen Metazoen ausgesprochen wäre. Im Gegentheil zeigt es sich, dass bei den Protaxonia Mesodermisichten verschiedentlich selbstständig erworben wurden. Selbst für die Bilaterien ist die Homologie des Mesoderms in allen Gruppen noch nicht absolut sichergestellt, wenngleich dieselbe als wahrscheinlich angenommen werden kann.

Das Mesoderm der Bilaterien entsteht in der Regel aus dem primären Entoderm. Es wird hierdurch das primäre Entoderm in zwei Theile zerlegt: Mesoderm und secundäres Entoderm. Hinsichtlich der Art der Entstehung können wir zwei scharf gesonderte Typen unterscheiden: die Bildung aus zwei Urmesodermzellen und die Bildung durch Production von Urdarmdivertikeln.<sup>2)</sup> Der erstere Typus ist unter den Bilaterien sehr verbreitet. Es machen sich schon frühzeitig am Prostoma des Gastrulastadiums zwei differente Zellen bemerkbar, durch deren Lagerung die zwischen beiden durchschneidende Medianebene gekennzeichnet ist. Diese Zellen werden als Urmesodermzellen bezeichnet. Sie rücken in den Raum zwischen Ectoderm und Entoderm (also in die primäre Leibeshöhle) und geben durch Proliferation zur

<sup>1)</sup> Vgl. HATSCHKEK, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888, pag. 40, sowie pag. 69 u. ff.

<sup>2)</sup> Als einen dritten Typus der Mesodermbildung könnte man vielleicht die Bildung eines Mesenchyms (vgl. unten pag. XII) anführen, in jenen Fällen, in welchen, wie bei den Nemertinen und Echinodermen, frühzeitig zahlreiche Wanderzellen in das Blastocöl einwandern. Doch möchte sich dieser Typus vielleicht auf einen der obengenannten zurückführen lassen.

Bildung zweier paariger Zellstreifen Anlass, welche als Mesodermstreifen bezeichnet werden, und von denen aus die Organe des Mesoderms angelegt werden. Die Mesodermbildung durch Production von Urdarmdivertikeln, wie sie den Chätognathen, Brachiopoden und Chordoniern zukommt, besteht in der Ausbildung paariger, sackförmiger Divertikel des Urdarms, welche abgeschnürt werden und nun als selbstständige Cölomsäcke den Organsystemen des Mesoderms den Ursprung geben. So verschieden diese beiden Arten der Mesodermbildung auch scheinen mögen, so lassen sie sich doch (ähnlich wie oben die Prozesse der Gastrulation durch Invagination und durch polare Einwucherung) auf ein einheitliches Schema zurückführen, wenn wir annehmen, dass im ersteren Falle die Mesodermelemente frühzeitig (als Urmesodermzellen) den epithelialen Verband des Entoderms verlassen, während im zweiten Falle die Mesodermzellmasse vorläufig in dem epithelialen Verbande bleibt und erst später durch die Divertikelbildung zur Lostrennung gebracht wird.

Hinsichtlich des späteren Schicksals des Mesoderms können wir — wenn wir von der Ausbildung der einzelnen Organe absehen — zwei Typen unterscheiden. In dem einen Falle lockert sich der Verband der Mesodermelemente, und sie verbreiten sich nach Art amöboider Wanderzellen im Raum der primären Leibeshöhle, den sie schliesslich vollständig mit einem Gewebe erfüllen, welches aus sternförmigen Wanderzellen besteht, die in einer gallertigen Grundsubstanz eingebettet sind. Dieses Gewebe bezeichnet man als Mesenchym (O. und R. HERTWIG). Durch Auseinanderweichen der Zellen des Mesenchymgewebes können sich in demselben Lücken (Lacunen) bilden, welche zu grösseren Räumen zusammenfliessen können und so scheinbar eine Art Leibeshöhle darstellen. Derartige Räume belegt man mit dem Namen Pseudocöl.

In anderen Fällen wird der grösste Antheil des Mesoderms zur Bildung paariger Säcke aufgebraucht, in deren Wandung die Mesodermzellen epithelialen Zusammenhang besitzen, und welche als Cölomsäcke bezeichnet werden. Der in ihnen enthaltene Hohlraum stellt die echte Leibeshöhle oder das Cölom dar. Die paarigen Cölomsäcke umschliessen den Darmcanal vollständig, so dass über und unter dem Darm in der Medianlinie die Wandungen der Säcke zur Bildung von sog. Mesenterien zusammentreten. Die Leibeshöhle trennt das Mesoderm in zwei Schichten. Die äussere, dem Ectoderm anliegende Schicht wird als somatisches Blatt oder Hautmuskelblatt, die innere dem Entoderm anliegende Schicht als splanchnisches oder Darmfaserblatt bezeichnet.

Es gibt eine Anzahl von Thieren, bei denen das Mesoderm, abgesehen von den aus ihm hervorgegangenen specifischen Organen (Genitalorgane, Excretionsorgane) bloss Mesenchym liefert. So ist es bei den Plathelminthen der Fall. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Bilaterien dagegen kommt gleichzeitig Mesenchymbildung und Cölombildung vor, und es erfolgt hiebei eine Art von Concurrentz zwischen beiden Entwicklungsweisen des Mesoderms; so dass im einen Falle (Anneliden, Sagitta, Phoronis) die Cölombildungen, im anderen (Mollusken, Arthropoden) die Mesenchymbildungen überwiegen.

Aus dem Mesoderm gehen bei den Bilaterien die Muskulatur, die Genitalorgane, die als Nephridien bezeichneten Excretionsorgane, das Bindegewebe und Fettgewebe hervor.

# I. Capitel.

## PORIFEREN.

Die Spongien pflanzen sich auf geschlechtliche und ungeschlechtliche Weise fort. Zu den ungeschlechtlichen Vermehrungsarten haben wir zu zählen: 1) Die Sprossung oder Knospung, welche zur Bildung complicirter Stöcke oder Colonieen führen kann. 2) Die Bildung kleiner, vom Mutterleibe sich loslösender Knospen, welche selbstständig zu einem neuen Individuum auswachsen. 3) Die Fortpflanzung durch Gemmulae.

Die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Spongien aus dem befruchteten Eie haben noch kein einheitliches Bild für die Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe ergeben und stehen vielfach untereinander im Widerspruch. Als gemeinsame, für die Entwicklung sämtlicher Spongien zutreffende Züge dürfen hervorgehoben werden:

1) Die Geschlechtsproducte entstehen im Bindegewebe des sog. Mesoderms aus Zellen, welche ursprünglich von den Bindegewebszellen dieser Schicht nicht zu unterscheiden sind.

2) Die Eier sind von keiner cuticularen Hülle (Chorion) oder Dotterhaut umgeben. Sie liegen nackt in einer von Endothel (Fig. 1 *e*) ausgekleideten Höhle im Mesoderm des Mutterkörpers. Hier findet die Ausstossung der Richtungskörperchen, die Befruchtung und die erste Entwicklung statt.

Die Richtungskörperchen der Spongien wurden bisher vermisst. Nach neueren, noch nicht veröffentlichten Beobachtungen von MAGDEBURG zeigen sie bei *Placina* das für die meisten übrigen Metazoen typische Aussehen (Fig. 1 *r*). Auch die Vorgänge der Bildung derselben möchten sich wohl dem allgemeinen Schema einordnen lassen, während es nach den Mittheilungen FIEDLER'S (Zeitschr. f. Wiss. Zool. 47. Bd.) über *Spongilla* fast scheinen musste, als ob hier ein eigenartiger Typus der Bildung vorliege.



Fig. 1. Ei von *Placina trilopha* im mütterlichen Körper (nach MAGDEBURG) *r* Richtungskörperchen, *e* Endothelauskleidung.

3) Die Eier durchlaufen eine totale Furchung und entwickeln sich im Mutterkörper zu rundlichen oder eiförmigen an der Oberfläche mit Geisseln besetzten Embryonen.

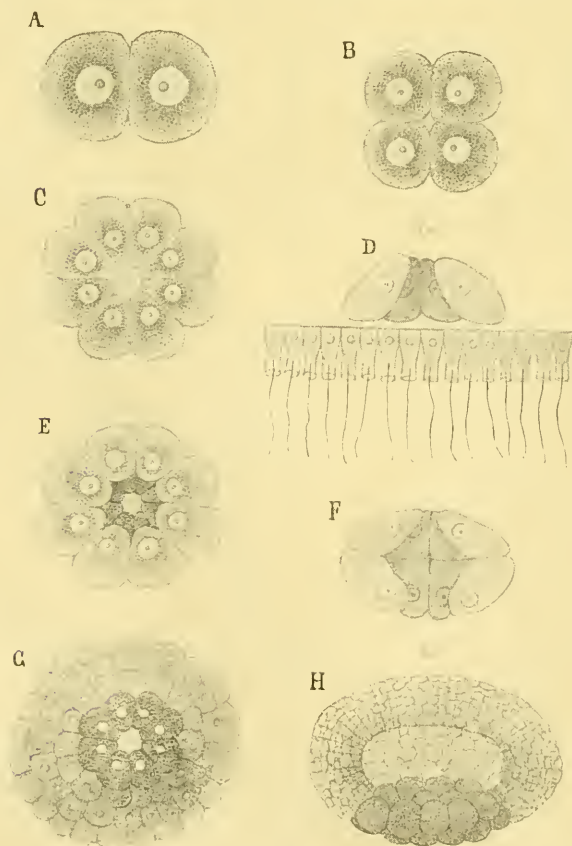
4) Wenn die Embryonen die Stufe der ovalen, an der Oberfläche mit Geisseln versehenen sog. Planula-Larve erreicht haben, schwärmen sie aus und durchlaufen ein Schwärmstadium, während dessen die Entwicklung nur geringe Fortschritte macht.

5) Nach vollzogener Festsetzung an eine fixe Unterlage erfolgt eine rasche Umbildung zu einem im Wesentlichen dem Mutterkörper gleichen jungen Schwamm.

Wir können die bisher bekannt gewordenen Typen der Spongienentwicklung am besten nach der charakteristischen Beschaffenheit des Schwärmstadiums übersichtlich anordnen.

### I. Typus der Entwicklung durch ein sogenanntes Amphiblastula-Stadium.

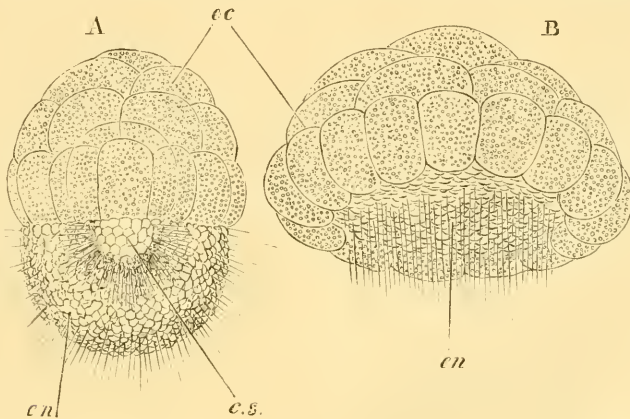
Als Beispiel einer solchen diene uns die Entwicklung von *Sycandra raphanus*, welche uns durch METSCHNIKOFF (No. 12 u. 13) und F. E. SCHULZE (No. 19 u. 22) bekannt geworden ist. Das Ei dieses Kalkschwammes



**Fig. 2.** Furchungsstadien von *Sycandra raphanus* (nach F. E. SCHULZE). *A* zweizelliges Stadium, *B* vierzelliges Stadium, *C* achtzelliges Stadium, *D* dasselbe im senkrechten Durchschnitt in seinem Verhältniss zum Kragenepithel des mütterlichen Radiärtubus (Schema). *E* sechszehnzelliges Stadium, *F* dasselbe im verticalen Durchschnitt (Schema). *G* späteres Furchungsstadium mit acht körnigen Zellen an unteren Pole. *H* Blastophæra stadium in der Seitenansicht. Im Innern die Furchungshöhle, unten körnige Zellen, sonst ein Epithel aus hohen säulenförmigen Zellen.

durchläuft eine totale und annähernd äquale Furchung, nur ist der Ablauf der Furchung durch die Lagebeziehung, welche der Embryo zu der Wand eines Radiärtubus des Mutterthiers gewinnt, einigermaßen modificirt (Fig. 2).

Das Ei stellt eine nackte Zelle dar und liegt im Parenchym, der Wand eines Radiärtubus dicht an. Es wird zunächst in 2 gleich grosse Blastomeren (Fig. 2 *A*) getheilt durch eine Furche, welche auf der Wand des Radiärtubus senkrecht steht und mit Rücksicht auf die Orientirung des sich entwickelnden Embryos als Meridionalfurche bezeichnet werden muss. Durch eine weitere auf dieser ersten senkrechten Meridionalfurche zerfallen die beiden Furchungskugeln in vier nunmehr im Kreuz gestellte Blastomeren (Fig. 2 *B*), welche mit einer abgeplatteten Basalfläche der Wand des Radiärtubus anliegen und, da sie im Centrum nicht dicht aneinandersossen, daselbst eine nach oben und unten offene Höhlung (die Furchungshöhle) zwischen sich einschliessen. Mit dem nächsten Furchungsact wird jede dieser 4 Zellen durch eine neue Meridionalfurche in zwei gleiche Stücke getheilt (Fig. 2 *C* u. *D*). Der Embryo besteht nun aus einem Kranz von 8 Zellen, welche die Furchungshöhle umschliessen. Da



**Fig. 3.** Schwärmende Larvenstadien von *Sycandra raphanus* (nach F. E. SCHULZE aus BALFOUR's Handbuch). *A* Amphiblastulastadium. *B* Stadium mit beginnender Gastrulacinstülpung. *es* Furchungshöhle, *ec* spätere Ectodermzellen, *en* spätere Entodermzellen.

die Zellen mit breiter Basis der Wand des Tubus anliegen und nach der entgegengesetzten Richtung conisch sich zuspitzen, hat der Embryo ungefähr die Form eines Napfkuchens (Fig. 2 *D*). Durch eine zunächst auftretende äquatoriale Furche wird jede dieser 8 Zellen in ein oberes kleineres und unteres grösseres Segment zerlegt, und gleichzeitig ändert sich in diesem 16zelligem Stadium die Gesamtform des Embryos, welcher durch Vorwölbung seiner basalen Fläche die Gestalt einer biconvexen Linse annimmt (Fig. 2 *E* u. *F*). Die Furchungshöhle ist noch entsprechend beiden Polen geöffnet, doch ist die Oeffnung der oberen Seite schon bedeutend enger als die der unteren. Durch neue meridionale und äquatoriale Furchen geht der Embryo allmählich in ein vielzelliges Stadium über, das fast Kugelform besitzt und dem im Inneren eine ausgedehnte Furchungshöhle entspricht. Die Oeffnung am oberen Pole ist durch Zusammenrücken der Zellen verschwunden, während die der früheren Basalfläche entsprechende noch erhalten ist (Fig. 2 *G*). Hier

umschliessen dieselbe acht Zellen, welche sich bald durch zunehmende Grösse und durch ihr körniges Plasma auszeichnen. Nach Verschluss dieser unteren Oeffnung stellt der Embryo eine kugelige Blastosphaera dar.



Fig. 4. Festsitzendes Gastrulastadium von *Sycandra raphanus* (nach F. E. SCHULZE). *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *m* Gallertausscheidung zwischen beiden Schichten (Rest der Furchungshöhle).

sog. Pseudogastrula-Stadium erreicht. Mit dem wirklichen Process der Gastrulation hat dasselbe nichts zu thun, sondern repräsentirt einen vorübergehenden Zustand, der vielleicht mit Rücksicht auf den Mechanismus des Ausschlüpfens erworben wurde.

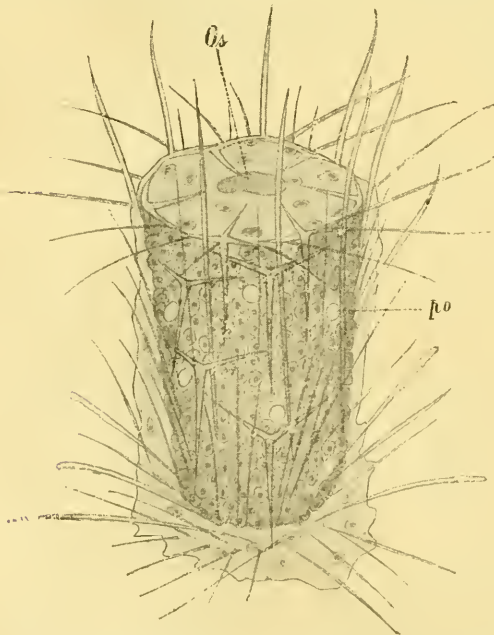


Fig. 5 a. Junges mörserförmiges Olynthus-Stadium von *Sycandra raphanus*. (Nach F. E. SCHULZE.) *Os* Osculum, *po* seitliche, zuführende Poren der Wand.

Während sich nun die körnigen Zellen vergrössern und bis zur Zahl von ungefähr 32 vermehren, strecken sich die übrigen Zellen unter fortschreitender Zunahme der Zahl zu hohen säulenförmigen Prismen (Fig. 2H), deren jedes an der Oberfläche eine Geissel zur Entwicklung bringt. Nun stülpen sich die grossen körnchenreichen Zellen in die Furchungshöhle ein, und damit ist das letzte im Mutterleib durchlaufene Stadium, das

Wenn der Embryo ausgeschlüpft ist, so nimmt der eingestülpte Theil wieder seine frühere Lage an, und es erfolgt eine Streckung nach der Richtung der Hauptachse. Das nunmehr erreichte eiförmige Schwärmerstadium wird als Amphiblastula (Fig. 3A) bezeichnet. Es besteht aus zwei histologisch differenten Hälften. Die beim Schwimmen nach vorne gerichtete Körperhälfte ist aus hohen, säulenförmigen Geisselzellen zusammengesetzt, während die grossen, körnchenreichen Zellen der hinteren Körperhälfte keine Geisseln tragen. Im Inneren bemerkt man die beträchtlich verkleinerte Furchungshöhle (*cs*).

Nach Ablauf des Schwärmerstadiums kurz vor der Festsetzung der



Larve erfolgt eine Verkürzung in der Richtung der Hauptaxe, welche hauptsächlich durch eine Abflachung der geißeltragenden früher vorgewölbten Zellschicht zu Stande kommt, und dieser Abflachung folgt rasch eine Einstülpung der betreffenden Zellschicht, durch welche die Furchungshöhle vollständig verdrängt wird. Dadurch ist ein müzenförmiges Gastrula-Stadium (Fig. 3*B*) erreicht. Die äussere Schicht körnenreicher Zellen kann von nun an als Ectoderm angesprochen werden, und ein Kranz von circa 16 dieser Zellen, welche besonders auffällig sind und als Randzellen bezeichnet werden, umschliesst den weiten Gastrulamund oder Blastoporus, während die eingestülpte Geisselzellschicht das Entoderm darstellt.

Nun vollzieht sich die Festsetzung der Larve, indem sich dieselbe mit dem Unkreis des Gastrulamundes an eine Unterlage festheftet. Die Fixirung geschieht durch pseudopodienartige Ausläufer der Randzellen (Fig. 4). Der ganze Vorgang der Gastrulation und Festsetzung erfolgt ungemein rasch.

Ectoderm und Entoderm liegen im Gastrulastadium einander nicht dicht an, sondern man bemerkt zwischen beiden einen Spalt, der wohl als Rest der Furchungshöhle (Fig. 4*m*) gedeutet werden muss, und der von einer gallertigen, hyalinen Masse erfüllt ist. In diese Schicht wandern nach METSCHNIKOFF einzelne der körnenreichen Ectodermzellen ein und führen so zur Bildung des zwischen den beiden primären Schichten gelegenen Mesenchyms, des sog. Mesoderms. In diesen Zellen entstehen die ersten Sceletbildungen in der Form kleiner Stabnadeln. Erst später bilden sich Dreistrahler und schliesslich Vierstrahler.

Nachdem der Gastrulamund sich verengert und endlich geschlossen hat, streckt sich der allseitig geschlossene Hohlkörper der Larve nach der Richtung der Hauptaxe und wächst zu einer fassähnlichen oder cylindrischen Form aus (Fig. 5*a*), deren obere Fläche aus einer dünnen Membran besteht, die in ihrem Centrum eine bald sich erweiternde kreisrunde Öffnung gewinnt, die erste Anlage der Auswurfsöffnung (Osculum, *os*). Gleichzeitig treten in den Seitenwandungen Durchbohrungen auf, die zuführenden Öffnungen oder Pori (*po*). Da nun auch das Epithellager des Entoderms den Character des Kragengeisselepithels gewinnt, so sind die für die Poriferen typischen Charactere in diesem ascönenähnlichen Stadium (Fig. 5*a*, *Olynthus*) zur Vollendung gebracht. Die Ausbildung zum Sycon geschieht, indem die Radiärtuben als einfache Ausstülpungen der Leibeswand angelegt werden (Fig. 5*b*) und zwar in der Weise, dass zunächst ein Kranz von Radiärtuben ungefähr in der Mitte des Körpers auftritt, dem sich bald ein zweiter anschliesst u. s. f.

Das Amphiblastula-Stadium scheint dem Entwicklungskreis vieler Calcareae zuzukommen. Es wurde auch bei *Ascandra contorta* (BARROIS), bei *Ascandra Lieberkühnii* (KELLER) und *Leucandra aspera* (KELLER, METSCHNIKOFF) beobachtet. Die Gattung *Ascetta* entwickelt sich nach einem anderen Typus.

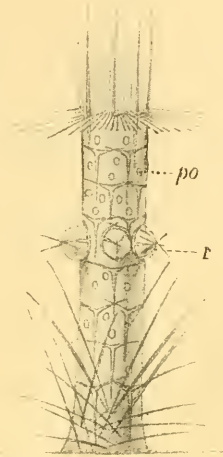
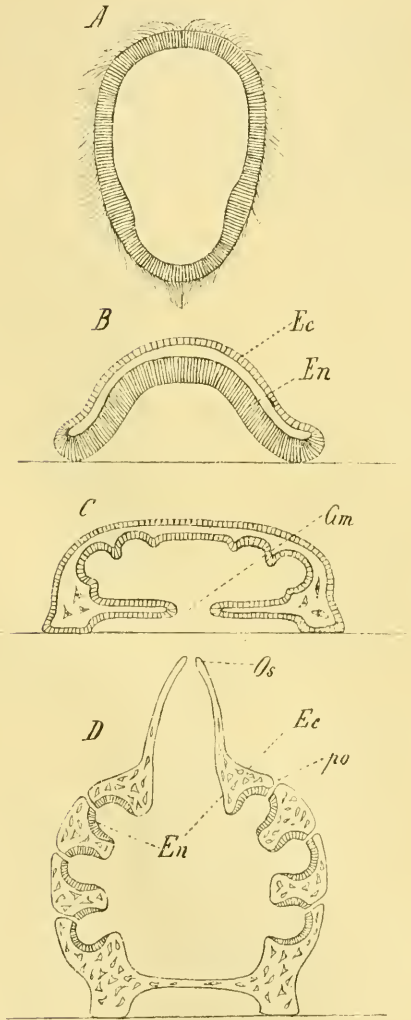


Fig. 5*b*. Aelteres fest-sitzendes Stadium von *Sycondra raphanus* mit der Anlage der ersten Radiärtuben *r*, *po* zuführende Pori.

## II. Typus der Entwicklung durch ein schwärmendes Coeloblastula-Stadium.

Das Ei von *Oscarella lobularis* (*Halisarca lobularis*) entwickelt sich in den der Geisselkammern entbehrenden Gewebsbalken der inneren Theile des mütterlichen Körpers und durchläuft eine totale und äquale Furchung, durch welche zunächst 2, dann 4, 8, 16 etc. gleich grosse, regelmässig geordnete Blastomeren gebildet werden. Das 16zellige Stadium lässt in seinem Inneren eine deutliche Furchungshöhle erkennen. Durch weitere Zellvermehrung kommt es zur Bildung einer Hohlkugel (Coeloblastula o. Archiblastula), deren Wand aus lauter gleich grossen cubischen, in einer Schicht geordneten Zellen besteht. CARTER (No. 3), BARROIS (No. 2), F. E. SCHULZE (No. 20).



Kurz vor dem Ausschwärmen strecken sich die Elemente der Wand zu hohen säulenförmigen Epithelzellen, welche an ihrem äusseren Ende je eine Geissel erhalten. Die ausschwärmende Larve (Fig. 6 A) besitzt annähernd Eiform und weist einen beim Schwimmen nach vorn gekehrten, stumpferen, gelblich gefärbten und einen hinteren spitzeren, braunröthlichen Pol auf. Die Wand besteht aus einer einzigen Schicht cylindrischer Geisselzellen. Der innere Hohlraum enthält keine Zellen und ist von einer eiweiss-haltigen Flüssigkeit erfüllt. (F. E. SCHULZE.)

Durch Einstülpung des einen Pols der Larve geht dies

**Fig. 6.** Entwicklung von *Oscarella*, schematisch (nach HELDER). A schwärmende Blastularlarve, B festsitzendes Gastrulastadium, C Stadium mit beginnendem Verschluss des Gastrulamundes (*Gm*) und Faltung des Entodernsackes, D junger Schwamm. *Os* Osculum, *po* zuführende Pori, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm.

Stadium in ein halbkugelförmiges Gastrula-Stadium über, welches sich nun — wie das von *Sycandra* — mit seinem Gastrula-Mund an eine Unterlage festheftet. (Fig. 6 B.) So entsteht ein flaches, mützenförmiges Larvenstadium, dessen Wand aus zwei Zellschichten (Ectoderm u. Entoderm)

besteht und dessen Innenraum als Urdarmhöhle betrachtet werden muss. Nun erfolgt der allmähliche Verschluss des weiten Gastrulamundes, und gleichzeitig entstehen durch einen complicirten Faltungsprocess die ersten Geisselkammern als Divertikel der Urdarmhöhle (Fig. 6 C). Durch Einwanderung von Zellen in den zwischen Ectoderm und Entoderm sich erstreckenden Raum entsteht die Bindegewebsschicht des Mesoderms. Zum Schlusse kommt am Scheitelpole eine schornsteinähnliche Aussackung der Körperwand zu Stande, durch deren Gipfel das Osculum (*Os*) durchbricht (Fig. 6 D). Die zuführenden Pori (*po*) bilden sich als Durchbohrungen an Stellen, wo die Geisselkammern dem Ectoderm naheliegen. Das später entstehende System zuführender Canäle muss auf Einstülpungen des Ectoderms, das der ableitenden Canäle auf Aussackungen des Entoderms zurückgeführt werden. Die Larve ist nicht mit ihrer ganzen Basalfläche festgewachsen, sondern ruht auf wenigen, füsschenförmigen Trägern (Fig. 6 D). (K. HEIDER, No. 8.)

Die Entwicklung der Placiniden scheint der von *Oscarella* nahe zu stehen. Die schwärmenden Larven lassen sich im Wesentlichen dem beschriebenen Typus unterordnen. Die Umwandlung in das festsitzende Stadium ist nicht genau erforscht; dagegen steht es fest, dass auch hier die Geisselkammern als Divertikel einer gemeinsamen centralen Höhle ihren Ursprung nehmen (F. E. SCHULZE).

### III. Typus der Entwicklung durch ein Parenchymula-Stadium.

Die oberflächliche Schicht der schwärmenden Larve besteht aus einem aus hohen, geisseltragenden Zellen zusammengesetzten Cylinder-epithel, welches einen von embryonalem Bindegewebe erfüllten Innenraum umschliesst.

a) Die oberflächliche Schicht weist ringsum ziemlich gleichgeformte Zellen auf.

*Ascetta*. Durch einen totalen und äqualen Furchungsprocess wird zunächst ein *Coeloblastula*-Stadium erreicht, das dem von *Oscarella* ähnlich ist. Aber noch vor dem Ausschlüpfen des in späteren Stadien Eiform gewinnenden Embryos beginnt die Einwanderung von Zellen in den inneren Hohlraum und zwar vom hinteren Pole der Larve aus. Auf diese Weise wird die primäre Leibeshöhle schliesslich mit einem bindegewebigen Mesenchym, der gemeinsamen Anlage des Mesoderms und Entoderms erfüllt, in welchem die definitive Gastralhöhle später als Spaltraum auftritt. Um diesen ordnen sich die Entodermzellen in Form eines einschichtigen Epithels an (O. SCHMIDT, METSCHNIKOFF).

b) Die oberflächliche Schicht weist in der Gegend des hinteren Pols der Larve eine geänderte Beschaffenheit der Zellen auf.

*Ceratosa*. Die zum Ausschwärmen reifen Embryonen von *Spongelia pallescens* (Fig. 7) haben cylindrische Form mit einer convexen Abrundung am einen und einer flachen Einsenkung am anderen Ende. Im Bereich dieser flachen Einstülpung sind die Geisselzellen braunroth pigmentirt. Das Innere des Embryos ist von gallertigem Bindegewebe erfüllt. Einen ganz ähnlichen Bau zeigt der vor dem Ausschwärmen stehende Embryo von *Euspongia officinalis*; nur ist das den Innenraum erfüllende Parenchym von histologisch differenter Beschaffenheit; es besteht aus einem dem Zellenknorpel vergleichbaren Gewebe. Die Furchung ist bei diesen Formen eine totale

und äquale, doch kommt es niemals zur Entwicklung eines Coeloblastula-Stadiums (F. E. SCHULZE No. 23 u. 24).

Chalineen. Das Ei von *Chalinula fertilis* furcht sich nach C. KELLER (No. 9) total und inäqual. Schon durch den ersten Furchungsact kommt eine kleinere und eine grössere Furchungskugel zu Stande. Das nächste beobachtete Stadium zeigt 3 kleine und eine grosse Blastomere. Durch darauf folgende Theilung der kleinen Zellen resultirt ein Stadium, in welchem 6 kleine Zellen der ungetheilten grossen Furchungskugel, die sich nun auch bald theilt, nach Art einer Kappe aufsitzen. Die kleinen Furchungskugeln sollen die Anlage des Ectoderms, die grossen die gemeinsame des Entoderms und Mesoderms repräsentiren. Im weiteren Verlauf der Furchung umwachsen

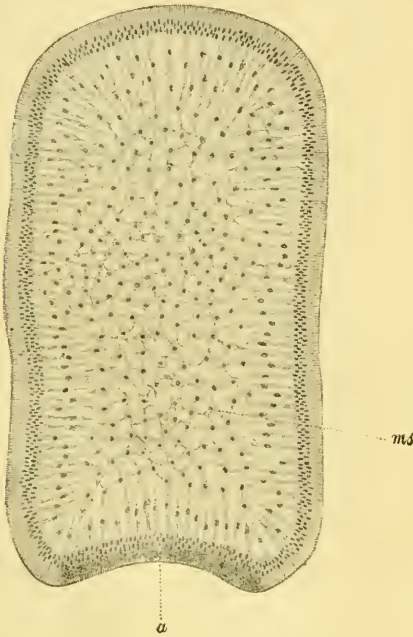


Fig. 7. Längsschnitt durch eine Larve von *Spongia pallescens* (nach F. E. SCHULZE). *a* pigmentirte Epithelzellen des hinteren Körperpols, *ms* gallertiges Bindegewebe im Innern der Larve.

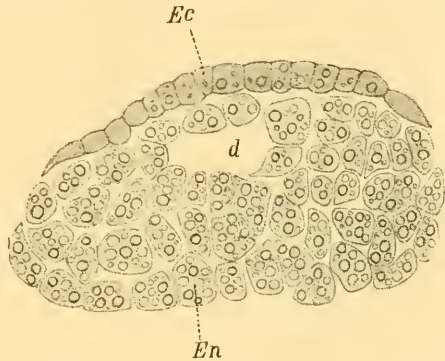
(Der oberflächliche Geisselbesatz ist in der Abbildung weggelassen.)

die schalenförmig angeordneten kleinen Zellen die grossen derart, dass eine epibolische Gastrula resultirt, deren Urmund von der hier zu Tage liegenden soliden Zellmasse des primären Entoderms ganz ausgefüllt ist. Nun entwickelt der Embryo an seiner ganzen Oberfläche Geisseln, gewinnt eine mehr gestreckte Gestalt und schwärmt als Planularlarve aus. Dieselbe zeigt an ihrem hinteren Pole ein dunkler gefärbtes Feld der oberflächlichen Geisselzellschicht, und diess soll dem oberflächlichen Entoderm-antheil entsprechen. In den Zellen des Innenparenchyms kommen nun sehr bald die ersten Spicula zur Entwicklung. Die Larve setzt sich zunächst mit ihrem hinteren Pole fest, legt sich aber sehr bald um, so dass sie mit der ganzen Breitseite des Körpers der Unterlage adhärirt. Sie gewinnt nun die Gestalt eines unregelmässigen Fladens. Im Inneren soll die Bildung der Geisselkammern in anderer Weise, als früher für *Oscarella* (pag. 7) geschildert wurde, vor sich gehen, nämlich derart, dass einzelne Entodermzellen sich zu

geschlossenen Zellgruppen vereinigen, in deren Inneren später eine Höhlung auftritt. Diese zunächst gesonderten Anlagen der Wimperkörbe treten dann in Beziehung zu einer im Parenchym auftretenden grösseren centralen Höhle, welche bald am Scheitel der Larve nach aussen durchbricht, wodurch das Osculum gebildet erscheint. Einem ähnlichen Typus wie die schwärmende Larve von *Chalinula* scheinen die Larven der meisten Kieselschwämme anzugehören. So die von *Esperia*, *Amorphina*, *Raspailia* und *Reniera* (O. SCHMIDT, METSCHNIKOFF), ferner die durch CH. BARROIS bekannt gewordenen Larven von *Isodyctia* und *Desmacidon*.

*Reniera*. Die Larve von *Reniera filigrana* reiht sich den vorherbeschriebenen an. Sie besteht aus einem geißeltragenden Cylinderepithel und einem im Innern gelegenen zellenhaltigen Parenchym. Im Laufe der weiteren Entwicklung platzt die Cylinderzellenschicht am vorderen und hinteren Pole, so dass das Innenparenchym bloss liegt. Die Larve setzt sich mit dem vorderen Pole fest, verliert den Geißelbesatz der oberflächlichen Schicht und wird flach kuchenförmig, während im Innenparenchym, der gemeinsamen Anlagen von Entoderm und Mesoderm, eine Höhle als Spalt auftritt, um die sich die nächstliegenden Zellen in Form eines Epithels gruppieren. Auf diese Weise sondert sich das Entodermepithel vom Mesoderm. Die ersten Geißelkammern und sämtliche Canäle entstehen als Ausstülpungen dieses inneren Hohlraums. Später kommt das Osculum zum Durchbruch, und entwickeln sich Kieselnadeln in Zellen der Mesodermschicht (W. MARSHALL, No. 10).

*Halisarca*. Durch eine totale und äquale Furchung (F. E. SCHULZE, No. 20) resultirt eine Blastula, in deren Inneres bald Zellen einwandern, welche die Furchungshöhle ganz erfüllen und daselbst ein bindegewebiges Mesenchym bilden. Die ausschwärmende Larve zeigt am hinteren Pole ein aus dickeren, körnchenreichen Geißelzellen bestehendes Feld. Nachdem die Larve sich festgesetzt und Kuchenform angenommen hat, verliert das Ectoderm die Geißeln und geht in ein Plattenepithel über. In dem inneren Parenchym entstehen nun zunächst gesonderte Geißelkammer- und Canalanlagen, welche erst später zu einem gemeinsamen System sich vereinigen (METSCHNIKOFF No. 14).



**Fig. 8.** Späteres Furchungsstadium (beginnende Gastrulation) von *Spongilla* (*Ephydatia*) *fluvialis* (nach GOETTE). *Ec* Ectodermzellen, *En* Entodermzellen, *d* centrale Entodermhöhle.

Ein eigenartiger Entwicklungstypus, der sich vielleicht am nächsten an *Reniera* anschliesst, scheint durch *Spongilla* repräsentirt zu sein. Die Entwicklung dieses Süsswasser-Schwammes ist durch GANIN (No. 4 u. 5) und GOETTE (No. 6) bekannt geworden, doch stimmen die Angaben der genannten Forscher in manchen Punkten nicht völlig überein. Wir folgen in unserer Darstellung der ausführlichen Schilderung GOETTE'S, ohne uns ein vorläufiges Urtheil zu bilden, in welcher Weise sich die *Spongilla*-Entwicklung derjenigen der übrigen Spongien einreihet. Ein definitives Urtheil wird erst möglich sein, wenn neue Untersuchungen über die Entwicklung von Spongien der verschiedensten Gruppen vorliegen.

Das Ei von *Spongilla* (*Ephydatia*) *fluvialis* durchläuft eine totale, inäquale Furchung, durch welche ein Embryo entsteht, der zu seinem grösseren Theile aus grossen dotterreichen Blastomeren (Entoderm-antheil Fig. 8 *En*) besteht und nur an seinem oberen Pole eine Kappe kleiner, dotterärmerer Blastomeren (Ectodermantheil, *Ec* Fig 8) aufweist. Da die Kappe von Ectodermzellen allmählich den ganzen Embryo umwächst, so wird auf diese Weise eine Art von epibolischer Gastrula

gebildet. Frühzeitig tritt in der Entodermmasse excentrisch gelagert eine unregelmässige Höhle auf, welche weder auf eine Furchungshöhle, noch auf eine Urdarmhöhle zu beziehen ist und als Entodermhöhle bezeichnet wird. Durch die excentrische Lage dieser Höhle ist die Richtung der Hauptaxe im Embryo gekennzeichnet, denn sie liegt stets dem Scheitelpole (dem späteren vorderen Pole) genähert. Der anfangs einer planconvexen Linse vergleichbare Embryo streckt sich nun nach der Richtung der Hauptaxe, und bedeckt sich an der Oberfläche mit einem Cilienkleide. Die schwärmende Larve (Fig. 9) ist im Allgemeinen von eiförmiger Gestalt und hat beim Schweben im Wasser die verbreiterte vordere Körperhälfte, in welcher die umfangreiche Entodermhöhle gelegen ist, stets nach oben gerichtet. Die Larve besteht aus einem oberflächlichen einschichtigen Geisselepithel, dessen Zellen im ganzen Umfange

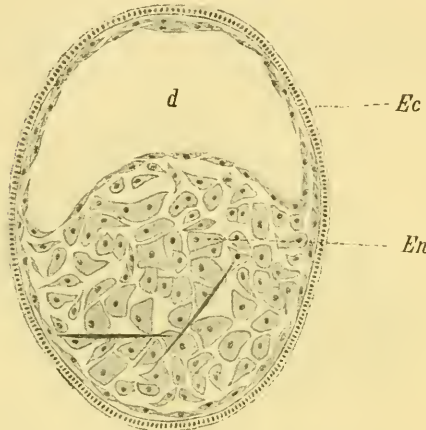


Fig. 9. Freischwärmende Larve von Spongilla (Ephydatia) fluviatilis (nach GOETTE). Der Geisselbesatz der Oberfläche ist weggelassen. *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *d* Entodermhöhle.

die gleiche Beschaffenheit aufweisen. Im Inneren der hinteren Körperhälfte befindet sich eine solide Entodermmasse, welche im Verlauf der weiteren Entwicklung den Character embryonalen Bindegewebes annimmt. Die in der Umgebung der Entodermhöhle gelagerten Zellen erscheinen abgeplattet und bilden eine Schicht amöboider, netzförmig verbundener Elemente. Eine ähnliche Schicht abgeplatteter Zellen findet sich an der Oberfläche des soliden Entodermkerns, wo derselbe dem Ectoderm dicht anliegt. In einzelnen Zellen dieses Kernes kommen frühzeitig Nadeln zur Entwicklung.

Die Larve setzt sich mit dem Scheitelpole fest, indem die Deckenschicht der Entodermhöhle zerreisst und die Ränder des entstandenen Risses sich umschlagen. So kommen die Zellen der Entoderm-schicht gegen die Unterlage, an welcher sie mit pseudopodienartigen Ausläufern adhären. In den meisten Fällen legt sich die Larve nach dieser ersten Fixirung um, um auf diese Weise mit breiterer Fläche sich zu befestigen. Nun soll nach GOETTE der vollständige Verlust des Ectoderms, welches zerreisst und in Fetzen von der Oberfläche sich ablöst, erfolgen, so dass der ganze Körper des jungen Schwammes nur aus Entoderm besteht. In dieser nun soliden Masse (da die Entodermhöhle bei der Anheftung geschwunden ist) entstehen die Geisselkammern in gesonderten Anlagen, indem aus einer Zelle hervorgegangene Zellgruppen im Inneren eine Höhlung gewinnen. Ebenso entwickeln sich die Canäle und Höhlen des Körpers aus vielen getrennten Abschnitten, welche erst später untereinander und mit den Geisselkammern in Verbindung treten. Die oberflächlichste Schicht des Körpers gewinnt den Character des Plattenepithels und bildet die bleibende Oberhaut der Spongilla. Sämmtliche Organe entstehen daher auf dem Wege der geweblichen Differenzirung aus einer einzigen Keimschicht, dem primären Entoderm.

An der hier wiedergegebenen Darstellung GOETTE'S müssen verschiedene Punkte noch als zweifelhaft erscheinen. So vor Allem die behauptete vollständige Abstossung des Ectoderms. Allerdings ist auch für andere Spongien (Reniera, Esperia) von früheren Beobachtern ein Aufplatzen und theilweiser Verlust des Ectoderms behauptet worden, worauf bereits weiter oben (pag. 9) hingedeutet worden ist. Doch dürften sich derlei Bilder vielfach auf pathologische oder abnorme Processe beziehen lassen. Für Spongilla hat GANIN angenommen, dass das Ectoderm der Larve in die bleibende Oberhaut des Schwammes übergehe, und diese Behauptung hat neuerdings durch die Beobachtungen von O. MAAS (Zool. Anz. 1889) eine Bestätigung erfahren, welcher sich an ein und demselben Object überzeugen konnte, dass das Ectoderm der Larve nicht abgeworfen werde, sondern allmählich in das oberflächliche Plattenepithel des fertigen Schwammes übergehe. Auch hinsichtlich der Entstehung der Geisselkammern und des Canalsystems stimmt GANIN nicht mit GOETTE überein. Nach GANIN ist die Entodermhöhle als Urdarmhöhle aufzufassen, und stellt dieselbe die erste Anlage des Canalsystems dar, von welcher die Geisselkammern als Divertikel ihren Ursprung nehmen. Eine ähnliche Entstehungsweise der Geisselkammern, wie die von GOETTE für Spongilla mitgetheilte, wurde vor Kurzem von DENDY (Qu. Jou. Micr. Sc. 1888) für eine Hornspongie (Stelospongia) behauptet.

Die Verbreitung der unterschiedenen Entwicklungstypen in den einzelnen Spongien-Gruppen stellt sich demnach folgendermassen dar: Bei den Kalkschwämmen (Calcarea) findet sich die Amphiblastula-Larve in den meisten der bisher beobachteten Fälle. Vielleicht ist diese Larvenform auf die Calcarea beschränkt. Die Coeloblastula tritt bei Oscarella und in der Familie der Placiniden auf, während den Ceratosa und Silicospongiae die Parenchymula allgemein zuzukommen scheint. Ausserdem weisen auch Halisarca und Ascetta ein Parenchymula-Stadium auf.

Wie man aus dem Vorhergehenden ersieht, lässt sich zur Zeit noch kein einheitliches Bild der Spongienentwicklung entwerfen. Die Angaben gehen zu sehr auseinander. In einzelnen Fällen finden wir ein Coelogastrula-Stadium, das sich mit der Circumferenz des weiten Gastrulamundes an eine Unterlage festheftet. Darauf ist als auf ein unterscheidendes Merkmal den Cnidariern gegenüber Gewicht zu legen, bei denen die Anheftung sich stets mit dem aboralen Pole der zweischichtigen Planularlarve vollzieht. In anderen Fällen kommt es zur Ausbildung einer Parenchymula, deren Genese für viele Formen noch ebenso dunkel ist, wie die Weiterentwicklung dieses Stadiums zum fertigen Schwamm. Nur vermuthungsweise können wir annehmen, dass dieses Stadium in allen Fällen auf dem Wege der epibolischen Gastrulation oder durch den Process einer Einwanderung einzelner Zellen vom Entodermpole aus zu Stande kommt. Der dunkelste Punkt in der Spongienentwicklung ist für uns der Moment der Festsetzung der Schwärmlarve und die gleichzeitig sich vollziehende Metamorphose. Schon die Angaben bezüglich des Poles, mit dem die Larve sich festheftet, sind für die verschiedenen Formen wechselnde. Ebenso differiren die Autoren hinsichtlich der Organogenese, vor Allem hinsichtlich der Entstehung des Canalsystems und der Geisselkammern. In einzelnen Fällen wird die einheitliche Anlage des Geisselkammer- und ausleitenden Canalsystems in Form einer centralen Höhle (Urdarmhöhle) behauptet, aus welcher durch fortgesetzte Faltung der Wand die Geisselkammern und die abführenden Canäle hervorgehen. Dem stehen die Beobachtungen anderer Autoren entgegen, nach denen die einzelnen Geisselkammern gesondert angelegt und durch

später auftretende Canäle verbunden werden, die erst allmählich zu einem gemeinsamen Canalsystem sich vereinigen.

Bei solcher Sachlage ist es kaum möglich, zu allgemeinen Schlüssen zu gelangen, ohne den einzelnen Angaben nach einer oder der anderen Richtung Zwang anzuthun. So viel scheint aber doch aus sämtlichen Beobachtungen mit einiger Sicherheit hervorzugehen, dass wir in den Spongien einen selbstständigen Stamm der Metazoen vor uns haben, der mit den übrigen Typen nur an seiner Wurzel zusammenhängt. Wir halten an der Ansicht fest, dass die Spongien mit den übrigen Metazoen gemeinsamen Ursprung haben. Wir finden in der Entwicklungsgeschichte der Spongien ein echtes Blastula- und Gastrulastadium, durch welches der Hinweis auf eine den Poriferen und sämtlichen übrigen Metazoen gemeinsame Stammform gegeben erscheint. Auf diese Gemeinsamkeit des Ursprungs deuten auch Charactere der histologischen Differenzirung (die Ausbildung von Cylinder- und Plattenepithelien, von Bindegewebe und Knorpelgewebe), und diesen Characteren gegenüber erscheint das einzige Moment des Vorkommens kragentragender Geisselzellen des Entoderms nicht ausreichend, um die Poriferen als selbstständige Gruppe von den Choanoflagellaten abzuleiten und ihnen die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen Metazoen abzuspreehen (SOLLAS No. 15, BÜRSCHLI).

Dass die Poriferen in keiner näheren Verwandtschaft zu den Cnidariern (Coelenteraten im engeren Sinne) stehen (MARSHALL No. 11) scheint aus Allem hervorzugehen. Wir legen auf den Mangel der Nesselkapseln, als einem rein histologischen Character, weniger Gewicht, als auf Momente der Tectonik. Die Versuche, den Bau der Spongien auf die Grundform des Polypen zurückzuführen, müssen zu Widersprüchen führen. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Auswurfsöffnung des Canalsystems, das sog. Osculum, dem Munde der Coelenteraten nicht homolog ist, ferner dass die Poriferen im Allgemeinen von einer monaxonen heteropolen Grundform sich ableiten, bei der es noch nicht zur Ausbildung von Nebenaxen in bestimmter Zahl gekommen ist, während den Cnidariern der vierstrahlig radiäre Typus zu Grunde liegt. (Vgl. F. E. SCHULZE No. 27, A. GOETTE No. 6, HEIDER No. 8.) Als unterstützende Momente für diese Auffassung dienen: der Mangel beweglicher Körperfortsätze (Tentakel, Fangfäden) und der niedere Grad histologischer Differenzirung.

Die Poriferen besitzen keine echten Muskelfasern. Die Eigenschaft der Contractilität scheint noch sämtlichen Zellen in ziemlich gleichem Maasse zuzukommen, und die im Mesoderm mancher Spongien vorhandenen „contractilen Faserzellen“ unterscheiden sich von echten Muskelfasern dadurch, dass in ihnen die contractile Substanz noch nicht als gesonderter Bestandtheil der Zelle zur Abtrennung gekommen ist. Der Mangel eines Nervensystems ist zwar noch nicht bewiesen, doch scheint auch das Vorhandensein eines solchen nicht sichergestellt, da die von LENDENFELD als Nervensystem der Spongien in Anspruch genommenen Zellgruppen bisher in Hinsicht dieser Deutung noch zweifelhaft geblieben sind.

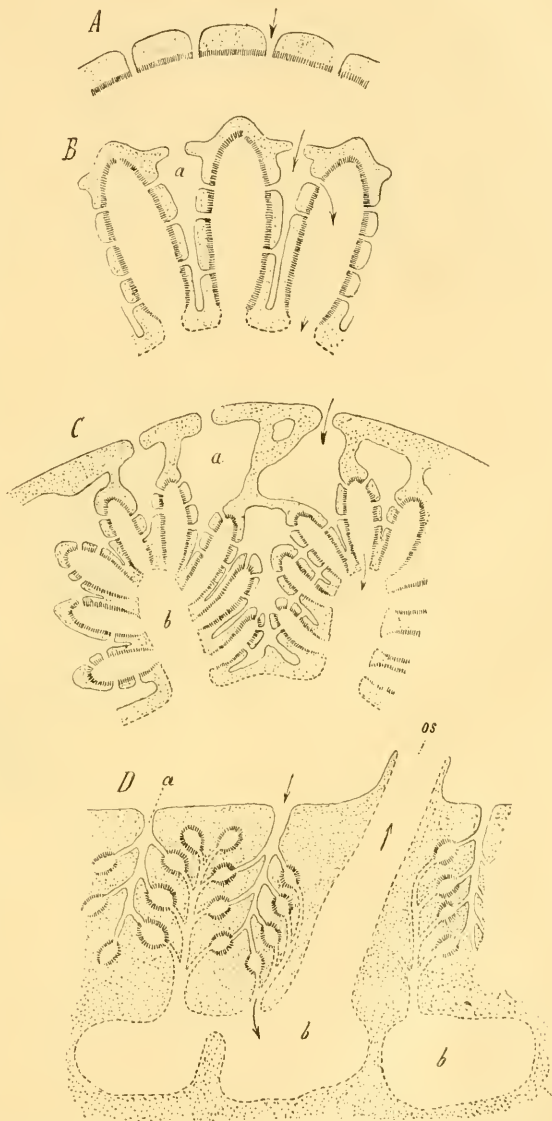
Betreffs der Entstehung des Canalsystems der Spongien ist auf jene ursprünglichen Formen hinzuweisen, welche sich vor Allem unter den Kalkschwämmen vorfinden und durch deren Vergleich sich aufs Deutlichste ergibt, dass das complicirte Canalsystem der Kiesel- und Hornschwämme sich durch einen fortgesetzten Faltungsprocess der Wand einer sackförmigen, olynthusähnlichen Grundform herausgebildet hat, wobei das



Kragenepithel schliesslich auf bestimmte Stellen (Geisselkammern) des Canalsystems localisirt wurde. Wenn uns das Schema der Fig. 10 *A* die porendurchsetzte Wand eines einfachen Ascons darstellt und wir

beachten, dass die ganze Innenfläche mit Kragenzellen bedeckt ist, so zeigt Fig. 10 *B* die Entstehung der Radiärtuben eines Sycon durch einen Faltungsprocess dieser Wand. Hiebei ist das den gemeinsamen, centralen Hohlraum auskleidende Entoderm zu einem Plattenepithel umgewandelt, und haben sich entsprechend den Ausstülpungen der Radiärtuben auch Ectodermbekleidete Einstülpungen der äusseren

Körperoberfläche (a), die Anlagen des zuführenden Canalsystems, gebildet. Fig. 10 *C* zeigt, wie durch einen erneuten Faltungsprocess divertikelartige Räume der Centralhöhle entstehen (b), in denen man die Anlage eines ausführenden, Entodermbekleideten Canalsystems zu erkennen hat, so dass wir auf diese Weise durch allmähliche Uebergänge zur Canalvertheilung der Fig. 10 *D* gelangen, welche als Schema der meisten Spongien gelten kann.



**Fig. 10.** Schema der Entwicklung des Canalsystems bei verschiedenen Spongien. Das Ectoderm ist durch eine fortlaufende, das Entoderm durch eine unterbrochene Linie gekennzeichnet. Das Kragenepithel des Entoderms ist durch aufgerichtete Strichelchen angedeutet. *A* Querschnitt durch einen Theil der Wand eines Ascon. *B* Querschnitt durch eine Wandparthie eines Sycon, *C* Querschnitt durch eine Wandparthie von *Leucilla connexiva* (nach POLÉJAEFF), *D* Verticalschnitt durch *Oscarella*.

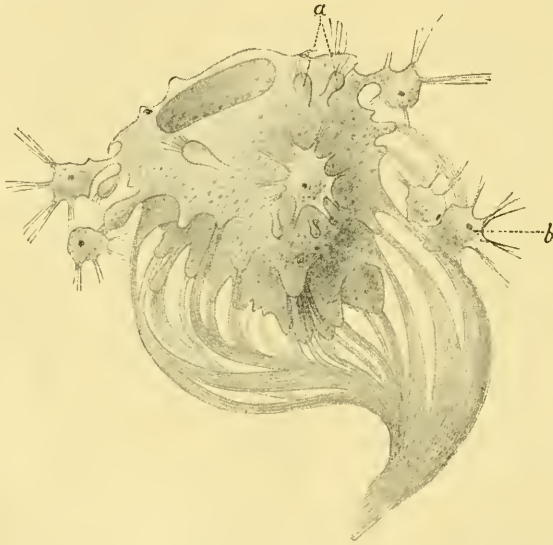
*a* Räume des zuführenden Canalsystems.

*b* Räume des ausführenden Canalsystems.

*os* Osculum.



Diese aus dem Vergleich einzelner Genera sich ergebende Reihe macht es wahrscheinlich, dass die ontogenetische Entstehung des Gastrocanalsystems durch Divertikelbildung aus einem gemeinsamen, centralen Hohlraum, wie sie bei manchen Formen beobachtet wurde, den ursprünglichen Modus der Entwicklung repräsentirt. Was die Entstehung der aus Kalk oder Kieselsäure bestehenden Spicula anbelangt, so scheint sichergestellt zu sein, dass dieselben im Inneren von sceletbildenden Mesodermzellen angelegt werden. Der Umstand, dass die Nadelformen vielfach in einander übergehen, und dass man in vielen Stabnadeln ein mit dem Centralcanal in Zusammenhang stehendes Axenkreuz beobachtet, was auf die Abstammung derselben von triaxilen Nadeln hindeutet, gab zu gewissen Speculationen über die den einzelnen Gruppen zukommende Nadelgrundform und deren Herleitung aus einfachen mechanischen Verhältnissen des Weichkörpers Veranlassung. So fand F. E. SCHULZE



**Fig. 11.** *Lophocalyx (Polyloplus) philippinensis* mit Knospen (nach F. E. SCHULZE). *a* jüngere, *b* ältere Knospen, vom Mutterleibe abgeschnürt und nur noch an den Glasnadeln desselben befestigt.

(Abh. kgl. Acad. Berlin 1887) die den Kalkschwämmen zukommende Grundform des regulären Dreistrahlens bedingt in der regelmässig alternirenden Stellung der Poren in der Wand der ursprünglichen Ascon-Form, die den Tetraxoniern (nebst den davon abgeleiteten Monaxoniern und Hornschwämmen) eigenthümliche Ausgangsform des regulären Vierstrahlens aus der dichtgedrängten Lagerung kugeliger Geisselkammern und der sich daraus ergebenden Form des Weichkörpers erklärbar, während bei den Hexactinelliden die Anordnung der Trabekel des Weichkörpers zur Grundform des regulären Sechsstrahlers (Hexacts) hinleitete.

Während demnach die genannten Hartgebilde im Inneren von Zellen sich ausbilden, wird man die Hornfasern als cuticulare Abscheidungen betrachten müssen, da sie nach F. E. SCHULZE an der inneren Fläche epithelartig gelagerter Mesodermzellen (sog. Spongioblasten) zur Ablagerung kommen.

**Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Spongien.** Hierher ist zu rechnen die auf dem Wege der Knospung vor sich gehende Bildung neuer Individuen, welche zeitlebens mit dem mütterlichen Organismus verbunden bleiben, wodurch es zur Ausbildung umfangreicher Colonien kommen kann. In manchen Fällen sind die einzelnen Individuen der Colonie deutlich als solche zu erkennen (*Sympagella nux*, Hexact. No. 34), während in den meisten Fällen ein so inniger Zusammenhang derselben stattfindet, dass nur das Vorhandensein der Oscula einigermaßen die Erkennung der Individuen ermöglicht.

Ausserdem kommt bei vielen Spongien eine Art der Fortpflanzung durch Knospen vor, welche sich noch in wenig entwickeltem Zustande vom Mutterkörper loslösen und zur Anlage eines neuen Spongienorganismus auswachsen. Ein verhältnissmässig einfacher Fall dieser Art scheint bei *Leucosolenia* (VASSEUR No. 36) vorzuliegen. Hier ist die junge Knospe eine einfache Ausstülpung der Körperwand, welche sich bald als selbstständiger, sackförmiger Körper löst, um nach erfolgter Festsetzung durch Production eines Osculums zu einer jungen *Leucosolenia* auszuwachsen. In ähnlicher Weise scheint die Knospung bei *Tethya*, *Tetilla*, *Rinalda* etc. (DÉSÖ No. 29, MEREJKOWSKY No. 31, SELENKA No. 32) ferner bei *Lophocalyx* = *Polylophus*, F. E. SCHULZE No. 34) auf dem Auswachsen und der Abschnürung einer Portion des mütterlichen Körpers zu beruhen, in welche ein Theil des Canalsystems des letzteren aufgenommen wird, während die Gewebe eine lebhaft Zellproduction erkennen lassen. Die Trennung vom mütterlichen Organismus erfolgt hier vielfach durch ein Fortwandern auf vorstehenden Kieselnadeln desselben. Nach erfolgter Ablösung wächst die Knospe zu einem dem mütterlichen Organismus ähnlichen jungen Thier aus (Fig. 11). — Hierher gehören auch die durch F. E. SCHULZE (No. 33) bekannt gewordenen transportablen Brutknospen von *Oscarella*, welche, da sie in ihrem Inneren eine beträchtliche Höhle enthalten, im Bau der Larve dieser Form (Fig. 6 D) sehr ähnlich sind. Diese blasenförmigen Körper werden, nachdem sie sich vom mütterlichen Organismus losgelöst haben, einige Zeit lang umhergetrieben, fallen dann zu Boden, um daselbst zu kleinen Schwammkrusten auszuwachsen.

Die Fortpflanzung durch Knospung beruht bei diesen Formen darauf, dass oberflächlich gelegene Parthieen des Schwammgewebes sich absondern und die Fähigkeit erhalten, die Gesamtform des mütterlichen Organismus zu reproduciren. Denken wir uns einen ähnlichen Process im Inneren des Schwammgewebes ablaufen, wobei die Sonderung der betreffenden Zellgruppe unter der Form einer Encystrung sich vollzieht, so ist hiemit vielleicht der Weg gekennzeichnet, auf dem wir uns die erste Bildung der *Gemmulae* entstanden zu denken haben. Die Fortpflanzung durch *Gemmulae* ist vor Allem unter den Süßwasserschwämmen (*Spongillen*) verbreitet. Allerdings ist auch für einige marine Formen das Vorkommen *gemmula*ähnlicher Bildungen behauptet worden (TOPSENT No. 35). Die fertige *Gemmula* (Fig. 12) besteht aus einem vielzelligen Keimkörper (*d*), dessen grosse, durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattete Zellen in ihrem Inneren mit Dotterpartikelchen erfüllt sind und einen, häufig auch zwei oder mehrere (PETR, WELTNER) Kerne erkennen lassen. Dieser Keimkörper ist von einer häufig sehr complicirt gebauten Hülle umgeben, welche durch einen (mit Verschlussapparat versehenen) Porus (*p*) nach aussen mündet. Stets findet sich

eine mächtige cuticulare Schicht (*c*), welcher aussen meist ein poröses, lufthaltiges Fachwerk (Luftkammerschicht) sich anschliesst, in dem sich vielfach Sceletbestandtheile (Nadeln o. Amphidiskens) eingelagert finden (*b*), während zu äusserst noch eine weitere cuticulare Schicht (*a*) sich anschliessen kann. Ausserdem soll der Keimkörper noch direct von einer zarten Membran umhüllt sein (CARTER).

Die Gemmulae werden mitten im mesodermalen Gewebe des mütterlichen Körpers gebildet. Ueber ihre erste Entstehung sind verschiedene Ansichten aufgestellt. Nach GOETTE (No. 6) ist es eine Art Zellwucherung, welche die Zellen eines bestimmten Territoriums ergreift und auch die Geisselkammern und Canäle dieses Gebietes einbezieht, während nach MARSHALL (No. 30) gewisse mit Reservenernährungsstoffen gefüllte Mesodermzellen haufenweise zusammenkriechen, um die Gemmula zu bilden. Die erste Anlage der Gemmula, welche im Wesentlichen eine Masse von Zellen embryonalen Characters darstellt, lässt bald eine Differenzirung von zwei Schichten erkennen (GOETTE, WIERZEJSKI). Die centrale Masse ist aus grösseren Zellen zusammengesetzt, welche in immer grösserer Menge Dotterpartikelchen eingelagert erhalten. Die Zellen der

äusseren Schicht werden nach GOETTE keulenförmig und ordnen sich zu einer Art von hohem, die Innenmasse umhüllenden Epithel an. Diese Schicht sondert nun zunächst nach Art der Spongioblasten nach innen eine starke Cuticula (die Anlage der inneren cuticularen Schicht Fig. 12 *c*) ab, hierauf werden in den Zellen dieser Schicht die Amphidiskens gebildet, worauf die ganze Zellschicht nach aussen rückt, um ebenfalls von ihrer Innenfläche aus die äussere Cuticula (Fig. 12 *a*) abzusondern (GOETTE). Nach WIERZEJSKI (No. 39) werden die Amphidiskens nicht in der erwähnten Schicht von Cylinderzellen, sondern in dem umgebenden Gewebe gebildet und rücken erst später in diese Epithelschicht, in welcher sie in definitiver Weise angeordnet werden.

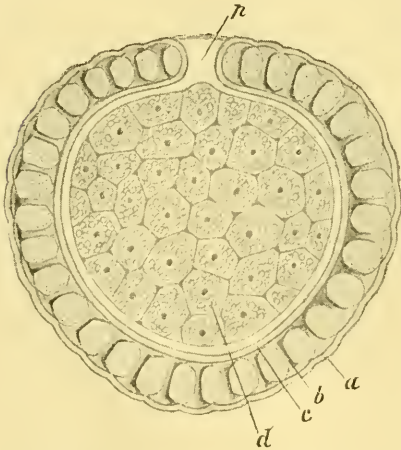


Fig. 12. Gemmula von *Spongilla* (*Ephydatia*) *fluviatilis* (nach VEJDOVSKÝ).

*a* äussere cuticulare Schicht, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere cuticulare Schicht, *d* Keimkörper, *p* Porus.

Die Bildung der Gemmulae geht vorwiegend im Herbst vor sich an Schwammparthieen, welche meist nach erfolgter Gemmulation absterben. Im nächsten Frühjahr schlüpft der Keimkörper durch den Porus nach aussen, um sich festzusetzen und durch bisher noch nicht genauer verfolgte Entwicklungsvorgänge zu einer jungen *Spongilla* umzuwandeln. —

Ans dem Gesagten geht hervor, dass wir in den Gemmulae eine encystirte, in embryonalen Zustand zurückgekehrte, mit Nahrungsdotter versehene Parthie des mütterlichen Körpers zu sehen haben, welcher die Fähigkeit zukommt, die Form des mütterlichen Organismus zur Regeneration zu bringen. Man hat deshalb die Gemmulation wohl auch als eine Art innerer Knospung bezeichnet. Für eine andere geltend gemachte Auffassung,

nach der die Gemmulae Winterer der Spongillen darstellen würden, fehlt bisher jede Grundlage, da in diesem Falle die Entstehung des Keimkörpers durch Theilung aus einer einzigen ursprünglich vorhandenen Zelle nachgewiesen werden müsste, wogegen aber die bisherigen Beobachtungen sprechen.

### L i t t e r a t u r .

Ältere Angaben von GRANT, LIEBERKÜHN und MICLUCHO-MACLAY.

1. Balfour, F. M. *On the Morphology and Systematic Position of the Spongidae.* *Quart. Journ. Microsc. Sc.* Vol. 19. 1879.
2. Barrois, C. *Mémoire sur l'embryologie de quelques Éponges de la Manche.* *Ann. Sc. Nat.* Tom. 3. (4. Sér.) 1876.
3. Carter, H. J. *Development of the marine Sponges etc.* *Ann. and Mag. Nat. Hist.* Vol. 14. 1874.
4. Ganin, M. S. *Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis.* *Zool. Anz.* No. 9. 1878. 1. Jg.
5. Ganin, M. S. *Materialien zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung der Spongien.* *Warschau* 1879. (Russisch.)
6. Goette, A. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis.* *Hamburg u. Leipzig.* 1886 auch: *Zool. Anz.* 7. u. 8. Jahrg.
7. Haeckel, E. *Die Kalkschwämme.* 1872.
8. Heider, K. *Zur Metamorphose der Oscarella lobularis.* *Arb. Zool. Inst. Wien.* 6. Bd. 1886.
9. Keller, C. *Studien über die Organisation und die Entwicklung der Chalcidcn.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 33. Bd. 1880.
10. Marshall, W. *Die Ontogenie von Reniera filigrana.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 37. Bd. 1882.
11. Marshall, W. *Bemerkungen über die Coelenteratennatur der Spongien.* *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* 18. Bd. 1885.
12. Metschnikoff, El. *Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 24. Bd. 1874.
13. Metschnikoff, El. *Beiträge zur Morphologie der Spongien.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 27. Bd. 1876.
14. Metschnikoff, El. *Spongiologische Studien.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 32. Bd. 1879.
15. Sollas, W. J. *Development of Halisarca lobularis.* *Q. Journ. Microsc. Sc.* 24. Bd. 1884.
16. Schmidt, O. *Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 25. Bd. Suppl. 1875.
17. Schmidt, O. *Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme.* *Arch. f. Miffr. Anat.* 12. Bd. 1876.
18. Schmidt, O. *Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und A. clathrus.* *Arch. Miffr. Anat.* 14. Bd. 1877.
19. Schulze, F. E. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. I. Mitth. Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 25. Bd. Suppl. 1875.
20. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. II. Die Gattung Halisarca.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 28. Bd. 1877.
21. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. IV. Die Familie der Aplysinidac.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 30. Bd. 1878.
22. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 31. Bd. 1878.
23. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. VI. Die Gattung Spongelia.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 32. Bd. 1879.
24. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. VII. Die Familie der Spongidae.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 32. Bd. 1879.
25. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. IX. Die Placimiden.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 34. Bd. 1880.
26. Schulze, F. E. *Untersuchungen etc. X. Corticium candelabrium.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 35. Bd. 1881.
27. Schulze, F. E. *Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Spongien und Choanoflagellaten.* *Sitz. Ber. Acad. Berlin.* 1885.
28. Vosmaer, G. C. J. *Porifera in: Bronn's Classen und Ordnungen des Thier-Reichs.* *Leipzig u. Heidelberg.* 1887.

## Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Spongien.

29. Désö, B. *Die Histologie und Sprossenentwicklung der Tethyen.* Arch. Micr. Anat. 16. Bd. 1879 u. 17. Bd. 1880.
30. Marshall, W. *Vorl. Bemerkungen über die Fortpflanzungsverhältnisse von Spongilla lacustris.* Sitz. Ber. Nat. Ges. Leipzig. 11. Jg. 1884.
31. Merejkowsky, C. de. *Reproduction des Eponges par Bourgonnement extérieur.* Arch. Zool. Expér. 8. Bd. 1879—1880.
32. Selenka, E. *Ueber einen Kieselschwamm von achtstraligem Bau und über Entwicklung von Schwammknospen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1880.
33. Schulze, F. E. *Ueber die Bildung freischwebender Brutknospen bei einer Spongie, Halisarca lobularis.* Zool. Anz. 2. Jg. 1879.
34. Schulze, F. E. *Report on the Hexactinellida collected by H. M. S. Challenger etc.* Chall. Rep. Vol. 21. 1887.
35. Topsent, C. *Gemmules of Silicispongiac* Abstr. Journ. R. Micr. Soc. London 1888. p. 596.
36. Vasseur, G. *Reproduction asexuelle de la Leucosolenia botryoides (Ascandra variabilis H.).* Arch. Zool. Expér. Vol. 8. 1879—1880.
37. Vejdovský, F. *Revisio faunae Bohemicae P. I. Die Süßwasserschwämme Böhmens.* Abh. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 12. Bd. 1883.
38. Wierzejski, A. *Ueber die Entwicklung der Gemmulae etc. (Polnisch).* Abh. Acad. Krakau. 12. Bd. 1884.
39. Wierzejski, A. *Le développement des gemmules des Éponges d'eau douce d'Europe.* Arch. Biol. Slav. Tom. 1. 1886.

## II. Capitel.

# CNIDARIER.

- Systematik: I. Hydrozoa.  
1. Hydroidea.  
2. Siphonophora.  
II. Anthozoa.  
III. Scyphomedusae.

## I. Hydrozoa.

### 1. Hydroidea.



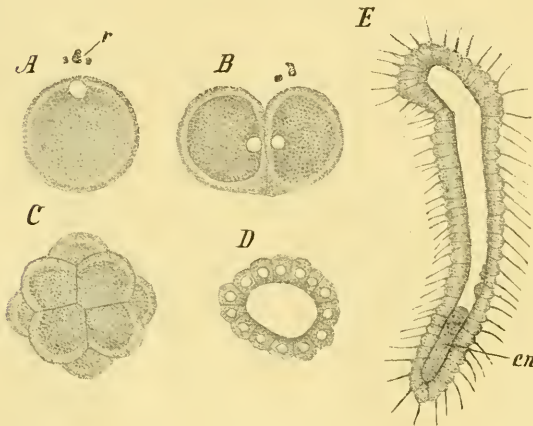
Die Geschlechtsproducte der Hydroiden reifen in der Regel in besonders gestalteten Individuen, welche entweder frei beweglich sind und dann die volle Höhe der Organisationsstufe der Hydroid-Meduse erreichen oder aber zeitlebens mit dem Polypenstock vereinigt bleiben und dann als sessile medusoide Gonophoren (Sporosacs) jene Organisation nur in rückgebildeter Form erkennen lassen. Bei Hydra dagegen kommen die Geschlechtsproducte im Ectoderm der Körperwand des Polypen zur Entwicklung.

Die Eier der Hydroidmedusen gelangen meist durch Dehiscenz der Gonadenwand nach aussen, werden hier befruchtet und durchlaufen im Seewasser die weitere Entwicklung. Bei jenen Formen hingegen, denen sessile Gonophoren zukommen, vollziehen sich die ersten Stadien der Entwicklung innerhalb derselben, und der Embryo gelangt erst auf der Stufe der Planula oder der Actinula zum Ausschwärmen.

Wir trennen im Folgenden jene Formen, welche freischwimmende Medusen erzeugen als metagenetische Formen (Formen mit Generationswechsel) von jenen, deren Geschlechtsindividuen als medusoide Gemmen sessil bleiben (Formen mit maskirtem Generationswechsel HATSCHER). Eine dritte Gruppe umfasst jene Formen, bei denen aus dem Eie kein Polyp, sondern eine schwimmende Larve sich entwickelt, welche durch einfache Metamorphose in die Medusenform übergeht (hypogenetische Formen mit unterdrücktem Generationswechsel).

**Metagenetische Medusen.** Wir beginnen mit der Schilderung der bisher genauer bekannt gewordenen Entwicklung der Eier der Hydroidmedusen, indem wir vor allem den Darstellungen von CLAUS (No. 3) und METSCHNIKOFF (No. 12) folgen. Die runden Eier der craspedoten Medusen sind meist farblos, durchsichtig und entbehren der Hülle. Man

kann an ihnen eine aus zäherem Bildungsdotter bestehende Schicht von Ectoplasma und ein mit größeren Nahrungsdotterkörnchen erfülltes Endoplasma unterscheiden (Fig. 13 *A*). Sie durchlaufen nach erfolgter Befruchtung eine totale, und in den meisten Fällen eine nahezu äquale Furchung. Durch Ausbildung der beiden ersten, meridional (vom animalen zum vegetativen Pol, Fig. 13 *B*) verlaufenden, aufeinander senkrecht stehenden Furchen entstehen vier im Kreuz gestellte Blastomeren, und durch eine darauffolgende äquatoriale Furche kommt ein Szelliges Stadium zu Stande (Fig. 13 *C*), während zwei weitere meridionale Furchen zur Bildung des 16zelligen Stadiums führen. Nur in einzelnen Fällen (*Aequorea*) ist die Furchung eine mehr inäquale, indem die Blastomeren der animalen Zone ein geringeres Volumen aufweisen. Schon in frühen Stadien rücken die Blastomeren vom Centrum ab, so dass es im Innern zur Ausbildung einer sich allmählich vergrößernden Furchungshöhle kommt. Durch weitere, weniger regelmässig ablaufende Furchungen vermehren sich die



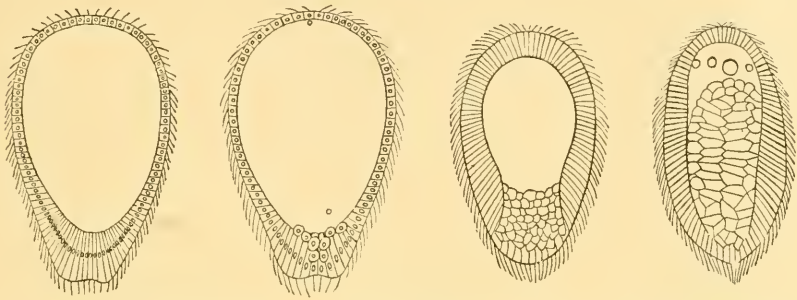
**Fig. 13.** Entwicklung der Eier von *Rathkea fasciculata* (nach MERSCHNIKOFF).

*A* Ein soeben abgelegtes Ei, *r* Richtungskörperchen, *B* Stadium der Zweitheilung, *C* achtzelliges Stadium. *D* Blastulastadium im optischen Durchschnitt, *E* Planulastadium mit Entodermbildung, *en* Entoderm.

Blastomeren, indem sie sich zu einem in einer einzigen Schicht die Furchungshöhle umgebenden Epithel gruppieren, wodurch das typische Blastulastadium (Fig. 13 *D*) erreicht ist. Diese Zellenblase streckt sich nun, so dass sie eine eiförmige oder wurstförmige Gestalt annimmt und bedeckt sich an der Oberfläche mit Geisseln (Fig. 13 *E*), durch deren Bewegung sie mit dem verbreiterten Körperende nach vorne gerichtet umherschwimmt. Nun vollzieht sich die Bildung des Entoderms durch polare Einwucherung, indem vom hinteren Körperende aus erst einzelne, dann zahlreiche Zellen in die Furchungshöhle einwandern, so dass sie dieselbe von hinten nach vorne vorrückend, allmählich vollkommen ausfüllen (Fig. 13 *E*, Fig. 14). Auf diese Weise entsteht eine für die Hydroiden ungemein charakteristische Larve, welche von DALYELL als Planula bezeichnet wurde (Fig. 15 *A*) und die man auch nach der ihr Inneres erfüllenden embryonalen Zellmasse mit dem Namen der Parenchymula (MERSCHNIKOFF) belegt hat. Im weiteren Verlaufe bilden sich im Ectoderm Nesselkapseln, welche besonders am hinteren Pole gedrängt erscheinen, während im Innern der Entodermzellmasse ein Spaltraum auftritt, die erste Anlage der Gastralhöhle, um welche die Entodermzellen sich epithelartig anordnen. Nun bereitet sich der



Process der Festsetzung vor<sup>1)</sup>). Die Larven sinken zu Boden, ihre Bewegungen werden langsamer, und schliesslich heften sie sich mit dem scheibenförmig verbreiterten vorderen Körperende fest (Fig. 15 *C*). Hierbei verlieren sie die Geisseln, und ihre Oberfläche bedeckt sich mit einer

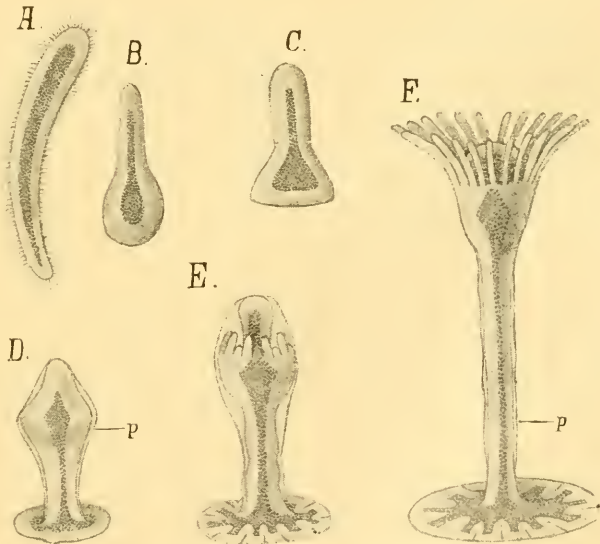


**Fig. 14.** Entodermbildung durch polare Einwucherung an den Planulae von *Aequorea* (nach CLAUS, aus HATSCHER'S Lehrbuch).

feinen cuticularen Ausscheidung, dem Perisarc (Fig. 15 *D*). Häufig gewinnt die scheibenförmige Anheftungsstelle durch Einkerbung ein gelapptes Aussehen (Fig. 15 *E*). Sie stellt die erste Anlage der Hydrorhiza

**Fig. 15.** Festsetzung und Auswachsen der Planularlarve von *Eudendrium* (nach ALLMAN).

*A* Planula, *B* und *C* Stadien der Festsetzung mit dem verbreiterten Vorderende, *D* Anlage des Hydranthenköpfchens und des Perisars *p*, *E* Anlage der Tentakel, *F* Entfaltung des Hydranthen.



dar, während das nun nach oben gerichtete Hinterende der Larve zum ersten Hydranthen des jungen Polypenstöckchens auswächst. Es entstehen als seitliche Divertikel die Anlagen der Tentakel (Fig. 15 *E*) und als Durchbruch der Körperwand, am Gipfel die Mundöffnung. Schliess-

<sup>1)</sup> Die Entwicklung der Eier von Medusen und Hydropolypen mit Gonophoren verhält sich von der Planula an übereinstimmend, so dass hier *Eudendrium* als Paradigma gelten kann.

lich wird das Perisarc an dieser Stelle durchbrochen, und der Polyp gelangt zur freien Entfaltung (Fig. 15 *F*).

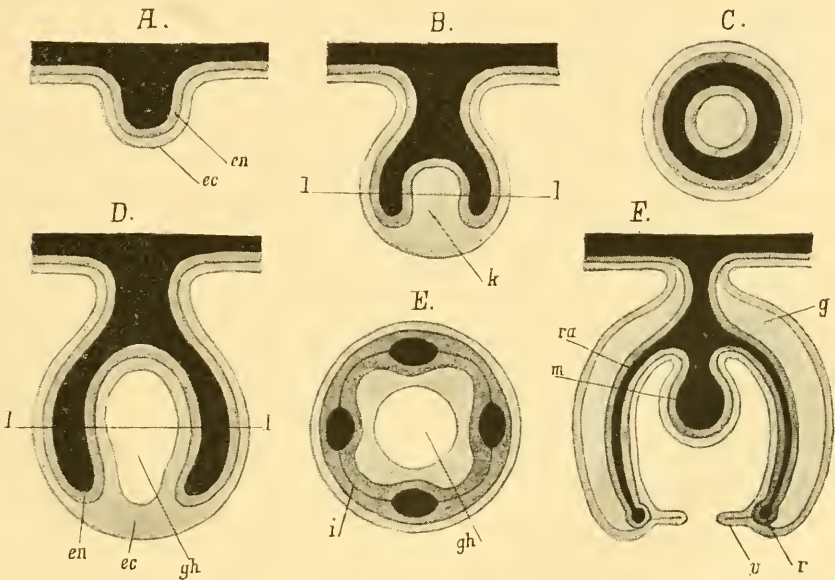
Nicht immer vollzieht sich die Entstehung des Polypeustöckchens genau nach dem hier gegebenen Schema. In einzelnen Fällen heftet sich die Larve der Länge nach fest und geht fast vollständig in die Bildung der Hydrorhiza auf, während die ersten Hydranthen durch eine Art Knospung aus derselben hervorwachsen (*Mitrocoma* METSCHNIKOFF).

Der auf diese Weise entstandene Hydropolyp pflanzt sich vorwiegend durch laterale Knospung fort. Es entsteht hierbei zunächst eine bruchsackähnliche Vorwölbung der Körperwand, deren Innenraum mit der Gastralhöhle des Mutterthieres communicirt, und deren Wandung aus den gleichen Schichten besteht, wie die Körperwand des Mutterthieres (Ectoderm, Entoderm und die dazwischen gelegene Stützlamelle). Indem diese Vorwölbung sich immer mehr vom Mutterthiere abschnürt, einen Tentakelkranz producirt und durch Dehiscenz am vorderen Ende eine Mundöffnung erlangt, wandelt sich die Knospe in einen Hydranthen um. Nur selten trennen sich die so entstandenen Hydranthen vom Mutterthiere los und werden selbstständig (Hydra), in den meisten Fällen kommt es durch fortgesetzte Knospung zur Ausbildung umfangreicher Polypenstöckchen. Die Gesetze der Knospung, durch welche die ungemein mannichfaltige Gestalt, sowie der Habitus der Polypenstöckchen bedingt ist, sind neuerdings von WEISMANN (No. 49) und H. DRIESCH (In.-Diss. Jena 1889) einem eingehenderen Studium unterzogen worden.

Nicht immer haben die durch Knospung erzeugten Individuen dieselbe Gestalt, welche dem ersten Hydranthen zukam. Oft entwickelt sich unter den Individuen eines Stöckchens ein mehr oder minder deutlicher Polymorphismus. Es kommt zur Ausbildung tentakelloser, der Mundöffnung entbehrender, nesselkapselreicher Wehrpolypen (Spiralzooids), hartschaliger stachelförmiger Schutzpolypen, ferner der Nematophoren etc. Als umgewandelter, tentakelloser Polyp ist auch der bei vielen Formen sich findende sog. Blastostyl aufzufassen, an dessen Seitenwänden die Gonophoren durch Knospung producirt werden.

Die Bildung der zur Geschlechtsreife bestimmten Individuen (Meduse, sessile medusoide Gemme) ist das Resultat einer lateralen Knospung, die in ihren ersten Anfängen ganz ähnlich abläuft, wie die oben beschriebene. Auch hier bildet sich zunächst eine kleine, kugelige, zweischichtige Knospe (Fig. 16 *A*), zwischen deren beiden Zellschichten (Ectoderm und Entoderm) eine hyaline Stützmembran zu erkennen ist. Die nächste, mit einer fortschreitenden Abschnürung der Knospe gleichzeitig verlaufende Veränderung ist die Ausbildung einer Ectodermverdickung an ihrem freien, distalen Pole, welche zu einer Wucherung, dem sog. Knospenkern (Glockenkern) sich ausbildet (Fig. 16 *B*). Indem der letztere in den Innenraum der Knospe einwächst, wird der Entodermsack eingestülpt, so dass derselbe nun Bechergestalt annimmt (Fig. 16 *B*). Während nun im Knospenkern ein Spaltraum (die Anlage der Glockenhöhle) auftritt (Fig. 16 *D*), legen die zwei gegenüberliegenden Blätter des becherförmigen Entodermsacks sich in 4 Meridianen dicht aneinander und verschmelzen daselbst (Fig. 16 *E*), so dass von dem Hohlraum des Entodermsacks nur 4 perradial, d. h. in den 4 Haupt-radial gelegene Stellen durchgängig bleiben: die Anlage der 4 Radiärcanäle. Man sieht, dass diese 4 Radiärcanäle unter einander durch den Rest des obliterirten Entodermsackes (Fig. 16 *E* *i*) zusammenhängen,

nämlich durch die anfangs zweischichtige sog. Gefäßlamelle (Cathammal-Platte) (L. AGASSIZ No. 2, CLAUS No. 62). Indem die Glockenhöhle sich bei weiterer Vergrößerung der Knospe erweitert und nach aussen durchbricht, während in ihrem Grunde das Manubrium auswächst, erfährt die Stützlamele im Bereich des Schirms eine Umwandlung in die Gallertmasse der Umbrella. Die Radiärgefässe sind im Verhältniss enger geworden und weiter auseinandergerückt. Das Ringgefäss am Rande der Glocke kommt — wie es scheint — durch secundäres Auseinanderweichen der beiden Blätter der Gefäßlamelle zu Stande. Mit diesen Umwandlungen, dem Durchbruche der Mundöffnung und der Ausbildung des Velums<sup>1)</sup> ist die Meduse im Wesentlichen vollendet und reif zur Loslösung (Fig. 16 *F*).



**Fig. 16.** Schematische Darstellung der Medusenknospung.

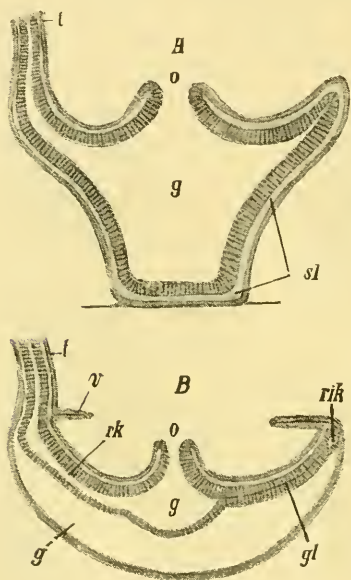
*A* Ganz junge Knospe, *ec* Ectoderm, *cn* Entoderm. *B* Knospe mit solidem Knospkern *k*, *C* ein Querschnitt durch *B* auf der Höhe der Linie *ll*, *D* Knospe mit Anlage der Glockenhöhle *gh*. *E* ein Querschnitt durch *D* auf der Höhe der Linie *ll*, *gh* Glockenhöhle, *i* interradiale Verwachsungsstelle der beiden Entodermblättern (Gefäßplatte), *F* die Anlage der beinahe vollendeten Meduse, *m* Manubrium, *ra* Radiärgefäss, *r* Querschnitt des Ringgefässes, *v* Velum, *g* Schirmgallerte.

Auf der regelmässigen Aufeinanderfolge ungeschlechtlicher, durch laterale Knospung sich vermehrender Generationen (Hydropolypen) mit einer geschlechtlich entwickelten Generation (Hydromeduse oder sessile Gonophore) beruht der Generationswechsel der Hydroiden.

Aus der oben dargestellten Entwicklung ergeben sich schon einige Andeutungen, in welcher Weise man den Hydropolypen und die Hydromeduse auf ein und dieselbe Ausgangsform zurückzuführen im Stande ist.

<sup>1)</sup> Das Velum entsteht nicht durch Faltenbildung, sondern direct aus jener die Glockenhöhle in frühen Stadien (Fig. 16 *D*) nach aussen abschliessenden Ectodermmembran, in welcher man frühzeitig eine zweischichtige Anordnung der Ectodermzellen erkennen kann (WEISMANN) No. 49, pag. 260.

Denn wenn wir voraussetzen, dass der Generationswechsel der Hydroiden in Folge von Arbeitstheilung entstanden ist, indem die Fähigkeiten der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf verschiedene Individuen vertheilt wurden (LEUCKART No. 11), so müssen wir auch die verschiedene Gestalt dieser Individuen als aus derselben Grundform hervorgegangen auffassen (ALLMAN No. 15, CLAUS No. 62, O. und R. HERTWIG No. 8), indem die ausschliesslich durch Knospung sich vermehrenden, sessilen Individuen sich mehr nach der Richtung der vegetativen Sphäre entwickelten, während die frei beweglichen, zur Geschlechtsreife heranwachsenden Medusen die Organ-



**Fig. 17.** *A* Schema eines Hydropolypen, *B* einer craspedoten Meduse (nach O. u. R. HERTWIG aus LANG's Lehrbuch). *o* Mund, *g* Darmhöhle, *t* Tentakel, *sl* Stützlamelle, *g* Gallerte zwischen Ectoderm und Entoderm, *rk* Radialcanal, *gl* Gefässlamelle oder Cathammalplatte, *v* Velum, *rik* Ringcanal.

welche am Polypen nicht vertreten ist, wäre in dem als Ectodermfalte sich darstellenden Velum zu erkennen. Zu den Differenzirungen, welche die Meduse auszeichnen, gehört die höhere Ausbildung der Muskulatur und des Nervensystems (doppelter Nervenring des Glockenrandes) und die Entwicklung von Sinnesorganen.

<sup>1)</sup> Hieher würden zu rechnen sein, dass bei der Knospung die Reihenfolge vom Hydropolypen zur Meduse eingehalten wird und niemals in umgekehrter Richtung eintritt, ferner der jegliche Mangel von Organbildungen, bes. von Sinnesorganen an der exumbralem Seite der Medusenglocke, der auf einen früheren sessilen Zustand hinweist, was den Ctenophoren gegenüber von Wichtigkeit ist.

wachsenden Medusen die Organ-systeme der animalen Sphäre zur vollen Ausbildung gelangen liessen. Verschiedene Umstände<sup>1)</sup> deuten darauf hin, dass wir in der sessilen Form des Hydropolypen die Ausgangsform zu erblicken haben, so dass wir die Hydromeduse als einen zu freier Beweglichkeit gelangten, ungewandelten Hydropolypen bezeichnen könnten. Es würde dann der Mund der Meduse homolog sein dem Mund des Polypen (Fig. 17 *o*), der Magenstiel (Manubrium) der ersteren dem Mundkegel des letzteren. Die Glockenhöhle der Meduse würde durch eine bei vielen Hydropolypen sich findende Concavität der peripheren Theile des Peristoms repräsentirt sein, während der Tentakelkranz des Polypen das Aequivalent der Randtentakel der Meduse darstellt (Fig. 17 *t*). Bei dieser Auffassung würde der aborale Theil des Polypen verbreitert und abgeflacht zur Exumbrella der Meduse ungewandelt sein, während der Gastralraum sich bei letzterer in einen centralen Magenraum und einen aus Radiargefässen und Ringgefäss (mit dazwischenliegender Gefässlamelle) bestehenden Kranzdarm differenzirt (Fig. 17).

Bei vielen Hydroiden haben die Geschlechtspersonen Hand in Hand mit einer durch Verlegung der Keimstätte erzielten Beschleunigung der Geschlechtsreife (WEISMANN No. 50) die Fähigkeit der freien Locomotion verloren und sind zu sessilen medusoiden Gemmen (Gonophoren) umgebildet. Dieselben müssen als reducirte Medusen betrachtet werden (v. KOCH No. 34), bei denen die Randtentakel, Sinneskörper und das Velum, häufig auch die Glockenöffnung verschwunden sind, während der Krauzdarm eine bedeutende Reduction erfahren hat (Fig. 18). Nach dem Grad der Rückbildung kann man mit WEISMANN (No. 49) folgende 5 Stufen unterscheiden: 1) Medusoide mit Glockengefässen, aber ohne Randtentakel, meist auch ohne Velum und Sinneskörper, Manubrium ohne Mund; lösen sich meist in reifem Zustand los (Pennaria); 2) sessile Medusoide, Glocke meist ohne oder mit unvollkommenen Gefässen, aber mit Glockenmund und Glockenhöhle (Tubularia); 3) sessile Gonophoren, deren Glockenwand noch mit Entoderm lamelle und zwei Ectodermsschichten, aber ohne Canäle und Glockenmund, das

**Fig. 18.** Schematischer Durchschnitt zweier Geschlechtsindividuen von Hydroiden.

*A* Junge, noch fest-sitzende Meduse.

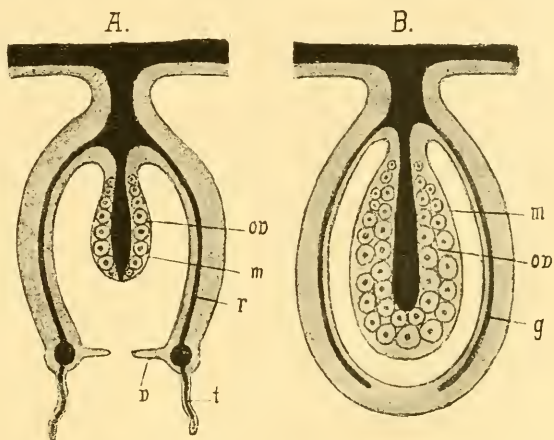
*B* Sessile Gonophore.

*ov* Gonaden (Ovarium).

*m* Mundstiel (Manubrium).

*r* Radiärgefäss, *t* Tentakel.

*v* Velum, *g* Gefässplatte.



Manubrium unmittelbar umschliessend (Clava, Hydractinia); 4) sessile Gonophoren, deren Wand nur unvollständig die Medusenschichten enthält (weibliche Campanularia); 5) Sporophoren, d. i. sessile Gonophoren ohne jede Spur medusoiden Baues (Cordylophora).

Es ist noch fraglich, ob die Geschlechtsorgane von Hydra sich der letzten dieser Gruppen anschliessen, wonach Hydra eine sehr abgeleitete Form darstellen würde, oder ob wir nicht vielleicht in Hydra einen zur Geschlechtsreife gelangenden Polypen und demnach eine sehr ursprüngliche Form zu erblicken haben.

Die Geschlechtsorgane liegen im Allgemeinen sowohl bei Medusen, als auch bei sessilen Gonophoren in der ectodermalen Wand des Manubriums (Fig. 18) oder (Leptomedusen Hkl.) an der inneren Wand der Glocke im Verlauf der Radiärcanäle. Ueber die erste Entstehung der Sexualproducte haben die Untersuchungen WEISMANN'S neue Resultate ergeben. Das ursprüngliche Verhältniss war, dass die Sexualzellen im Ectoderm des Manubriums der Meduse zur Entwicklung und Reife gelangten. In anderen Fällen (bei Formen mit sessilen Gonophoren) trat die Entwicklung der Sexualzellen schon zu einer Zeit ein, in der die Gonophore selbst noch nicht vollkommen ausgebildet war; es erfolgte somit eine secundäre Verlagerung der Keimstätte in das Ectoderm der Knospe, weiter in das Entoderm der-

selben und schliesslich in das Entoderm des Stammes und der Aeste vor Entwicklung der Knospe. Von hier müssen die Sexualzellen zur Reifestätte wandern. Man sieht, dass diese Verlagerung der Keimstätte im Interesse einer möglichsten Beschleunigung der Geschlechtsreife zur Ausbildung kam. Hierbei handelte es sich um eine Verschiebung der Keimstätte in centripetaler Richtung. Bei den Leptomedusen (HAECKEL) dagegen erscheint die Reifestätte und zwar nach centrifugaler Richtung verlegt, da HARTLAUB an *Obelia* den Nachweis erbringen konnte, dass die Sexualzellen im Manubrium entstehen und erst secundär an die Radiärgefässe gelangen.

Die Vermehrung durch Knospung kommt nicht bloss der Hydropolyphenform zu; sie findet sich auch bei Hydromedusen. Hier können die Knospen an dem Magenstiel (*Sarsia siphonophora*, *Lizzia*), an den Tentakelbasen (*Sarsia prolifera*, *Codonium codonophorum*), am Ringcanal oder an anderen Stellen zur Entwicklung kommen. Ueber die Knospung bei *Cuninen* vgl. pag. 33. Eine merkwürdige Art von Fortpflanzung durch Knospung wurde von BROOKS (No. 18) an einer Eucopide, *Epenthesis Mc'Cradyi*, beobachtet. Hier sprossen an der Oberfläche der 4 den Radialcanälen zugehörigen Gonaden mehrere in ein chitineses Gonangium eingeschlossene Blastostyle, an denen durch weitere Knospung kleine Medusen erzeugt werden. Wir hätten demnach — wenn die Deutung dieser Blastostyle als umgewandelter Hydranthen sicher feststehen würde — in diesem Falle eine Ausnahme von der Regel, dass durch Knospung von einer Meduse immer nur wieder eine Meduse erzeugt werden kann.

Von der bisher betrachteten Form ungeschlechtlicher Fortpflanzung — der lateralen Knospung — ist zu unterscheiden die Reproduction eines Hydranthen von einem freien Stielende aus, wie dieselbe nach Verletzungen, bei Tubularien nach dem spontanen Abstossen der Köpfehen (DALYELL No. 4, ALLMAN No. 15), bei Campanulariden nach dem Absterben der Polypen in Folge von Algenüberwucherung (v. LENDENFELD No. 38) beobachtet wurde.

Ausserdem wurde bei Hydroiden in einzelnen Fällen auch Fortpflanzung durch Theilung beobachtet. So von METSCHNIKOFF (No. 12) an den Blastula-Stadien von *Oceania armata*, von USSOW (No. 48) an den Knospen und ausgewachsenen Thieren des in den Jugendzuständen in den Eiern des Sterlet schmarotzenden *Polypodium hydriforme*, ferner als bisher ausschliesslich beobachtete Art der Fortpflanzung bei der nordamerikanischen Süswasserform *Microhydra Ryderi* und bei *Protohydra* (GREEFF). Weiterhin ist von älteren Beobachtern das Vorkommen spontaner Theilung bei *Hydra* behauptet worden.

Auch an den Jugendformen einiger Medusen wurde Fortpflanzung durch Theilung beobachtet, welche durch Knospung eines neuen Magens eingeleitet wird, worauf die Radiärgefässe um die beiden nun vorhandenen Manubrien als Centren sich gruppieren und eine Durchschneidung der Scheibe von deren Rande aus erfolgt; so bei *Stromobranchium mirabile* (KÖLLIKER No. 37), *Phialidium variabile* (DAVIDOFF No. 23) und *Gastroblasta Raffaeli* (LANG No. 39). Die neuentstehenden Radiärgefässe bilden sich hier vom Ringcanal aus als Centripetalgefässe. Indem in späteren Stadien die Knospung der Magenschläuche immer fortschreitet und die Theilung der Individuen nicht gleichen Schritt hält, ja wohl ganz unterbleibt, kommt es zur Ausbildung von Colonien [*Gastroblasta Raffaeli* und *timida* (KELLER)].

Eine weitere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welche man als „Frustelbildung“ (ALLMAN No. 15) bezeichnet hat, kann am besten als die frühzeitige Abschnürung einer noch wenig entwickelten Lateralknospe bezeichnet werden. Bei *Schizocladium ramosum*, einer Campanularide finden

sich an dem Polypenstöckchen Seitenzweige, die keinen Hydranthen tragen. Von den Enden derselben schnüren sich kleine Theilstücke ab, welche bis auf den Mangel der Cilien einer Planula ähnlich sind und, indem sie sich festsetzen und mit Perisarc überkleiden, zur Hydrorhiza eines neuen Stöckchens auswachsen, während der erste Hydranth durch Knospung aus ihnen hervorgeht. Bei der merkwürdigen, keinen Polypenstock erzeugenden, sondern solitär verbleibenden *Corymorpha* findet eine ganz ähnliche Frustel-Abschnürung von dem unteren Theile des Polypen statt, in welchem Vorgang wir vielleicht die letzte Andeutung einer Stockbildung zu erblicken haben.

**Hydropolypen mit sessilen Gonophoren.** Der Entwicklungsablauf der in den Sporosacs sich ausbildenden Embryonen ist nach ALLMAN (No. 15), F. E. SCHULZE (No. 46), HAMANN (No. 27) und METSCHNIKOFF (No. 12) einigermassen von dem oben geschilderten verschieden — vor Allem hinsichtlich der Entodermbildung — und schliesst sich mehr an die Entwicklung der hypogenetischen Medusen (siehe unten pag. 29) an. Durch eine totale und meist äquale Furchung soll hier zunächst ein solider, der Furchungshöhle entbehrender, kugeliges Embryo (sog. Morulastadium) zu Stande kommen, dessen oberflächlich gelegene Zellen sich durch raschere Theilung als differente Schicht (Ectoderm) von der inneren Zellmasse (Entoderm) sondern. Wie man sieht, schliesst sich dieser Process an die später zu schildernde Entodermbildung durch Abspaltung oder Delamination an. Der so entstandene zweischichtige Embryo streckt sich und gewinnt eine Geisselbekleidung der Oberfläche sowie durch Auseinanderweichen der Entodermzellen die Anlage der Gastralhöhle und wird in den meisten Fällen als Planula frei.

Für *Tubularia* wurde von CIAMICIAN (No. 22) eine deutlich inäquale Furchung und darauffolgende Ausbildung des Gastrulastadiums durch Epibolie angegeben. Doch sind seine Untersuchungen durch HAMANN (No. 27), METSCHNIKOFF (No. 42) und CONN (No. 21) widerlegt worden, nach denen die Entwicklung des *Tubularia*-Eies ganz nach dem oben geschilderten Typus vor sich geht. Dagegen scheint es, als ob TICHOMIROFF (No. 47) sich für CIAMICIAN'S Beobachtungen ausgesprochen habe. Der nun entstandene zweischichtige Embryo hat anfangs Kuchenform, wird aber bald spindelförmig, indem an zwei gegenüberliegenden Stellen Tentakelanlagen knospen. Nun erfolgt die Ausbildung der Gastralcavität und neuer Tentakel in der Aequatorialebene. Die letzteren sind anfangs nach der aboralen Seite zu gekrümmt. Der Embryo erfährt nun im Allgemeinen eine Streckung nach der Richtung der Hauptaxe, und, während an seinem oralen Pole die Anlagen der Mundtentakel erscheinen und die Mundöffnung zum Durchbruche kommt und die Haupttentakel sich oralwärts krümmen, wird das hintere Ende verschmälert und einigermassen vom Hauptkörper durch eine Ringfurche abgesetzt. Damit ist nun das sog. Actinulastadium (Fig. 19) erreicht, und der kleine Polyp verlässt den Mutterkörper (die Gonophore), um sich festzusetzen und zu einer neuen Colonie auszuwachsen. Bemerkenswerth ist die Uebereinstimmung mit der später zu schildernden Entwicklung der Aeginidenlarve (pag. 32).

Das Ei von *Hydra* entwickelt sich in einem der Ectodermsschicht der Polypenwandung angehörigen Ovarium, welches durch Vermehrung der Zellen des sog. interstitiellen Gewebes entstanden ist. Von den das Ovarium zusammensetzenden Zellen wird nur eine (in seltenen Fällen 2) zum reifen Ei ausgebildet, während die übrigen zur Ernährung desselben dienen und durch Pseudopodien vom Ei aufgenommen werden. Das reife Ei, welches in seinem Innern zahlreiche, als Esudozellen bezeichnete Dotterelemente birgt, tritt durch Aufplatzen der es deckenden Ectodermsschicht aus dem Mutterkörper

heraus, an dem es jedoch noch längere Zeit befestigt bleibt. Der vom mütterlichen Körper abgewandte Theil des Eies bezeichnet den animalen, der an ihm adhärende Theil den vegetativen Pol des Eies. Es erfolgt sodann die Ausstossung der Richtungskörperchen und die Befruchtung. Die Entwicklung des Eies wurde von KLEINENBERG (No. 32), KOROTNEFF (No. 35) und KERSCHNER (No. 33) studirt. Nach KERSCHNER kommt es nicht zur Ausbildung einer soliden Morula, sondern es entsteht durch eine totale und ziemlich äquale Furchung eine Blastula, von deren unterem, dem Mutterthier zugewandten (vegetativen) Pole aus eine Einwanderung von Zellen in die Furchungshöhle stattfindet, welche das Entoderm bilden. Hier entsteht demnach das Entoderm durch polare Einwucherung und da HAMANN (No. 27)

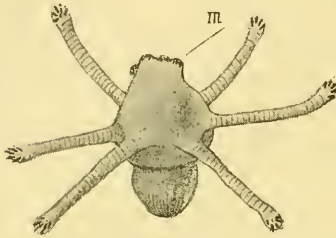


Fig. 19. Actinula von Tubularia (nach CIAMICIAN). m Anlage der Mundtentakel.

Nachdem die Furchungshöhle vollständig mit Entodermzellen ausgefüllt wurde, kommt es zur Abscheidung einer doppelten Eihülle, einer inneren Keimchale und einer äusseren härteren Chitinhülle. Während nach KLEINENBERG und KOROTNEFF bei der Ausbildung der letzteren die Ectodermzellschicht aufgebraucht werden sollte, konnte KERSCHNER den Nachweis erbringen, dass das Ectoderm erhalten bleibt. Nun löst sich das Ei vom mütterlichen Körper und fällt zu Boden. Die Entodermzellmasse nimmt hierauf durch Entwicklung zahlreicher protoplasmatischer Verbindungsstränge und zwischen denselben befindlicher Lücken ein bindesubstanz-ähnliches Aussehen an (KERSCHNER), worauf im Innern derselben die Gastralhöhle zum Vorschein kommt. Schliesslich zerfällt die äussere Keimchale, und es tritt der noch von der inneren Hülle überzogene Embryo daraus hervor. Nun entstehen die Tentakel als Ausstülpungen der Wand und die Mundöffnung durch Durchbrechung derselben an einer Stelle, welche dem vegetativen Pole des Eies entspricht (KERSCHNER), so dass nach Auflösung der Hülle die junge Hydra in actinula-ähnlicher Gestalt frei wird.

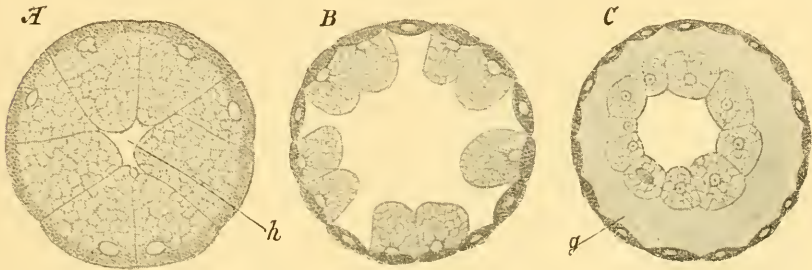
Ueber die Gesetzmässigkeit in dem Auftreten der Tentakel sind die Angaben für Hydra bisher noch divergent. KLEINENBERG lässt sämtliche Tentakel des Embryos gleichzeitig entstehen, während KOROTNEFF für dieselben ein paarweises Auftreten angiebt, wie ein solches von MERESCHKOWSKY für die Knospen behauptet worden war. Während an letzteren von JUNG keine bestimmte Regel erkannt werden konnte, glaubte HAACKE (No. 28) beobachtet zu haben, dass sich die nicht grünen Hydren in zwei Arten trennen, die er als *H. Trembleyi* und *H. Roeselii* unterschieden hat. An den Knospen der ersteren entstehen sämtliche (meist 6) Tentakel gleichzeitig; dagegen lässt das Auftreten der Tentakel bei *Hydra Roeselii* eine Orientirung mit Rücksicht auf den mütterlichen Organismus nicht verkennen, insofern (bei senkrechter Einsetzung der Knospe) die beiden zuerst auftretenden Tentakel in einer den mütterlichen Organismus quer durchschneidenden Ebene gelagert sind, während der dritte in einer auf dieser senkrecht stehenden Ebene gegen die Oralseite des mütterlichen Körpers sprosst, der vierte diesem opponirt, etc. Solche Beispiele beweisen, dass bei stockbildenden Radiär-



thieren durch das Verhältniss der Knospe zum Mutterorganismus die bilaterale Symmetrie der ersteren bedingt wird. Wir werden daher die bilaterale Ausbildung mancher Coelenteraten (Anthozoen, junge Scyphopolypen) von der Stockbildung herzuleiten haben (HAACKE No. 76).

Ueber die Entwicklung der Hydrocoralliae liegen bisher nur spärliche Angaben vor. MOSELEY fand bei Stylanderiden wohlentwickelte Planulae innerhalb der Gonophoren. Auf diesem Stadium scheinen auch die Larven von Millepora auszuschwärmen. Hier durchlaufen die sehr kleinen dotterarmen Eier die ersten Entwicklungsstadien im Entoderm des Coenosarcs, wo sie häufig durch ein stielartiges Pseudopodium an die Stützlamelle angeheftet erscheinen. Später wandern sie in das Entoderm der Basalplatte der Gastrozoiden ein, wo sie sich bis zur Planula entwickeln. Es muss auffallen, dass hier die erste Entwicklung unter beträchtlicher Vermehrung der embryonalen Kerne, aber ohne deutliche Furchung abläuft (HICKSON No. 30).

**Hypogenetische Medusen.** In den Gruppen der Trachomedusen und Narcomedusen kommt der in der regelmässigen Aufeinanderfolge von Polypen und Medusen bestehende Generationswechsel in Ausfall, in-



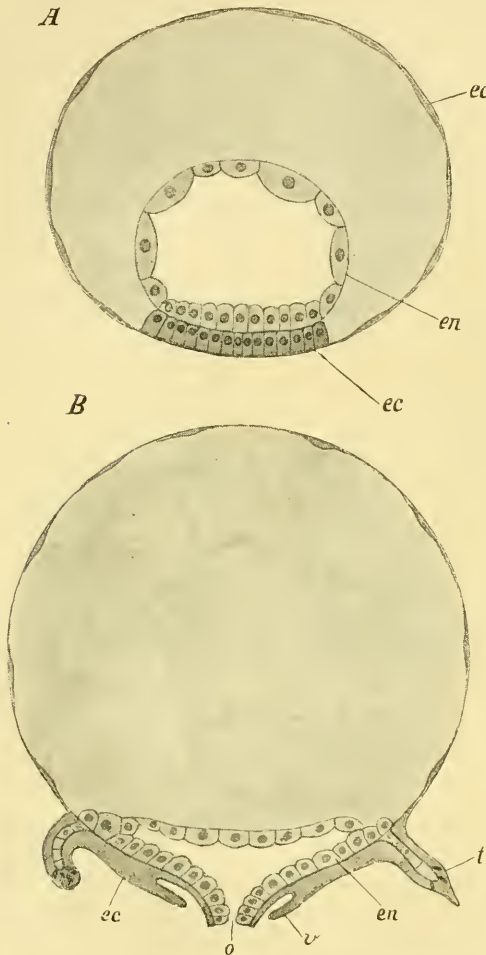
**Fig. 20.** Drei Stadien der Geryonidenentwicklung. *A* und *C* von *Liriope mucronata* (nach METSCHNIKOFF), *B* von *Geryonia fungiformis* (nach FOL).

*A* 16 zelliges Stadium, *h* Furchungshöhle, *B* beginnende Delamination, *C* nach vollendeter Delamination, *g* Gallerte.

dem hier die Polypengeneration unterdrückt erscheint. Hier entwickeln sich die jungen Medusen direct aus dem Ei, haben aber noch vielfach eine Metamorphose durchzumachen. Nur bei den Cuninen kommt es zur secundären Ausbildung eines Generationswechsels, indem die aus dem Ei sich entwickelnde Larve durch einen Knospungsprocess die Medusen hervorgehen lässt (parasitische Knospennähren der Cuninen). —

Die Entwicklung des Geryoniden-Eies ist an mehreren Arten von METSCHNIKOFF (No. 42 u. 12), FOL (No. 25) und BROOKS (No. 17) untersucht. Das Geryoniden-Ei, welches aus dem Munde der Mutter ausgeworfen wird, ist von einer Schleimhülle umgeben und lässt eine deutliche Scheidung in ein körnchenreiches Ectoplasma und ein schaumig aussehendes, helleres Endoplasma erkennen. Durch eine totale und äquale Furchung kommt es zur Ausbildung von 2, 4, 8 etc. Blastomeren, an denen man einen oberflächlichen, ectoplasmatischen und einen inneren endoplasmatischen Antheil erkennen kann (Fig. 20 *A*). Im 16zelligen Stadium ist meist eine durch Auseinanderweichen der Blastomeren entstandene Furchungshöhle (Fig. 20 *A*, *h*) zu erkennen. Wenn durch diess Stadium das Blastulastadium repräsentirt ist, so zeigen

die folgenden den Anfang der Entodermbildung, welche hier nach der übereinstimmenden Angabe der obengenannten Forscher durch einen sog. Delaminationsprocess vor sich geht. Indem jede Furchungskugel eine Quertheilung erleidet, wird ihr ectoplasmatischer Antheil von dem endoplasmatischen getrennt



**Fig. 21.** Zwei Entwicklungsstadien von *Liriope mucronata* (nach MERSCHNIKOFF). Schematisch.

A Eine Larve vom fünften Tage.

B Eine siebentägige Larve im optischen Durchschnitt, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *o* Mundöffnung, *v* Anlage des Velum, *t* Anlage der primären, per-radialen Tentakel.

bildet sich später durch eine Durchbrechung dieser Schichten die Mundöffnung. An der dieselbe umgebenden verdickten Ectodermplatte macht sich bald eine besondere Verdickung der peripheren Parttheilen geltend, wodurch ein Ringwall gebildet wird, an dessen Aussenseite sich die 4 resp. 6 primären Tentakel als kleine Erhebungen ausbilden, in deren Innerem

(Fig. 20 B). Aus dem letzteren gehen die Elemente des Entoderms hervor. Es resultirt aus diesem in der ganzen Peripherie sich abspielenden Process die Bildung einer zweischichtigen geschlossenen Zellblase (Fig. 20 C), deren Aussenschicht das Ectoderm und deren Innenschicht das Entoderm darstellt, während die im Centrum befindliche Höhle, das frühere Blastocoel, nun direct zum Gastrocoel oder zur Urdarmhöhle wird. Bald kommt es nun zwischen beiden Zellschichten zur Ausscheidung einer durchsichtigen Gallerte (Fig. 20 C, g). Da der Embryo von nun an sich durch Geisselbewegung der Ectodermzellen umherbewegt, so könnte man diess Stadium dem Planulastadium der übrigen Hydroiden gleichstellen.

Die nächste Veränderung besteht in der Vermehrung der gallertartigen Abscheidung, wodurch die Ectodermblase mächtig ausgedehnt wird. Da diese Abscheidung nicht ringsum gleichmässig erfolgt, so wird die Entodermblase immer mehr excentrisch gelagert, bis sie an einem Punkte, dem oralen Pole, das Ectoderm berührt (Fig. 21 A). An dieser Stelle werden die Zellen des Ectoderms und Entoderms verdickt, und hier

Zellstränge des Entoderms, welche mit der Wand der Gastralhöhle zusammenhängen, zu erkennen sind (Fig. 21 B). Diess tentakeltragende Stadium, welches die Eigentümlichkeiten der Meduse noch nicht erkennen lässt, kann man wohl als ein modificirtes Actinulastadium auffassen.

Im weiteren Verlaufe erfährt die bisher kugelige Larve eine Abplattung, und gleichzeitig wird auch der Entodermsack abgeflacht. Es bildet sich nun von dem ringförmigen Ectodermwalle aus das Velum (Fig. 21 B). Indem sich das die Mundöffnung umgebende Feld einstülpt, gelangt die bald sich vergrößernde Anlage der Subumbrellarhöhle zur Ausbildung (Fig. 22). Da die abgeflachte Gastralhöhle hierbei ebenfalls

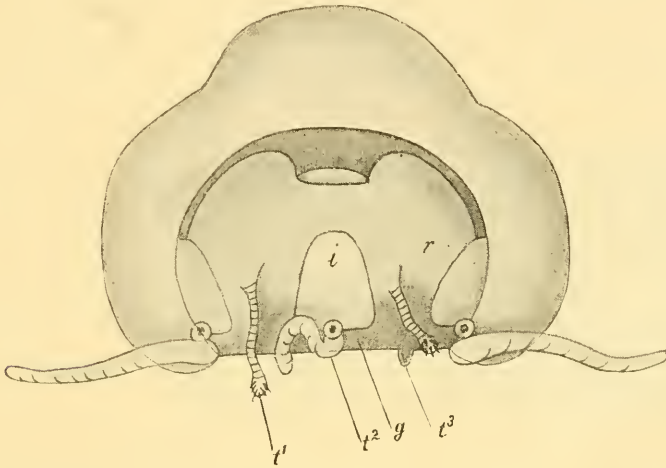


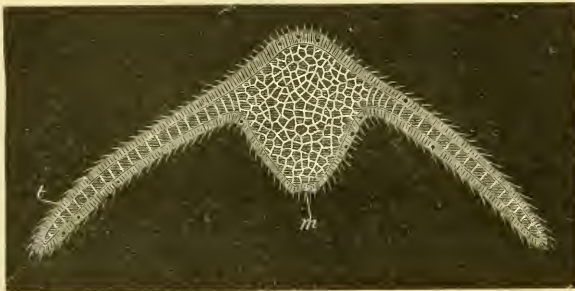
Fig. 22. Larve von *Liriope scutigera* (nach Brooks). *i* interradiale Verwachsungsfelder des Kranzdarms (Cathammalplatten), *r* Radiärgefäße, *g* Ringgefäß, *t*<sup>1</sup> primäre, perradiale Larvententakel, nach oben gerückt, *t*<sup>2</sup> interradiale Larvententakel, *t*<sup>3</sup> Knospe eines permanenten, perradialen Tentakels.

eine Einstülpung erfährt, so stellt dieselbe nun einen über die Subumbrellarhöhle gestülpten, doppelwandigen Becher dar. Indem sich die beiden Wände desselben (bei *Liriope*) nach Brooks an vier interradiären Stellen (Fig. 22 *i*) aneinanderlegen und miteinander verwachsen, kommen die Cathammalplatten der Gefäßlamelle zur Ausbildung, während die durchgängig bleibenden Stellen die vier anfangs sehr weiten Radiärgefäße (*r*) und den Ringcanal (*g*) darstellen. Die weiteren Veränderungen, durch welche die Larve sich dem Bau der ausgebildeten Form nähert, bestehen in der Anlage interradialer (*t*<sup>2</sup>) und der permanenten perradialen (*t*<sup>3</sup>) Tentakel (während die primären Tentakel schwinden), der Ausbildung der Gehörbläschen, dem Auswachsen des Gastrostyls und einer allgemeinen Abflachung der Glocke (Brooks). —

In diesen Umwandlungen, vor Allem in dem Verlust der soliden Larvententakel, von denen die perradialen stets resorbiert werden, während die interradialen bei einigen Formen neben den später gebildeten hohlen, permanenten (perradialen) Tentakeln erhalten bleiben, ist die durch LEUCKART, FR. MÜLLER und E. HAECKEL genauer bekannt gewordene Metamorphose der Geryoniden begründet.

Bei *Aglaura* und *Rhopalonema* kommt die Entodermbildung nicht durch Delamination zu Stande, sondern auf ähnliche Weise, wie bei den Hydropolypen, indem sich zunächst ein solides der Furchungshöhle entbehrendes sog. Morulastadium ausbildet, dessen oberflächliche Zellen zur Ectoderm-schicht sich umwandeln, während die im Inneren gelegenen das Entoderm repräsentiren (METSCHNIKOFF No. 12).

Die Entwicklung der Narcomedusen aus dem Ei ist vor Allem durch METSCHNIKOFF (No. 12 und 13) bekannt geworden. Bei *Aeginopsis mediterranea* vollzieht sich die Entodermbildung durch multipolare Einwanderung. Es kommt nämlich im Verlaufe der Furchung nicht zur Ausbildung einer deutlichen Furchungshöhle, sondern es wandern schon frühzeitig von beliebigen Stellen der Oberfläche Zellen in das Innere, um daselbst die Entodermzellmasse zusammenzusetzen. Indem das Ectoderm sich mit Geisseln bedeckt, kommt es zur Ausbildung einer langgestreckten, stabförmigen Planula, welche fast das Aussehen eines abgelösten Hydroidtentakels darbietet, da ihr Inneres von Entoderm-



**Fig. 23.** Drei Tage alte Larve von *Aeginopsis* mit zwei Tentakel. (Nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR'S Handbuch.)  
m Mund, t Tentakel.

zellen erfüllt ist, welche nur in der Mitte dichter gestellt, an beiden Enden aber einreihig angeordnet sind. Bald jedoch zeigt es sich, dass diese beiden, später abgebogenen Enden zu den ersten Tentakeln der Larve auswachsen, indess das Mitteltheil zur Anlage des Medusenleibes wird (Fig. 23). Durch Auseinanderweichen der Entodermzellen kommt die Gastralhöhle zur Ausbildung, während der Mund später nach aussen durchbricht. Es entwickelt sich ein zweites Paar kleinerer Tentakel, welche gegenüber den ersten im Kreuz gestellt sind. Durch Entwicklung der Sinneskörper, der Gallerte, Schirmhöhle und des Velums wird allmählich die Larve in die Form der Meduse übergeführt (J. MÜLLER, METSCHNIKOFF). —

Wenn sich so die Entwicklung der Aeginiden als eine einfache Metamorphose darstellt, so haben sich für den Entwicklungskreis der Cuninen zum Theil viel complicirtere Verhältnisse herausgestellt, welche in dem Parasitismus der Larven und der gleichzeitigen Neigung zu frühzeitiger Knospung begründet sind. Verhältnissmässig einfach stellen sich die Verhältnisse nach Mc CRADY und BROOKS (No. 17) für *Cunoctantha octonaria* dar. Hier gelangen die bewimperten Larven in die Schirmhöhle einer Tiaride (*Turritopsis*) und wachsen daselbst unter ähnlichen Stadien, wie sie oben für *Aeginopsis* beschrieben sind zu einem actinula-ähnlichen Wesen aus, das sich mit seinen 4 Tentakeln an der Aussenwand des Magens von *Turritopsis* festheftet, während es seinen langausgezogenen Rüssel durch die Mundöffnung in den Magen des Wirthes einführt. Dieses Larvenstadium vermehrt sich durch Knospung, bis

schliesslich sowohl die ursprüngliche Larve, als die durch Knospung erzeugten Individuen durch allmähliche Umwandlung Medusenform gewinnen und zu einer jungen Cunoctantha werden. Aehnlich sind die Fälle, in denen freischwärmende Planulae von Cuninen in den Magen von Geryonien einwandern, sich im Inneren desselben festsetzen und daselbst zu einer Knospenhöhre auswachsen. Da jedoch in diesem Falle nur die Knospen die Fähigkeit haben, sich in Medusen umzuwandeln, während der aus der Larve entstandene, polypenähnliche Stolo sich nicht weiterentwickelt, so kommt es zur Ausbildung eines Generationswechsels. Vielfach hat man in der Magenöhle von Cuninen selbst parasitisch lebende Larven von Cuninen beobachtet, welche sich zu kleinen Medusen umbildeten, aber sich gleichzeitig durch Knospung vom aboralen Pole aus ungeschlechtlich vermehrten (METSCHNIKOFF). Da die so entstandenen Individuen häufig im Bau, vor Allem in der Zahl der Antimeren sich wesentlich von jener Form, in deren Magenöhle sie sich vorfanden, unterschieden, so ist es zweifelhaft geblieben, ob man es hier mit einer andersgestalteten Brut derselben zu thun hat, oder mit Abkömmlingen einer anderen Cuninen-Art, die im Schwärmzustand in die Magenöhle des Wirthes eingewandert sind. Neuerdings wurde von KOROTNEFF (No. 36) eine in der Mantelgallerte von *Salpa fusiformis* schmarotzende Cuninenlarve (?) als *Gastrodes parasiticum* beschrieben.

Eine merkwürdige Art der Fortpflanzung hat METSCHNIKOFF (No. 12) für *Cunina proboscidea* beschrieben und als Sporogonie bezeichnet. Durch sie würde der einzige Fall parthenogenetisch sich entwickelnder Eier bei Coelenteraten repräsentirt sein. Es kommt bei der erwähnten Form in den Geschlechtsorganen (abgesehen von den Zeugungsstoffen) zur Entwicklung neutraler, amöboider Geschlechtszellen, welche bald aus ihrer Brutstätte auswandern und in das Entoderm der Magentaschen und des Ringcanals, aber auch in die Gallertschicht der Subumbrella eindringen. Diese amöboiden Zellen, die sich sowohl beim Männchen als beim Weibchen vorfinden, theilen sich zunächst, worauf es zu einer Umschliessung einer Zelle durch die andere kommt. Die umschlossene Zelle wandelt sich in einen Embryo um, während die umschliessende Zelle als riesenhaft auswachsende, amöboid bewegliche Deckzelle, die Ernährung, Bewegung und Festheftung des Embryos besorgt. Bei weiterem Auswachsen des bewimperten Embryos hängt derselbe frei in den Gastralraum des Mutterthieres, während nur allein die Deckzelle der Fixation am Entoderm vorsteht. Schliesslich werden die Embryonen frei und gelangen in den Gastralraum der Mutter, wo sie sich zu Medusen umbilden und gleichzeitig von ihrem aboralen Pole neue Knospen produciren. Die so erzeugten Medusen sind im Moment des Ausschlüpfens aus dem Mutterkörper schon geschlechtsreif. Sie unterscheiden sich aber wesentlich vom Mutterthiere. Sie haben die Charactere der Solmariden, insoferne ihnen ein einfacher Magenschlauch und eine ringförmige Gonade zukommt, während „Otoporpen“ fehlen. Hier wechseln also im Entwicklungskreise zwei verschieden gestaltete, geschlechtliche Generationen, von denen die eine auf parthenogenetischem Wege resp. durch Knospung entstanden ist. Diese Verhältnisse bedürfen noch weiterer Untersuchung und Bestätigung.

## 2. Siphonophora.

Systematik: I. Physophoridae.

1. Physonectae (Hkl).
2. Pneumatophoridae (Rhizophysa, Physalia).
3. Tracheophysae (Velella, Porpita).

II. Calyphoridae.

Die Eier der Siphonophoren werden in sessilen Gonophoren oder in kleinen, freiwerdenden, ursprünglich 4strahligen, craspedoten Medusen ausgebildet und nach ihrer Ablage im Seewasser befruchtet. Sie sind rund, meist nackt (mit Ausnahme von *Hippopodius gleba*) und gleichen den Eiern der Geryoniden und Ctenophoren, insofern sie an ihnen ein dichtes, homogenes Exoplasma und ein vacuolisirtes, schaumig aussehendes Endoplasma unterscheiden lässt. Die Furchung ist stets eine totale und äquale und führt zunächst zu einem Morulastadium, das in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Indem dasselbe an seiner Oberfläche eine Schicht kleiner bewimperter Zellen zur Entwicklung bringt, gelangen wir zu einem zweischichtigen kugeligen oder etwas in die Länge gestreckten Planulastadium. Das Genauere über die Sonderung der beiden Keimblätter ist bisher noch nicht bekannt geworden.

Die Entwicklung der Siphonophoren ist vor Allem durch GEGENBAUR (No. 67), HAECKEL (No. 68 u. 70), METSCHNIKOFF (No. 13), FEWKES (Nr. 66) und CHUN (No. 54—58) erforscht worden. Für die weitere Entwicklung (Metamorphose<sup>1</sup>) des jungen Siphonophorenstöckchens herrschen unter den einzelnen Gruppen beträchtliche Verschiedenheiten.

**Physophoridae.** Ein verhältnissmässig einfacher Typus ist durch die Entwicklung von *Halistemma* (*Stephanomia*) *pietum* repräsentirt. Die erste an der Planula bemerkbare Veränderung ist eine Streckung nach der Richtung der späteren Hauptaxe (Fig. 24 A) und die Ansammlung von rothem Pigment am unteren (oralen) Pol. Es treten sodann unter der Ectodermzellschicht einzelne kleine Zellen auf, welche offenbar aus einer Umwandlung der saftreichen, grossen Entodermzellen hervorgegangen sind und sich bald zu einer zweiten Schichte von Zellen (dem definitiven Entoderm) unter dem Ectoderm anordnen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die saftreichen, grossen Entoderm-elemente immer mehr aufgezehrt, so dass es zur Ausbildung einer im Inneren gelegenen Höhle, der Gastravascularhöhle kommt (Fig. 24 B). Die erste Organanlage macht sich am oberen (aboralen Pole) bemerkbar. Hier zeigt das Ectoderm eine Verdickung, welche sehr bald — ähnlich dem Knospenkern einer Meduse — nach innen wächst (Fig. 24 A, ep) und im Centrum durch Dehiscenz der Zellen einen Spaltraum zur Entwicklung bringt. Diess ist die erste Anlage der *Pneumatophore*, die somit als solide Einwucherung vom Ectoderm aus angelegt wird. Hierauf wird die Anlage des ersten larvalen Fangfadens als seitliche Ausstülpung beider Körperschichten (Fig. 24 B, t) bemerkbar. Bald folgt

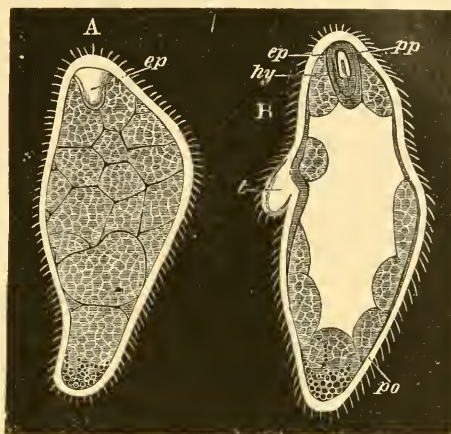
<sup>1</sup> Wir betrachten hiebei den gesammten Siphonophorenstock als Einheit (Individuum dritten oder höheren Grades: *Cormus*). Gerade so, wie die Metamorphose eines Individuum zweiten Grades (*Person*) unter Verlust larvaler Organe und Ersatz derselben durch definitive einherzugehene pflegt, so vollzieht sich die Metamorphose des Siphonophorenstöckchens häufig unter Verlust larvaler Theilstücke, welchen der Werth einer Person zuerkannt werden muss, z. B. Schwimmglocken, Deckstücke etc.

die Anlage eines zweiten, hinfälligen Larvententakels nach. Durch das Auftreten des Fangfadens ist der bilateral symmetrische Bau der Larve gekennzeichnet, indem jene Körperseite, der das erwähnte Organ ange-

**Fig. 24.** Zwei Entwicklungsstadien von *Halistemma* (*Stephanomia*) *pictum* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR'S Handbuch).

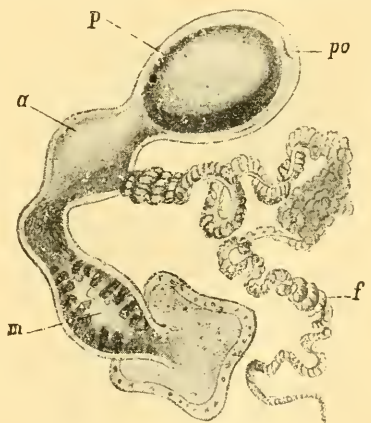
*A* Bewimpertes Planulastadium, *ep* Anlage der Pneumatophore als Ectodermeinwucherung.

*B* Aelteres Stadium mit centraler Magenöhle, *po* Anlage des ersten Magenschlauches, *t* Fangfadenanlage, *pp* Pneumatocyste, *ep* Ectodermale Umhüllung derselben (Pneumatocystus), *hy* Entoderm in der Umgebung der Pneumatophore.



hört, der Zone entspricht, von der aus in der Folge sämtliche neuauftretenden Knospen hervorsprossen, der sog. Ventralseite des Siphonophorenstöckchens.<sup>1)</sup> Gleichzeitig wird durch eine quere Einschnürung entsprechend der Tentakelbasis eine Trennung in einen oberen Körperabschnitt, der zum Stamm und zur Pneumatophore wird, und einen unteren Abschnitt angedeutet. Aus dem letzteren entwickelt sich der erste Nährpolyp (Magenschlauch), indem am unteren Pole eine Mundöffnung zum Durchbruche kommt. —

Hiermit ist bei *Halistemma pictum* eine Larvenform erreicht, welche sich unter den Physophoriden mehrfach wiederfindet und aus der apicalen Luftflasche, sowie einem Magenschlauch mit dazugehörigem Fangfaden besteht. Wir erkennen dieselbe in der durch HAECKEL (No. 70) beschriebenen und auf *Stephalia corona* bezogenen Auronecridenlarve, welche neben der umfangreichen Pneumatophore noch die Anlage des merkwürdigen luftausführenden Apparates (Aurophore) erkennen lässt. Ferner scheint sie unter den Pneumatophoriden (CHUN) verbreitet. So sind die jüngsten durch HUXLEY und HAECKEL (No. 70) bekannt gewordenen Physalidenlarven nach diesem Typus



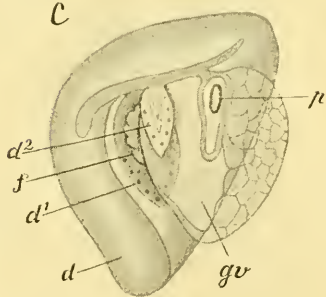
**Fig. 25.** Jüngstes Larvenstadium einer Physalide (*Allophota Giltischiana*) (nach HAECKEL).

*p* Pneumatophore, *po* deren apicales Stigma, *a* Rudiment des Stammes, *m* Magenschlauch, *f* Fangfaden.

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung dieser Seite als Ventralseite kann nur durch den Vergleich mit anderen Siphonophorenlarven festgestellt werden. Dagegen hat HAECKEL die dorsale Lagerung des primären Tentakels für ähnliche Larven angegeben. (No. 70. pag. 315. Taf. XXII.)

gebaut (Fig. 25). Erst in späterer Zeit nimmt der sich sehr vergrößernde Luftsack und das Rudiment des Stammes eine mehr horizontale Lagerung ein, wodurch der früher apicale Porus der Luftflasche an das Vorderende, die Insertion des primären Magenschlauches dagegen an das Hinterende des Körpers gelangt, an dessen unterer (Ventral-)Seite nun neue Individuengruppen (Magenschläuche, Taster mit Fangfäden, Gonophoren) hervorsprossen. Im weiteren Verlaufe entwickelt sich die sog. Luftplatte an der Innenseite des Luftsackes (modificirter Lufttrichter) und der Rückenkamm (CHUN No. 58).

Die Entwicklung von *Halistemma rubrum* verläuft nach METSCHNIKOFF (No. 13) in ähnlicher Weise, wie die von *H. pictum* und unterscheidet sich von derselben vorwiegend durch das frühzeitige Auftreten der Knospen der Schwimmsäule, welche an der Ventralseite zwischen der Anlage der Pneumatophore und des ersten Tentakels zur Entwicklung kommen. Die erste Schwimglockenknospe wird sehr früh gleichzeitig mit der Luftflasche angelegt, und beide Anlagen haben im Anfange ein fast übereinstimmendes Aussehen. Dagegen tritt im weiteren Verlaufe die Schwimglockenanlage über die Oberfläche der Larve heraus und schnürt sich von derselben knospenartig ab, während die Pneumatophore in das apicale Ende versenkt bleibt. Eine weitere Differenz gegenüber *H. pictum* ergibt sich aus der excentrischen Lagerung der Gastrovascularhöhle, welche durch eine dorsale Anhäufung saftreicher Entodermzellmassen ganz nach der Ventralseite zu verdrängt erscheint. Durch diess Verhältniss wird ein Uebergang zu den Larven von *Agalma*, *Crystalloides* und *Atorybia* vorbereitet, bei denen es durch Anhäufung noch bedeutenderer Massen grosser saftreicher Zellen an der Dorsal-seite des Larvenkörpers bis zur Entwicklung einer fast Dottersack-ähnlichen Bildung (*Crystalloides*) kommen kann.



Die Entwicklung von *Agalma* ist durch METSCHNIKOFF (No. 13) und FEWKES (No. 66) bekannt geworden. Das bewimperte Planulastadium behält hier die runde Form des Eies bei, lässt jedoch bald an einer Stelle eine Verdickung des Ectoderms erkennen. An dieser, welche der späteren Ventralseite der Larve entspricht, kommt es auch bald zur Ansammlung

**Fig. 26.** Drei Entwicklungsstadien von *Agalma Sarsii* (nach METSCHNIKOFF). *A* Erste Anlage des kappenförmigen Deckstücks an der bewimperten Larve, *B* Abschnürung dieser Anlage und Entwicklung der Pneumatophore, *C* Stadium mit drei Deckstückanlagen, *d* primäres kappenförmiges Deckstück, *d'* *d''* erstes und zweites heteromorphes Deckstück, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Fangfadenknospe, *g* Gallerte, *gv* Gastrovascularhöhle, *p* Pneumatophorenanlage, *s* Saftzellen.



kleiner Entodermzellen, welche eine zweite Zellschicht unter dem Ectoderm bilden (Fig. 26 A, *en*). Beide Schichten heben sich von den darunterliegenden grossen Saftzellen etwas ab, wodurch die Gastralhöhle (*gv*) ausgebildet wird, während die so entstandene Vorwölbung sich bald durch eine Ringfurche vom übrigen Larvenkörper abschnürt und als Anlage des ersten primären Deckstücks zu erkennen ist (Fig. 26 B, *d*). Dasselbe entwickelt sich weiter durch Ausscheidung einer zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Gallertmasse (*g*), welche bald mächtig anwächst, so dass das in das Deckstück reichende Entodermdivertikel ein verhältnissmässig kleines zapfenförmiges Organ darstellt. Kurze Zeit nach der Anlage des primären mützenförmigen Deckstücks wird die Pneumatophore als Ectodermeinwucherung (Fig. 26 B u. C, *p*) angelegt, welche bald ringsum von einer Entoderm duplicatur umhüllt wird, während in ihrem Inneren die Luftflasche sich ausbildet. Es knospen nun zunächst zwei neue Deckstückenanlagen (Fig. 26 C, *d*<sup>1</sup>, *d*<sup>2</sup>) an der Ventralseite, welche zu heteromorphen, blattförmigen, sägerandigen larvalen Deckstücken auswachsen, indess eine neue ventrale Knospe sich zum provisorischen Fangfaden (*f*) ausbildet. Durch Vergrösserung der Gastrovascularhöhle (*gv*) wird allmählich der mit Saftzellen erfüllte Rest des Larvenkörpers in den Magenschlauch umgewandelt. Die weitere Entwicklung vollzieht sich unter dem Verlust des primären, kappenförmigen Deckstücks, welches durch einen Kranz blattförmiger, ebenfalls provisorischer Deckstücke ersetzt wird, so dass auf diese Weise ein Larvenstadium erreicht wird, welches mit dem Zustand, der bei *Atorybia* zeitlebens persistirt, Aehnlichkeit hat (CLAUS).

Die Entwicklung von *Physophora*, welche sich im Allgemeinen an die von *Halistemma* anschliesst, ist auch durch die frühzeitige Ausbildung eines larvalen, später schwindenden Deckstückes characterisirt, dessen erste Anlage, wie es scheint, der der Pneumatophore vorhergeht. Es entwickelt sich im weiteren Verlaufe eine Larve, bei welcher das bilaterale, an der einen Seite mit einem Spalt versehene Deckstück die Anlage des Magenschlauches und der Pneumatophore sowie des provisorischen Fangfadens dütenförmig umhüllt. Es wurde schon von HAECKEL (No. 68) und später von BALFOUR auf die Aehnlichkeit des Habitus dieser Larve mit gewissen bilateral-symmetrisch entwickelten Hydroidmedusen (*Hybocodon*) hingewiesen und dasselbe zur Unterstützung der Medusentheorie (siehe unten pag. 43) herangezogen. Nach dieser Anschauung würde die Larve dieses Stadiums ein Individuum von Medusenorganisation darstellen, an welchem das Manubrium der Meduse durch den Magenschlauch und der Medusenschirm durch das laryale Deckstück repräsentirt wäre, während der Fangfaden als einziger vorhandener Randtentakel der Meduse aufgefasst werden müsste. Ein solches nach der HAECKEL'schen Anschauungsweise auf die Grundform der Hydroidmeduse zurückführbares primäres Individuum des Siphonophorenstockes wird im Sinne der Medusentheorie (siehe pag. 41 und 43) als *Medusom* und die darauf zu beziehende Larvenform als *Siphonulastadium* bezeichnet.

Die Entwicklung der *Veelliden* (*Tracheophysae* CHUN) ist bisher nur bruchstückweise bekannt geworden. Eine Anzahl jüngerer Larven wurden von A. AGASSIZ (No. 52), HAECKEL (No. 70), BEDOT (No. 53) und CHUN (No. 57) beschrieben. Das jüngste von HAECKEL beobachtete und vielleicht in den Entwicklungskreis von *Porpita* gehörige Larvenstadium wurde als *Disconula* bezeichnet und weist einen deutlich achtstrahligen Bau auf (Fig. 27). An der unteren Fläche des scheibenförmigen Stammes hängt ein centrales Magenrohr (*c*) herab, dessen Höhlung durch 8 Radialcanäle mit einem peripheren Ringcanal und 8 einfachen Tentakeln (*t*) in

Verbindung steht. In den apicalen Theilen der Gallertscheibe findet sich eine centrale, linsenförmige Luftflasche (*p*), umgeben von einem Kranz von 8 radialen Luftkammern, deren jede durch einen dorsalen Porus nach aussen mündet. HAECKEL fasst dieses Stadium als die ontogenetische Reproduction

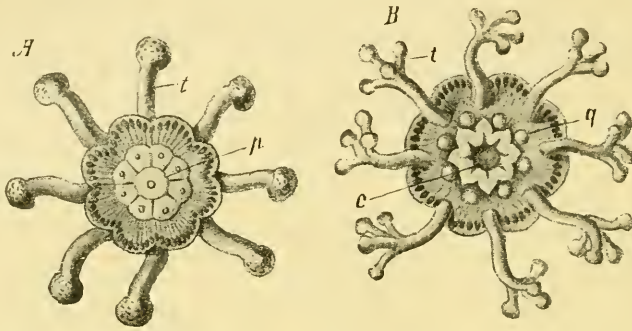


Fig. 27. Zwei Disconulastadien (nach HAECKEL).

A Jüngerer Stadium, von der oberen Seite gesehen.

B Etwas älteres Stadium mit ramificirten Tentakeln, von der unteren Seite gesehen.

*p* Pneumatophore, *q* Knospen der Gonophoren-Träger, *c* centraler Magenschlauch mit Mundöffnung, *t* Tentakel.

einer octoradialen Ahnenform auf, welche unter den Trachomedusen zu suchen wäre, und muss desshalb die hieher zu rechnenden Siphonophoren als selbst-

ständige Unterklasse (Disconanthae) allen übrigen von einer bilateralen Stammform, die in der Siphonularlarve ihren Ausdruck findet, sich herleitenden gegenüberstellen. Gegen diese Hypothese der diphyletischen Ableitung der Siphonophoren hat CHUN geltend gemacht, dass dem octoradialen Disconula-Stadium vermuthlich ein bilaterales Siphonula-Stadium in der Entwicklung der Porpitiden und Velelliden vorhergeht. Junge Ratarien (Velellidenlarven) mit noch einfacher, ungekammerter Pneumatophore liessen vier bilateral angeordnete Tentakel erkennen, indem ein grösserer Tentakel und 3 kleinere symmetrisch angeordnete zu bemerken waren. Die Ratarien sind durch den Besitz eines auf der oberen Seite der Scheibe senkrecht aufsitzenden Segels ausgezeichnet, dessen Basis ursprünglich die Richtung der längeren Axe der elliptischen Scheibe einnimmt, so dass den Ratarien im Allgemeinen ein zweistrahlig radiärer Bau zukommt. Erst in späteren Stadien kommt die amphitecte (klinoradiale) Grundform der Velellen zum Ausdruck, indem dieses Segel sich gegen die erwähnte Axe um  $45^{\circ}$  dreht, so dass es nun in der Diagonale steht.

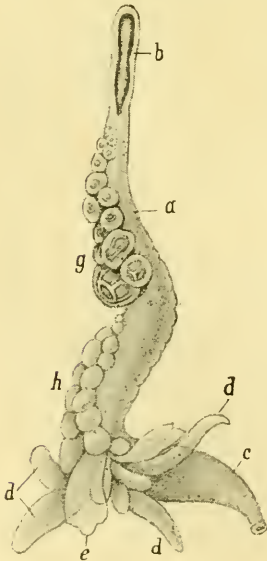


Fig. 28. Junge Agalmopsis (nach GEGENBAUR). *a* Stamm, *b* Pneumatophore, *c* einziger entwickelter Magenschlauch, *d* Knospen von Fangfäden und Tastern zur Individuengruppe des ersten Magenschlauchs gehörig, *e* Deckstück, *g* Knospen der Schwimmsäule, *h* Knospen des unteren Stammesabschnittes.

Wir haben noch Einiges über die Gesetze des Wachstums der Siphonophoren-Stöcke hinzuzufügen. Bei jenen Formen, welche sich durch einen langgestreckten Stamm auszeichnen, knospen die einzelnen Individuen nicht im gesamteten Umkreise, sondern nur längs einer der Länge nach verlaufenden Linie (Fig. 28). Da die Wand des Stammes entsprechend dieser Linie einen anders gearteten Bau aufweist, so lässt vor Allem der Querschnitt des Stammes eine bilateral-symmetrische Anordnung erkennen. Man bezeichnet jene Seite des Stammes, von welcher die Individuen sprossen als die *Ventralseite* (CLAUS). Dass die Individuen des Stammes nach verschiedenen Richtungen orientirt erscheinen, resultirt aus einer spiralgigen Drehung des Stammes, durch welche z. B. an der Schwimmsäule die zweizeilige oder mehrreihige Anordnung der Schwimmglocken hervorgerufen ist. Es wurde von CLAUS (No. 62) hervorgehoben, dass bei den Physophoriden die spiralgige Drehung der Schwimmsäule in entgegengesetztem Sinne erfolgt, wie die des unteren Stammesabschnittes.

Wie aus Fig. 28 hervorgeht, findet sich am oberen Stammesende ein Knospungspunkt für die Individuen der Schwimmsäule. Ein weiterer Knospungspunkt an der Basis der Schwimmsäule liefert im Allgemeinen die Knospen für die Individuenreihe des Stammes. Es werden demnach jene Individuengruppen, welche dem untersten Ende des Stammes zunächst liegen, die ältesten sein. Bei fast allen Calycophoriden und einigen Physophoriden (*Apolesia*) sind die Individuen des Stammes in bestimmten Gruppen (*Cormidien*) angeordnet, welche durch freie Stammesabschnitte (*Internodien*) von einander getrennt sind. Bei vielen anderen Formen dagegen sind die Grenzen der einzelnen Internodien bloss durch den Ansatz der Magenschläuche mit ihren zugehörigen Fangfäden gekennzeichnet (Fig. 29 *A, B, C, D*), während die dazwischen gelegenen Stammesabschnitte mit Individuengruppen (aus Deckstücken, Tastern und Genitalglocken bestehend) besetzt sind. (An der beistehenden Fig. 29 sind der Einfachheit halber statt dieser Individuengruppen bloss die zugehörigen Taster eingezeichnet). Hier gilt das Gesetz des von oben nach unten gleichmässig fortschreitenden Wachstums der Stammesindividuen nur für die Magenschläuche (*A, B, C, D*), während jedes Internodium eine eigene Wachstumszone für die ihm zukommenden Individuengruppen (*a, b, c, d*) darstellt, für welche wieder das oberste Ende jedes Internodiums als Knospungspunkt zu betrachten ist, so dass auch in der Reihe der Individuengruppen jedes einzelnen Internodiums die unterste (*a*) die älteste ist. Jedes Stammesinternodium wird durch diese Individuengruppen

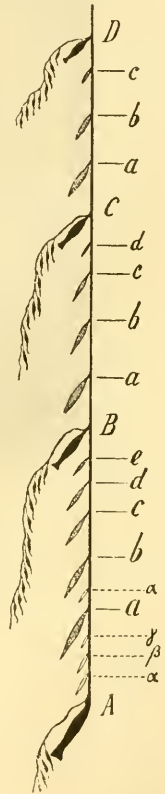


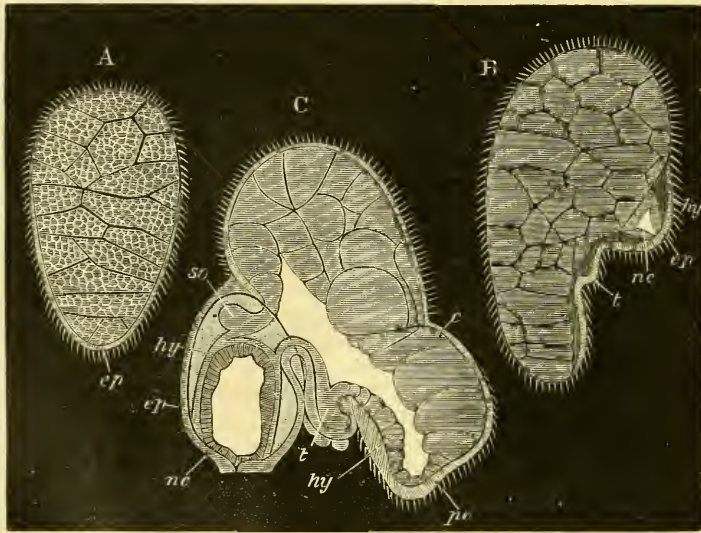
Fig. 29. Schema des CHUN'schen Knospungsgesetzes der Individuengruppen am Stamm von *Halistemma*. Statt der einzelnen Individuengruppen sind nur die entsprechenden Taster gezeichnet.

in Internodien zweiter Ordnung (*Aa, ab, bc, cd . . .*) zertheilt und jedes solche Internodium zweiter Ordnung kann bei weiterem Stammeswachs-

thum zu einer Wachstumszone für eine Reihe neuer Individuengruppen ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) werden (CHUN No. 57).

Für die übrigen Gruppen sind die Gesetze der Knospung im Detail noch wenig bekannt geworden. Bei den Velelliden erfolgt die Entstehung der Individuen in concentrisch angeordneten Kreisen.

**Calycophoridae.** Als Typus soll hier die durch METSCHNIKOFF (No. 13) genauer bekannt gewordene Entwicklung von *Epibulia aurantiaca* (Fam. d. Diphyiden) geschildert werden. Die eiförmige Planularlarve lässt eine Verdickung des Ectoderms am hintern Pole und an einer Seite (der späteren Ventralseite) erkennen. Hier bildet sich die Anlage der ersten Schwimmglocke (Fig. 30 *B*, *nc*) und des Fangfadens (Fig. 30 *B*, *t*). Die Schwimmglockenanlage entwickelt sich durch Einstülpung



**Fig. 30.** Drei Larvenstadien von *Epibulia aurantiaca* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch).

*A* Planula, *B* sechs Tage altes Stadium mit Schwimmglocken- (*nc*) und Tentakelanlage (*t*). *C* Etwas älteres Stadium mit Gastralhöhle. *nc* Schwimmglocken-, *t* Tentakelanlage, *po* Magenschlauch, *c* Saftzellen, *so* Anlage des sog. Saftbehälters, *hy* Entoderm, *ep* Ectoderm.

eines soliden Knospenkerns, in welchem bald die Glockenhöhle sich ausbildet; die Anlage des Fangfadens stellt in ihren Anfängen eine einfache Ausstülpung der Leibeswand dar, an welcher sich zwei Schichten beteiligen. Es ist nämlich in diesem Stadium schon zur Ausbildung einer aus kleinen Zellen bestehenden Entodermanlage (Fig. 30 *B*, *hy*) längs der Ventralseite gekommen. Die nächste wichtige Veränderung besteht in dem mit dem Schwund der Saftzellen in Verbindung stehenden Auftreten der Gastrovascularhöhle (Fig. 30 *C*). Durch dasselbe wird der hintere Theil des Larvenkörpers (Fig. 30 *C*, *po*) als Anlage des ersten Magenschlauches charakterisirt, während der obere dorsale Antheil sich als ein immer mehr schwindender, in den Stamm übergelender embryonaler Rest (ähnlich der Dottermasse der Agalmiden) noch längere Zeit erhält. Gleichzeitig hat die Anlage der Schwimmglocke (Fig. 30 *C*, *nc*) beträchtliche Fortschritte gemacht. Der ausgehöhlte Knospenkern ist von

einer Entodermis (hy) umhüllt, in welche ein Theil der Gastrovascularhöhle als Anlage der Glockengefäße sich fortsetzt. Ein weiterer Entodermfortsatz wird zu dem sog. Saftbehälter (Fig. 30 C, so). Zwischen Entoderm und dem äusseren Ectoderm ist Gallertmasse zur Abscheidung gekommen. Im Allgemeinen verhält sich die Entwicklung der Schwimmglocke völlig wie die oben (pag. 22) geschilderte Knospung einer Hydroidmeduse. An der Anlage des Fangfadens (t) kann man die einzelnen Nesselknöpfe als secundäre Ausstülpungen angelegt sehen (Fig. 30 C).

Die weiteren Veränderungen (Fig. 31) bestehen in einer beträchtlichen Vergrößerung der ersten Schwimmglocke, welche nun nach der Reduction der Saftzellen das umfangreichste Gebilde der jungen Colonie darstellt. Nun gewinnt der Magenschlauch (po) seine definitive Bildung, indem an seinem distalen Ende die Mundöffnung zum Durchbruch kommt, während auch der hier persistirende (nicht larvale) Fangfaden (t) zur vollständigen Entfaltung kommt. Von Interesse ist das Auftreten neuer Knospen am Stammrudiment, zunächst der eines Deckstückes (Fig. 31 hph), mit dessen Entwicklung die erste Individuengruppe (Cormidium) des später gestreckten Stammes — aus einem Magenschlauch, Fangfaden und Deckschuppe bestehend — welche später zur Eudoxie sich ausbildet, angelegt erscheint. Gleichzeitig sehen wir zwei kleinere Knospen entstehen, von denen die eine als die der zweiten Schwimmglocke (Fig. 31 nc) angesprochen werden muss, während aus der anderen die Elemente der zweiten Individuengruppe des Stammes hervorsprossen. —

Durch das Stadium der Fig. 30 B, welches in Fig. 30 C und Fig. 31 seine weitere Ausbildung erfährt, ist ein für die Calycophoriden ungemein charakteristisches Larvenstadium gegeben, welches von HAECKEL als Calycanula bezeichnet wurde und im Wesentlichen das Siphonulastadium der Calycophoriden repräsentirt. HAECKEL (No. 70) betrachtet dieses Stadium als ein Individuum zweiten Grades (Person) und erkennt in seinen Bestandtheilen die zusammengehörigen Organe einer Anthomeduse, welche hier eine merkwürdige Dislocation aufweisen. Denn, wenn die Schwimmglocke dem Glockenschirm, der Magenschlauch dem Manubrium der Meduse entspricht, so erkennt man, dass hier der Magenschlauch an der exumbralem Seite der Medusenglocke aufsitzt. HAECKEL erklärt diese Dislocation aus der Annahme einer bei den Ahnenformen vorhandenen ventralen Schirmspalte, durch welche ein allmähliches Herauswandern des Manubriums er-

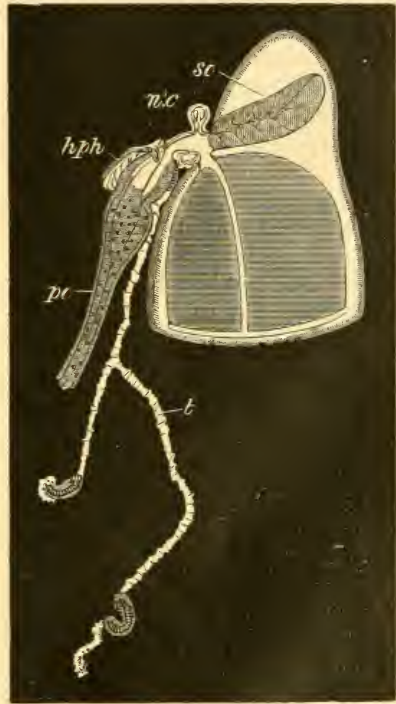


Fig. 31. Aelteres Larvenstadium von *Epibulia aurantiaca* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch).

so Saftbehälter, nc zweite Schwimmglockenknospe, hph Deckstück, po Magenschlauch, t Tentakel.

möglichst worden sei. Ausserdem ist der einzige vorhandene Randtentakel der Meduse vom Rand der Schwimmglocke an die Basis des Magenschlauchs gerückt.

Die Annahme, dass die so characterisirte Siphonula thatsächlich einer Ahnenform entspricht, gewinnt eine scheinbare Stütze an dem Umstande, dass sich derselbe Formentypus an den Individuengruppen des Stammes (Cormidien) wiederfindet. Die Individuen des Stammes sitzen nämlich bei den Calycophoriden in Gruppen vereinigt und durch Abstände des Stammes (Internodien) getrennt. Sie knospen in der Weise, dass die am untersten Ende des Stammes befindliche Individuengruppe (Cormidium) die älteste ist. In manchen Fällen (Polyphyidae, Desmophyidae, Praya, Galeolaria etc.) blieben die Individuengruppen, auch wenn sie Geschlechtsproducte erzeugen, mit dem Gesamteornus vereinigt. Bei den meisten Diphyiden hingegen lösen sich die ältesten Cormidien, noch bevor sie zur Geschlechtsreife gelangen, vom Mutterstocke los und führen als Eudoxien oder Ersaeen ein selbstständiges Leben. Es ist somit hier eine Art Generationswechsel gegeben, indem der Mutterstock nicht selbst Geschlechtsproducte erzeugt, sondern in Theilstöckchen zerfällt, welche erst im weiteren Verlaufe zur Geschlechtsreife gelangen. Eine solche sich loslösende Eudoxiengruppe (so hat man die Cormidie meist bezeichnet) besteht aus einem Magenschlauch mit Fangfaden, einem Deckstück und einer Genitalglocke, welche in ihrem Manubrium die Geschlechtsproducte zur Ausbildung bringt, und gleichzeitig durch die rhythmischen Contractionen ihres Schwimmsackes die Locomotion der losgelösten Eudoxie bewirkt. HAECKEL fasst nun das Deckstück, den Magenschlauch und den Fangfaden als die zusammengehörigen Theile einer sterilen Person auf, an welcher das bilateral-symmetrische Deckstück den Medusenschirm repräsentiren würde. Das Eudoxien-Cormidium würde demnach im einfachsten Falle aus zwei Personen zusammengesetzt sein: einer sterilen und einer fertilen (der Gonophore oder Genitalglocke). Man beachte, dass die beiden genannten Personen zwei wesentlich heteromorphe Medusen desselben Cornus repräsentiren würden. Während die sterile Person bilateral-symmetrischen Bau und die obenerwähnte Dislocation der Theile aufweist, ist an der fertilen Person nichts davon zu erkennen. Der Bau ist hier der einer gewöhnlichen vierstrahlig-radiären Anthomeduse, und das Manubrium hat seinen gewöhnlichen Platz beibehalten.

LEUCKART und GEGENBAUR haben an verschiedenen Eudoxien den Nachweis erbracht, dass die Gonophore, nach Entleerung ihrer Geschlechtsproducte, durch eine neue heranwachsende Genitalglocke ersetzt wird und CHUN konnte es wahrscheinlich machen, dass bei allen Eudoxien ein ganz regelmässiger Ersatz der Genitalglocken durch neu nachrückende Knospen stattfindet, so dass jeder Eudoxie eine ganze Anzahl nach einander zur Entwicklung gelangender Genitalglocken zukommt. Denken wir uns nun, dass die erstgebildete dieser Genitalglocken steril bleibt, um bloss als Locomotionsorgan zu wirken, so werden wir zur Gestaltung der Ersaeen (im Sinne HAECKEL'S) hinübergeführt. Als Ersaeen bezeichnet man die Cormidien, welche am Stamme von Lilyopsis und Diphyopsis sprossen, und ausser den für die Eudoxien angeführten Bestandtheilen noch eine sog. Specialschwimmglocke besitzen, so dass diese Cormidien nach der HAECKEL'schen Auffassung mindestens 3 Personen umfassen: zwei sterile und eine fertile.

Einem ganz ähnlichen Ersatz durch nachrückende Knospen unterliegen auch die einzelnen Stücke der Schwimmsäule. Selbst bei den Diphyiden erhalten sich die beiden Schwimmglocken nicht zeitlebens. Schon LEUCKART

hat an *Epibulia* das Vorhandensein von 2—3 knospenförmigen Ersatzglocken beobachtet, und CHUN erbrachte den Nachweis, dass die Schwimglocken der Diphyiden einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimglocken von gleicher Gestalt unterliegen. Dieser Ersatz spielt auch — wie wir gleich sehen werden — in der Metamorphose der Calycophoriden eine bedeutende Rolle.

Die Metamorphose der Calycophoriden ist vor Allem durch die Untersuchungen von CHUN (No. 54) bekannt geworden. Dieselben beziehen sich vorwiegend auf die Entwicklung der Monophyidae d. h. jener Formen, die durch den Besitz einer einzigen Glocke der Schwimmsäule sich auszeichnen. An einer kleinen, von CHUN als *Muggiaea Kochii* bezeichneten und durch ihre hohe, fünfkantige Schwimglocke charakterisirten Monophyide konnte CHUN den Nachweis erbringen, dass die aus dem Eie entstehenden Larven zunächst eine ganz anders gestaltete mützenförmige Schwimglocke besitzen. Diese als *Monophyes primordialis* bezeichneten Larven gehen unter Abstossung dieser primären, provisorischen Schwimglocke und Ersatz derselben durch die definitive, heteromorphe in die *Muggiaea*-Form über, von deren Stamm sich die zur Geschlechtsreife gelangenden Individuengruppen als *Eudoxia Eschscholtzii* loslösen.

Da es neuerdings CHUN (No. 57) gelungen ist, auch bei Polyphyiden das Vorhandensein dieser primären, andersgestalteten, hingefälligen Schwimglocke nachzuweisen, so kann es als wahrscheinlich gelten, dass eine solche den Larvenstadien sämtlicher Calycophoriden zukommt. Nach CHUN's Auffassung, der sich HAECKEL angeschlossen hat, würde bei den Physophoriden die Anlage der Pneumatophore jener hingefälligen, primären Schwimglocke der Calycophoriden homolog sein.

**Allgemeines.** Hinsichtlich der Ableitung der Siphonophoren stehen sich in neuerer Zeit zwei Ansichten bisher unvermittelt gegenüber, welchen beiden die Auffassung der Siphonophore als eines durch Knospung entstandenen, polymorphen Thierstockes zu Grunde liegt. Aber während die einen Autoren als Ausgangspunkt dieses Stockes ein flottirendes Hydroidenpolypenstückchen annehmen (LEUCKART, CLAUS, CHUN), dem bereits die Fähigkeit zukam, Medusen zu produciren (*Hydroidtheorie*), während die anderen die Siphonophore von einer Meduse ab (BALFOUR, HAECKEL), welche durch Knospung an ihrem Magenstiel (*Sarsia* oder *Hybocoodon* ähnlich) neue Medusen zu produciren im Stande war (*Medusentheorie*). Die ersteren Autoren haben demnach zwei Grundformen, von denen sie die vielgestaltigen Theile des Siphonophorenleibes herzuleiten im Stande sind. Sie können einzelne Theile (Magenschläuche, Taster etc.) als umgewandelte polypoide Individuen, andere Theile (Schwimglocken, Deckstücke, Gonophoren) als umgewandelte, z. Th. mit der Colonie vereinigt bleibende medusoide Individuen betrachten. Den Anhängern der Medusentheorie dagegen steht zur Ableitung aller der zahlreichen polymorphen Theile des Siphonophorenorganismus als Grundform nur die Hydrasmeduse zu Gebote, da durch Knospung von einer Meduse aus immer nur neue Medusen producirt werden können. Da bei dieser Auffassung die Magenschläuche den Manubrien, die Tentakeln den Randtentakeln einer Meduse gleichgesetzt werden, so sehen sich die Anhänger dieser Auffassung genöthigt, eine Stammform anzunehmen, bei welcher die Meduse einen bilateral-symmetrischen Bau aufwies, während ein einziger Tentakel an die Basis des Manubriums gerückt war und beide Theile durch eine ventrale Schirmspalte an die exumbrale Seite der Medusenglocke herausgetreten waren — also Verhältnisse wie

wir sie thatsächlich bei keiner Hydroidmeduse vorfinden. Als weitere Consequenz müssen die Vertreter der Medusentheorie die Möglichkeit einer beträchtlichen Dislocation dieser einzelnen Primär-Organe annehmen und eine weitgehende Fähigkeit der Individuen, einzelne Organe zu vervielfachen. Durch alle diese Annahmen ergeben sich gewisse Schwierigkeiten, welche bei der Hydroidentheorie nicht in Frage kommen.<sup>1)</sup>

Selbst wenn wir die von der Medusentheorie aufgestellte und oben characterisirte Stammform der Siphonophoren, welche in der Ontogenie durch das Siphonulastadium und durch die sterile Person der Eudoxien recapitulirt ist, von bilateral-symmetrischen Anthomedusen mit nur einem Randtentakel (z. B. dem zu *Corymorpha* gehörigen *Hybocodon*) ableiten, so dürfte es doch schwer fallen, die Ursachen für das Auftreten der Schirmspalte und der geschilderten Dislocation der Organe einigermaßen zu bezeichnen. Die Schwierigkeit wird durch den Umstand vermehrt, dass diese Charactere bei den Geschlechtsindividuen der Siphonophoren fehlen, so dass wir demnach der Medusentheorie zufolge genöthigt sind, an den Siphonophoren zwei stark heteromorphe Generationen zu unterscheiden: die erste aus dem Ei entstandene, nach dem Siphonula-Typus gebaute, bloss durch Knospung sich fortpflanzende, und die zweite Generation der fertilen Individuen, nicht bilateral-symmetrisch und ohne Dislocation der Primärorgane. Noch schärfer ist vielleicht der Contrast zwischen der *Disconula* der *Velelliden*, welche von *HAECKEL* auf gewisse *Trachomedusen* zurückgeführt wird, und dem Bau der *Chrysomitren*.

Auf der anderen Seite ergibt sich für die Hydroidentheorie die Schwierigkeit zu erklären, auf welche Weise ein festgewachsenes Hydroidenstöckchen sich lösen und in einen frei beweglichen, pelagisch flottirenden Organismus sich umwandeln konnte. Nehmen wir jedoch an, dass ein Hydroidenstöckchen sich mit einer ausgebreiteten Basalplatte statt an einen festen Körper an der Wasseroberfläche festheftete — wie man diess gelegentlich an *Scyphistomen* beobachten kann — und die Fähigkeit gewann, in diesem Zustande unter günstigen Umständen weiter zu existiren, so ist durch diese Vorstellung der Uebergang von der festsitzenden zur freien Lebensweise durch ein Flottiren an der Wasseroberfläche vermittelt, eine Bewegungsform, die sich unter den Siphonophoren bei *Physalia* und *Veleva* erhalten hat. Ja, wir brauchen uns bloss vorzustellen, dass der flächenhaft verbreiterte Basaltheil des Stammes, welcher die Anheftung an die Wasseroberfläche übernahm, sich kahnförmig einkrümmte und schliesslich seine mit *Perisarc* überkleidete Basalfläche völlig einstülpte<sup>2)</sup>, um auf diese Weise die phylogenetische Entstehung der *Pneumatophore* vorstellbar zu machen und diese Vorstellung durch die Erwägung zu unterstützen, dass ein solcher Entwicklungsgang Schritt für Schritt von gewissen Vortheilen für die Gesamtcolonie begleitet sein musste. Erst nach der Entwicklung dieses hydrostatischen Apparates wäre eine Lostrennung von der Wasseroberfläche und ein Hinabsteigen in grössere Tiefen ermöglicht gewesen. Die *Pneumatophore* wäre demnach jenes erste und ursprünglichste Organ, durch dessen Entwicklung die characteristischen Eigenthümlichkeiten des Siphonophoren-Organismus

<sup>1)</sup> Es muss hervorgehoben werden, dass neuerdings *HATSCHER* (Lehrbuch der Zoologie) in die *HAECKEL'sche* Medusomtheorie Modificationen eingeführt hat, durch welche ein Theil dieser Schwierigkeiten beseitigt erscheint.

<sup>2)</sup> An den *Planulae* verschiedener *Cnidaria* wurde thatsächlich beobachtet, dass die trüsig veränderte spätere Anheftungsstelle sich mehr oder weniger einstülpt, so bei *Scyphomedusen* und bei *Eutima* (*BROOKS*).



begründet wurden. Wir könnten durch solche Ueberlegung vielleicht dazu geleitet werden, in jenen Formen mit erhaltenem apicalen Stigma (Rhizophysen, Physalien) die ursprünglichsten der jetzt existirenden Siphonophoren zu erkennen.

Wir treten durch die soeben angeregte Hypothese über die Herleitung der Pneumatophore in einen Gegensatz zu der von den meisten Forschern getheilten Auffassung derselben als modificirte Medusenglocke (vgl. pag. 43). Diese letztere gründet sich theils auf den Bau der ausgebildeten Pneumatophore, theils auf die Entwicklung derselben. Wenn nun auch die durch Septen getrennten Räume des Gastrovascularsystems in der Umgebung der Pneumatophore zum Vergleich mit den Radiärkanälen einer Meduse herausfordern und die knospenförmige Anlage der Pneumatophore einer Medusenknospe — wie durch METSCHNIKOFF hervorgehoben wurde (pag. 36) — ungewein ähnlich ist, so scheinen diese Uebereinstimmungen für uns noch nicht Beweise von zwingender Natur darzustellen, umso mehr als der Uebergang von einer Meduse in ein hydrostatisches Organ einen etwas schwer zu verstehenden Functionswechsel in sich schliesst. Nach unserer oben angedeuteten Vorstellungsweise dagegen würde sich die apicale, in das oberste Stammesende eingesenkte Lage der Pneumatophore und ihr frühzeitiges Auftreten in der Ontogenie mancher Formen auf das ungezwungenste erklären.

Nach unserer Auffassung wäre die Pneumatophore das ursprünglichste Locomotionsorgan der Siphonophoren, zu dem erst secundär eine Schwimmsäule hinzugetreten wäre. Es würden demnach die Physophoridae die ursprünglicheren und die Calycophoridae abgeleitete, durch Verlust der Pneumatophore und theilweiser höherer Differenzirung der Schwimglocken einseitig entwickelte Formen darstellen. Unter den Physonectae (HAECKEL) würden vielleicht die Apolemiaden, deren Schwimmsäule noch mit andersgestalteten Individuen untermischt ist, den ursprünglichsten Zweig repräsentiren. Gegen die genannte Auffassung spricht allerdings, dass die Calycophoriden histologisch die einfachsten Verhältnisse aufweisen (KOROTNEFF); aber dieselben könnten auch secundär vereinfacht sein.

Wenn wir uns durch die obigen Auseinandersetzungen der durch LEUCKART begründeten Hydroidtheorie anschliessen, so sei damit zum Ausdruck gebracht, dass nach unserer Ansicht durch diese Theorie sich die gegebenen Thatsachen am ungezwungensten erklären lassen. Immerhin können wir bisher auch ihr nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit zuerkennen.

## II. Anthozoa.

**Alcyonaria.** Die bei den Anthozoen dem Entoderm (HERTWIG No. 9) entstammenden Geschlechtsproducte durchlaufen ihren Reifungsprocess in Geschlechtsorganen, welche den Mesenterialsepten angehören. Hier werden auch in den meisten Fällen die Eier befruchtet und vollziehen sich häufig die ersten Stadien der Entwicklung: die Furchung und die Ausbildung eines aus zwei Keimblättern bestehenden rundlichen Embryos, welcher später in den Gastralraum des Mutterthieres gelangt und meist in dem Stadium der bewimperten Planula aus demselben durch die Mundöffnung ausgeworfen wird. Während demnach viele Alcyonaria vivipar sind, wurden auch Fälle beobachtet, in denen die Eier unbefruchtet oder gleich nach erfolgter Befruchtung theils einzeln, theils durch Schleimmassen zu grösseren Klumpen vereinigt aus der

Mundöffnung des Mutterthieres ausgestossen werden (Alcyonium, Renilla, Clavularia crassa). —

Die erste Entwicklung der Alcyonaria ist hauptsächlich durch LACAZE-DUTHIERS (No. 88, Corallium), KOWALEVSKY (No. 10, Alcyonium, Gorgonia), v. KOCH (No. 87, Gorgonia), E. B. WILSON (No. 98, Renilla) und KOWALEVSKY UND MARION (No. 82, Clavularia und Sympodium) bekannt geworden.

Das reife Ei der Alcyonaria erweist sich meist ziemlich reich an Nahrungsdotterkörnchen, welche, mit Fetttropfchen gemischt, vorwiegend in den inneren Parthien angesammelt erscheinen, so dass es in einzelnen Fällen zu einer deutlichen Scheidung eines feinkörnigen Ectoplasmas und eines nahrungsdotterreichen Endoplasmas kommt. Die Furchung ist für die bisher beobachteten Fälle ziemlich verschieden beschrieben worden, ja sie weist bei Renilla bemerkenswerthe individuelle Variationen auf. Im Allgemeinen folgt sie dem totalen und äqualen Typus und führt zur Ausbildung eines soliden, aus mehr oder weniger gleich grossen Zellen bestehenden sog. *Morula stadium*s, welches schon frühzeitig eine Differenz zwischen den mehr feinkörnigen Zellen der oberflächlichen Schicht und den grobgranulirten Zellen der inneren Masse erkennen lässt. Eine interessante Modification des Furchungsvorganges findet sich häufig bei Renilla und constant bei Clavularia crassa. Hier erfolgt zunächst eine Vermehrung der Furchungskerne, welcher nur eine Einkerbung der Oberfläche, aber nicht eine Durchfurchung des Eies entspricht, die erst nach der Entstehung von 16 Furchungskernen zur Bildung ebensovieler getrennter Blastomeren führt. Wir sehen, dass wir es hier mit einer Variante zu thun haben, welche einen Uebergang zu dem bei Arthropoden verbreiteten Typus der superficiellen Furchung darstellt.

Im Allgemeinen sind die Furchungsstadien der Alcyonaria durch den Mangel der Furchungshöhle characterisirt. Eine Ausnahme stellt Monoxenia dar. Hier kommt es nach HAECKEL (No. 78) unter einer sehr regelmässig ablaufenden Furchung zur Ausbildung eines typischen Coeloblastulastadiums und einer Gastrula invaginata.

Frühzeitig lässt sich an der Morula eine Differenz zwischen einer oberflächlichen Zellschicht (Ectoderm) und einer inneren Zellmasse (Entoderm) erkennen (Fig. 32 A). Diese Differenz wird in späteren Stadien (Fig. 32 B, C) noch deutlicher. Die Ectodermzellen werden durch fortgesetzte Theilung zu prismatischen Elementen umgewandelt, welche ein Cylinderepithel zusammensetzen (Fig. 32 C). Von den inneren Zellen ordnen sich die dem Ectoderm zunächst anliegenden ebenfalls zu einer Epithellage (dem definitiven Entoderm) an (Fig. 32 C, en), während die im Centrum gelegenen Elemente einem Rückbildungsprocess anheimfallen. Die Zellgrenzen werden hier undeutlich, es treten vacuolenartige Räume auf, welche bald zu einem gemeinsamen inneren Hohlraum (der Anlage der Gastralhöhle, h) zusammenfliessen, und schliesslich wird diese ganze Zellmasse unter fettiger Degeneration zu einer Art Detritus (d) umgewandelt, welcher allmählich resorbirt wird. Gleichzeitig kommt zwischen der Zellschicht des Ectoderms und des definitiven Entoderms eine feine, structurlose, hyaline Lamelle (die Stützmembran) zur Abscheidung.

Während diese inneren Umwandlungen vor sich gehen, streckt sich der Körper und nimmt allmählich ovoide oder bei fortschreitendem Längenwachsthum wurmförmige Gestalt an, seine Oberfläche bedeckt sich mit dichtgestellten Wimpern, und so kommt es zur Ausbildung des schwärmenden Planulastadiums (Fig. 32 D). An diesem können

wir ein bei der Bewegung nach vorne gerichtetes, meist etwas verbreitertes (aborales) Ende und einen hinteren, mehr zugespitzten (oralen) Pol unterscheiden. Nach Ablauf des Schwärmerstadiums heftet sich die Larve mit dem verbreiterten Vorderende an einer passenden Unterlage fest. Durch allmähliche Verkürzung in der Richtung der Längsaxe geht die Larve hiebei aus der langgestreckten in eine flache Kuchenform über (Fig. 33).

Ungefähr gleichzeitig mit der Festsetzung vollzieht sich die Einstülpung des ectodermalen Schlundrohrs (*sl*) (Oesophagus) und die Ausbildung der 8 Mesenterialsepten. Das Schlundrohr entsteht im Allgemeinen als Ectodermeinstülpung (Fig. 33), deren Grund in späteren Stadien gegen die Darinhöhle durchbricht, wodurch die Schlundpforte geöffnet erscheint. Die Bildung der 8 Mesenterialsepten ist auf einen Faltungsprocess des Entoderms zurückzuführen, an welcher Faltung auch die Stützlamelle Antheil nimmt. Es scheint, dass bei den Aleyonaria stets sämtliche 8 Mesenterialsepta gleichzeitig auftreten. Hinsichtlich der Entstehung der Muskulatur der Septen und vor Allem der Längsmuskeln stimmen die Autoren überein, dass dieselben von Epithelmuskelzellen (Myoblasten) der Entoderm lamelle geliefert werden.

Bei Renilla bildet sich das Schlundrohr in Form einer soliden Ectodermeiwucherung, in welcher ein Spaltraum auftritt, der nach aussen mündet, während die Ausbildung der Schlundpforte erst später erfolgt.

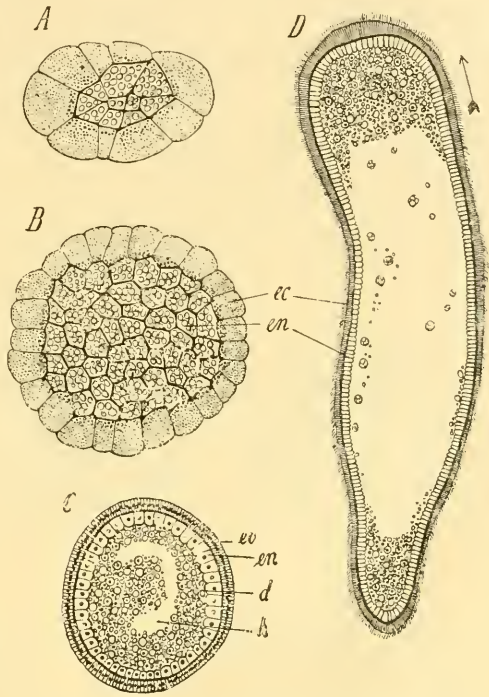
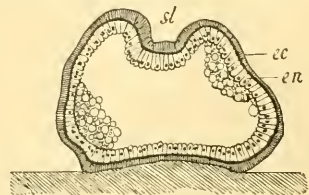


Fig. 32. Entwicklungsstadien von *Sympodium coralloides* (nach KOWALEVSKY und MARION). *A* u. *B* Furchungsstadien, *C* Embryo mit entwickeltem definitiven Entoderm *en* und innerer Detritusmasse *d*, in welcher Anfänge der Darinhöhle *h* zu erkennen sind, *D* bewimperte Planula, *cc* Ectoderm, *en* Entoderm.

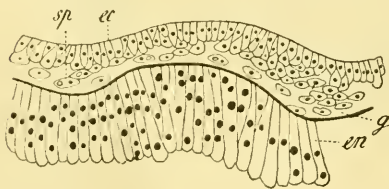
Fig. 33. Festsitzendes Stadium von *Sympodium coralloides* (nach KOWALEVSKY und MARION). *cc* Ectoderm, *en* Entoderm, *sl* Schlund.



Durch die Entstehung der radiären Mesenterialsepten wird der Gastralraum in eine centrale Magenöhle und in 8 periphere Magen-

taschen zerlegt. An dem oberen Ende der letzteren erheben sich nun hohle, knospenförmige Erhebungen, in denen wir die erste Anlage der 8 (später gefiederten) Tentakel erkennen, die demnach einer einfachen Ausstülpung der Leibeswand ihre Entstehung verdanken.

Die Entwicklung der Septen, die Bildung des Schlundrohres, ja sogar die Anlage der Tentakel kann noch vor dem Festsetzen erfolgen. Im Allgemeinen jedoch geht die Festheftung der schwärmenden Larve vorher. Durch die erwähnten Entwicklungsvorgänge erscheint der typische Bau des Polypen angelegt. Während dieser Umwandlungen erfolgen wichtige Veränderungen im Bau des Ectoderms. Durch Vermehrung der Zellen wird diese Schicht in ein mehrschichtiges Epithel umgewandelt. Nun erfolgt die Ausscheidung einer hyalinen Gallertsubstanz zwischen die Zellen der tieferen Schichten, welche dadurch den Zusammenhang unter einander verlieren und immer mehr Spindel- oder Sternform annehmen (Fig. 34). Durch diesen Process gehen aus dem primären Ectoderm zwei differente Schichten hervor: eine oberflächliche, welche von nun an die Bezeichnung Ectoderm beibehält und deren Zellen den epithelialen Zusammenhang bewahrt haben, und eine untere Schicht, welche immer mehr den Character eines gallertigen Bindegewebes annimmt und welche von nun an als Mesoderm bezeichnet wird. Diese Schicht stellt demnach ein Derivat des Ectoderms dar (KOWALEVSKY UND MARION, No. 82). In derselben kommen die ersten Kalkspicula (Scleriten) zur Abscheidung (v. KOCH, No. 83 u. 85, KOWALEVSKY). Dieselben erscheinen als kleine, stark lichtbrechende Körperchen (*sp*) im Inneren der wanderzellenähnlichen Mesodermelemente, wo sie bald zu kleinen mit seitlichen Auswüchsen versehenen Nadeln heranwachsen. Später als diese mesodermalen Skeletbestandtheile ent-



**Fig. 34.** Schnitt durch die Körperwand eines jungen sessitzenden Stadiums von *Symphodium coralloides* (nach KOWALEVSKY UND MARION).

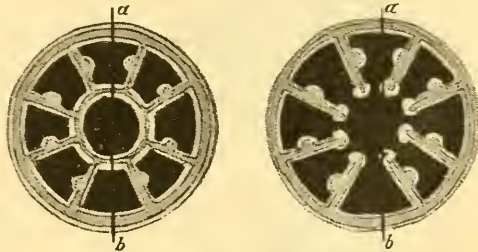
*ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte, *sp* erste Anlage der Kalkspicula in Zellen des sich bildenden Mesoderms.

steht bei den Gorgoniden das ectodermale Axenskelet. Dieses muss als eine cuticulare Abscheidung des Ectoderms der basalen Fussplatte aufgefasst werden (v. KOCH) und stellt in seiner ersten Anlage ein dünnes, gelblich gefärbtes Häutchen dar, welches dem Gehäuse von *Cornularia* und *Clavularia* verglichen werden kann. Bald macht sich auf dieser Basalplatte ein kleines Höckerchen bemerkbar, welches zu einem aus concentrisch geschichteten Hornlamellen zusammengesetzten und zwischen die Mesenterialseptä des primären Polypen sich erstreckenden Fortsatz auswächst. Hiebei muss das Ectoderm der Fussplatte dementsprechend eingestülpt werden, und so kommt es, dass der in das Innere des Polypen aufgenommene Axenfortsatz des Ectoskelets von einer continuirlichen Ectoderm lamelle (dem Axenepithel) bedeckt ist, von welcher die Weiterbildung dieses Skelettheiles erfolgt. Im weiteren Verlaufe halten bei fortschreitendem Längenwachsthum der junge Polyp und die Skeletaxe nicht dieselbe Richtung ein, wodurch die letztere an Selbstständigkeit gewinnt und sich als erste Anlage des ganzen der später durch

Knospung erzeugten Colonie zu Grunde liegenden Axenskelettes (Fig. 36 B) darstellt (v. KOCH, No. 87)<sup>1)</sup>.

Zum Verständniß der phylogenetischen Entwicklung dieser Axenskelette der Gorgoniden hat v. KOCH (No. 85) die interessanten Befunde an *Gerardia* (*Antipatharia*, *Hexacorallia*) zum Vergleiche herangezogen. Diese *Gerardia*-colonieen bilden flache, hautähnliche Ueberzüge über fremde Gegenstände und wählen hiebei gerne die Axenskelette abgestorbener Gorgoniden zur Unterlage. Von dem Ectoderm der unteren Fläche dieser Colonieen wird nun eine Hornlamelle abgeschieden, welche die Unterlage überkleidet. Die Lamelle umgiebt wie eine Hülle die in ihrem Inneren befindliche Gorgonidenaxe. Wenn nun die *Gerardiacolonie* durch Wachstum eine Ausdehnung annimmt, welche über die Grenzen der vorhandenen Unterlage hinausstrebt, so werden mit jungen Polypen besetzte Wucherungen gebildet, in welche ein horniger Skeletfortsatz sich hineinerstreckt, der von der gemeinsamen Basallamelle ausgeht, aber in seinem Inneren keinen Fremdkörper mehr einschliesst. Man sieht, dass hier der erste Anfang eines selbstständigen freien Axen-

**Fig. 35.** Zwei Querschnitte durch einen Polypen des Alcyonariotypus (Schema nach v. Koch aus LANG's Lehrbuch) links in der Höhe des Schlundes, rechts in der Höhe der Gastralhöhle, *ab* Symmetrieebene. Die ventrale Seite ist nach oben gerichtet.



skelettes gegeben ist, während aus der basalen Lamelle die bei den höherstehenden Formen sehr reducirte, auf einer fremden Unterlage befestigte Basalplatte des Skelettes hervorgeht.

Die Polypen der Alcyonaria weisen einen typischen bilateral-symmetrischen Bau auf, welcher sich zunächst in der Stellung der Längsmuskel an den Mesenterialsepten zu erkennen giebt. Hier fällt die Symmetrieebene (Fig. 35 *ab*) durch zwei unpaare Kammern (Magentaschen), welche sich von einander dadurch unterscheiden, dass die beiden Septen, welche die ventrale Kammer abgrenzen, an den einander zugewandten Seiten die Muskelwülste aufweisen, während diess Verhältniss in der dorsalen Kammer umgekehrt ist. An den übrigen Septen, ja an sämtlichen Septen, sind die Längsmuskelwülste so geordnet, dass sie der Ventralseite des Polypen zugewandt sind, während die der Längsmuskelzüge entbehrende Fläche der Septen gegen die Dorsalseite hin sieht. Die bilaterale Symmetrie ist auch an dem Vorhandensein einer ventralen Wimperrinne des seitlich compressen Schlundrohres (*Siphonoglyphe*, HICKSON) und vor Allem in dem Verhalten der Mesenterialfilamente zu erkennen. Von diesen ist das dem dorsalen Septenpaar zukommende dem Bau, der Function und der Entwicklung nach von den übrigen unterschieden. Die Filamente des dorsalen Septenpaares weisen ein aus hohen Zellen bestehendes, mit langen Geisseln besetztes Epithelband auf

<sup>1)</sup> Dagegen ist neuerdings STUDER (Arch. f. Naturg. 1887) für die Auffassung der Gorgonidenaxe als Mesodermwucherung eingetreten.

und erzeugen einen starken nach aufwärts gerichteten Wimperstrom, während die Filamente der sechs übrigen Septen sich durch ihren Reichtum an Drüsenzellen auszeichnen und bei der Verdauung eine wichtige Rolle spielen. Es gelang E. B. WILSON (No. 97) den Nachweis zu erbringen, dass die letzteren als einfache Wucherungen des entodermalen Epithels der Septen ihren Ursprung nehmen, wogegen die dorsalen Filamente dem Ectoderm angehören und als directe Auswüchse des Schlundrohrepithels auf den Septenrand übergehen.

Von allgemeinem Interesse ist die Beobachtung WILSON's, dass die Entwicklung dieser dorsalen Filamente in der aus dem Ei entstandenen Larve verzögert ist, während dieselben in der Knospe den übrigen Filamenten wesentlich in der Entwicklung vorausseilen. WILSON erklärt diess aus den Ernährungsverhältnissen der Knospe, welche einer mächtigen, nach aufwärts gerichteten Saftströmung zu ihrer Ausbildung bedarf.

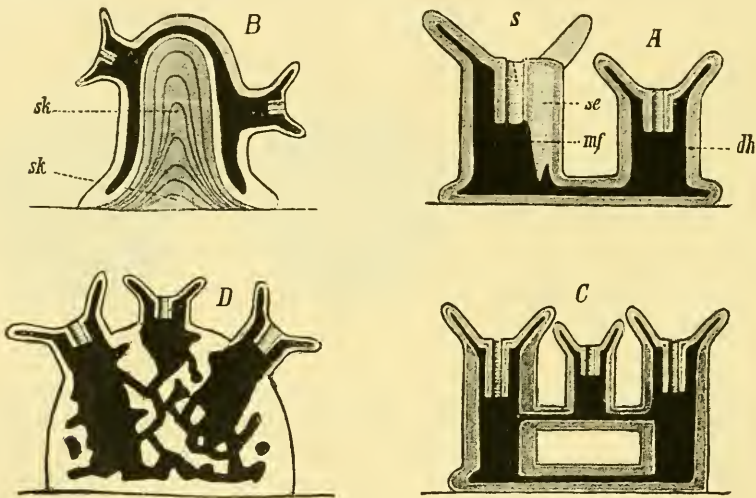


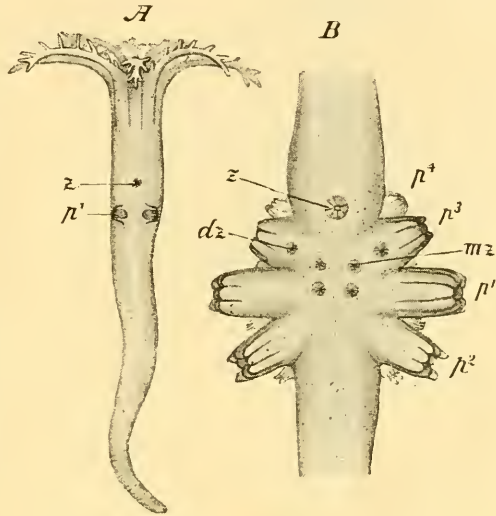
Fig. 36. Schemata der Knospung und Stockbildung bei der Aleyonaria (nach v. KOCH aus LANG's Lehrbuch). A Bildung basaler Stolonen, B Typus der Gorgoniden, C Typus von Tubipora, D Typus von Aleyonium. *s* Schlund, *se* Septen, *mf* Mesenterialwülste, *dh* Gastralhöhle, *sk* schichtenweise emporwachsendes Axenskelet.

Von den Arten ungeschlechtlicher Vermehrung kommt bei den Aleyonaria hauptsächlich die Knospung in Betracht, durch welche es, da die neu entstandenen Individuen mit dem Mutterthiere vereinigt bleiben, zur Ausbildung umfangreicher Colonieen (Stöcke, Cormen) kommt. Im einfachsten Falle entsteht vom Mutterthiere aus ein seitlicher Ausläufer, der an seinem Ende zu einem Tochterindividuum auswächst. Das zwischen beiden bleibende Verbindungsstück wird als Stolo bezeichnet (Fig. 36 A). Diese von der Basis der Polypen ausgehenden Stolonen können Netzwerke bilden (Cornularia) oder zu einer Basalplatte verschmelzen (Rhizoxenia). Wir haben oben (pag. 49) gesehen, wie sich durch das Auftreten einer basalen Skeletplatte, auf der es zum Auswachsen einer Skeletaxe kommt, von solchen flächenhaft ausgebreiteten Colonieen die baumförmig verästelten Stöcke der Gorgonien ableiten lassen (Fig. 36 B). In anderen Fällen gehören die Stolonen nicht aus-

schliesslich dem Basaltheil der Polypen an, sondern entspringen in verschiedenen Horizonten. So entsteht die eigenthümliche Colonie von Tubipora (Fig. 36 C) durch die Ausbildung höhergelegener Stolonenplatten, von denen neue Knospen auswachsen. Bei anderen Formen kommt es durch innige Verschmelzung und unregelmässige Verzweigung der Stolonen zur Ausbildung eines die einzelnen Individuen verbindenden, von zahlreichen Nährcanälen durchzogenen Zwischengewebes (Coenenchym, Fig. 36 D). So kommen die hirschgeweihförmigen Colonieen von Alcyonium und durch Ausbildung eines mesodermalen Axenskelettes die schlankeren Formen, wie Corallium, Sclerogorgia, Melithaea etc. zur Ausbildung (v. Koch). —

Von besonderem Interesse ist die Entwicklung der Colonie durch Knospung bei jenen Formen, bei welchen durch die regelmässige Orientirung der Tochterindividuen zum Mutterpolypen ein gesetzmässiger, bilateral-symmetrischer Bau der Gesamtcolonie zur Entwicklung kommt (Pennatula, Renilla). Bei diesen Formen zeigt sich ein ausgeprägter Polymorphismus der Individuen, insoferne sich geschlechtsreif werdende, tentakeltragende Polypen, von sterilen, der Tentakel entbehrenden, nur 2 Septen aufweisenden Individuen, sog. Zooiden unterscheiden, welche das Einströmen des Wassers besorgen (WILSON).

Die Entwicklung von Renilla ist durch E. B. WILSON (No. 98) bekannt geworden. Hier unterbleibt die Festsetzung, und es geht aus der Planularlarve durch Einstülpung des Schlundrohres, Ausbildung der Septen und der Tentakel eine frei bewegliche Polypenform (Fig. 37 A) hervor, welche wir mit Rücksicht auf die Ausbildung der Colonie als das Axenindividuum bezeichnen können. Der obere Abschnitt dieses Individuums bleibt als Terminalpolyp erhalten, während aus dem mittleren und unteren Abschnitt der Stamm der Gesamtcolonie (Rhachis) und dessen unterer freier Theil, der Stiel (Pedunculus) hervorgehen. Wir können an diesen Bezeichnungen, die den Pennatuleen entlehnt sind, auch für Renilla festhalten, da durch die Entwicklungsgeschichte eine auffallende Uebereinstimmung beider Formen festgestellt wird. Die acht Septen des Axenindividuums bilden sich im vorderen Antheil des Polypen aus und wachsen von vorne nach hinten; doch bleiben sie auch in späteren Stadien auf die vorderen Parthieen des Individuums beschränkt, während bei den meisten Alcyonaria die Septen

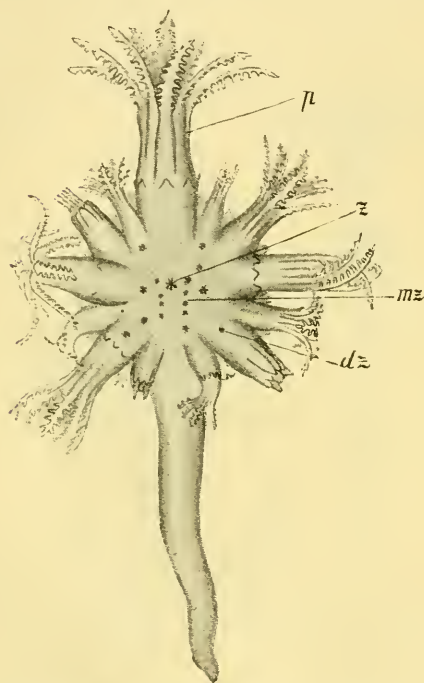


**Fig. 37.** Zwei Entwicklungsstadien von Renilla (nach E. B. WILSON).

A Junger Polyp mit zwei Polypknospen  $p^1$  und dem Terminalzooid  $z$ .

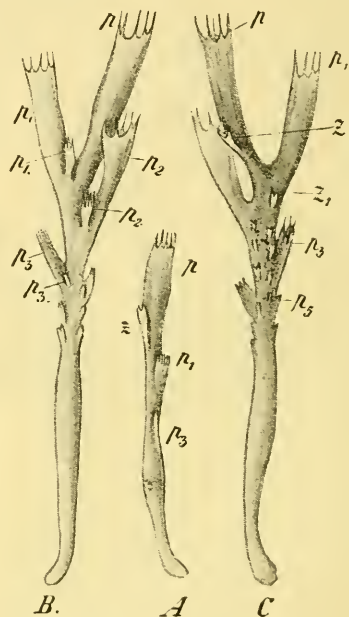
B Mittelstück eines etwas älteren Stadiums.  $p^1, p^2, p^3, p^4$  Polypknospen,  $z$  Terminalzooid,  $mz$  Marginalzooid,  $dz$  Dorsalzooid.

bis zum hinteren Körperende reichen. Dagegen entwickelt sich hier vom hinteren Körperende aus eine andere Wand, das sog. Stielseptum, als quere Einfaltung des Entoderms, durch welche der Gastralraum in eine ventrale und dorsale Hälfte getheilt wird. Das Stielseptum wächst von hinten nach vorne und, da es an seinen seitlichen Parthien mächtiger auswächst, so nimmt sein vorderer Rand Bogenform an. Zwischen beiden Entodermblättern des Stielseptums findet sich eine später sich rück-



**Fig. 38.** Aelteres Entwicklungsstadium der Colonie von *Renilla* (nach E. B. WILSON).

*p* Terminalpolyp, *z* Terminalzooid, *mz* Marginalzooid, *dz* Dorsalzooid.



**Fig. 39.** Junge Colonien von *Pennatula phosphorea* (nach JUNGERSEX).  
*A* Jüngstes Stadium von rechts gesehen.

*B* Aelteres Stadium von der Ventralseite.

*C* Dasselbe von der Dorsalseite.  
*p* Terminalpolyp, *z* Terminalzooid, *p*<sub>1</sub>, *p*<sub>1</sub>. Polypen des 1. Fiederblättchens, *p*<sub>2</sub>, *p*<sub>2</sub>. Polypen des 2. Fiederblättchens etc.

bildende Zellmasse, welche offenbar der skeletbildenden Schicht der Pennatuleen homolog ist, aber nach WILSON dem Entoderm entstammen soll.

Frühzeitig beginnt die Knospung der Tochterindividuen, welche streng paarweise an der Dorsalseite des Axenindividuums angelegt werden (Fig. 37 *A*, *p*<sup>1</sup>). Das zweite Paar von Polypenknospen entsteht dicht hinter den beiden ersten, das dritte Paar vor und etwas ventralwärts von dem ersten Paare, das vierte Paar in den Winkeln zwischen dem dritten und dem Axenpolypen (Fig. 37 *B*, *p*<sup>1</sup> *p*<sup>2</sup> *p*<sup>3</sup> *p*<sup>4</sup>). Die Knospen entstehen anfangs getrennt, verwachsen jedoch später mit ihren basalen Antheilen. Bald nehmen die so entstandenen Individuen



eine radiäre Lagerung an, und da die später auftretenden Knospen alternierend und ventralwärts von den erstgebildeten sich anlegen und im weiteren Verlaufe so mächtig auswachsen, dass sie dieselben an der Peripherie überragen, so folgt daraus, dass die ältesten Individuen immer mehr an die dorsale Seite gedrängt werden (Fig. 38). Dieses Schicksal theilt auch der Terminalpolyp. Es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer scheibenförmigen Colonie, deren randständige Individuen die jüngsten sind.

Gleichzeitig mit den Geschlechtspolypen werden auch die Zooide angelegt. Schon nach dem Auftreten des ersten Polypenknospenpaares kann man ein mächtiges, als Ausströmungsöffnung fungirendes Terminalzooide (Fig. 37 z) erkennen, dem bald die in zwei seitliche dorsale Reihen gestellten sog. Marginalzooide (*mz*) folgen, während an der Dorsalseite jedes einzelnen Polypen Dorsalzooide (*dz*) auftreten.

So weit die Entwicklung von *Pennatula* bisher bekannt geworden ist, steht sie in auffälliger Uebereinstimmung mit der von *Renilla*. Ueber die jüngsten Stadien von *Pteroides* (*Pennatula*) *griseum* hat LACAZE-DUTHIERS (No. 90) einige Angaben gemacht. Die späteren, auf die Knospung bezüglichen Stadien wurden von JUNGENSEN (No. 81) beschrieben. Auch hier finden wir ein der Colonie zu Grunde liegendes Axenindividuum, das noch lange Zeit als Terminalpolyp erhalten bleibt, und an dessen Seiten die paarweise auftretenden, aber alternierend gestellten Tochterindividuen knospen. Am Grunde dieser primär auftretenden Lateralpolypen und zwar entsprechend der ventralen Seite des Axenindividuums entstehen nun fortgesetzt neue Knospen, wodurch die Bildung der Fiederblätter eingeleitet erscheint, an denen demnach das die grösste Länge aufweisende, dorsale Individuum das älteste ist. An der Dorsalseite der Axe finden wir ein unpaares Terminalzooide und weitere in zwei Reihen angeordnete Zooide. Erst später kommen die der Ventralfläche zugehörigen Lateralzooide zur Entwicklung. Wahrscheinlich fungirt in den Jugendstadien das Terminalzooide als einzige Ausströmungsöffnung. In den älteren Stadien dagegen findet man am oberen Ende der Axe eine Gruppe von Scheitelzooiden, unter denen sich vermuthlich das Terminalzooide und der rückgebildete Terminalpolyp, sowie die nächststehenden Polypen befinden und welche die Function des Terminalzooids übernommen haben.

Im Stielseptum, welches auch hier den Gastralraum der Axe in einen dorsalen und ventralen Canal theilt, findet man eine von einem (nach v. Kocn's Vermuthung ectodermalen) Axenepithel umgebene Kalkaxe und zwei zu den Seiten der letzteren gelegene Lateralcanäle, welche als Ernährungscanäle oder Saftcanäle dem Gastrovascularsystem angehören.

Aus der Entwicklungsgeschichte ergibt sich, dass die älteren Autoren die Ausdrücke „ventral“ und „dorsal“ für die *Pennatulidencolonie* in entgegengesetztem Sinne verwendet haben, als dies nach der Orientirung des Axenpolypen zulässig ist (JUNGENSEN). —

**Zoantharia.** In den meisten Fällen vollzieht sich die Befruchtung und Furchung innerhalb der Mesenterialsepten der Mutter, die weitere Entwicklung in dem Gastralraum derselben bis zur vollendeten Ausbildung der Planula, in welchem Stadium die Larven durch die Mundöffnung ausgeworfen werden. Dagegen werfen *Cerianthus membranaceus* und *Actinia parasitica* (= *Adamsia Rondeletii*) nach KOWALEVSKY den ungefurchten Laich aus.

Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge, deren Kenntniss wir vor Allem KOWALEVSKY (No. 10), JOURDAN (No. 80) und H. V. WILSON (No. 99) verdanken, herrscht noch ziemliche Unsicherheit. In mehreren Fällen scheint die Furchung und Entodermbildung unter Ausbildung einer soliden Morula zu verlaufen, also in ähnlicher Weise, wie diess für die Alcyonaria geschildert wurde. Wenigstens liegt hiefür die Beobachtung KOWALEVSKY's an *Actinia parasitica* (= *Adamsia Rondelittii*) vor, über welche in folgender Form berichtet wird: „Die Furchung verläuft regelmässig, als Resultat derselben entsteht aber nicht eine Blastodermblase, sondern nur ein Aggregat von Zellen, das sich mit Cilien bedeckt und als Larve umherschwimmt; weiterhin bildet sich an einer Stelle eine kleine Vertiefung. Die Undurchsichtigkeit der Eier machte eine weitere Verfolgung der Entwicklung unmöglich. Verf. ist überzeugt, dass das Endoderm hier nicht durch Einstülpung gebildet werde, sondern durch Abspaltung vom Blastoderm, wie bei den Corallen.“ Bei *Astraea* fand KOWALEVSKY an Schnitten durch die mit Cilien bedeckten Larven die beiden aus cylindrischen Zellen zusammengesetzten Schichten des Ectoderms und Entoderms und eine sichtlich aus Zellen hervorgegangene innere Ausfüllungsmasse, die jetzt aber nur eine Zusammensetzung aus Kernen und Fettkügelchen erkennen lässt. Auch für *Actinia aurantiaca* und *Balanophyllia regia* wird ein ähnlicher Bau der Planula angegeben; doch zeigen die Beobachtungen JOURDAN's, dass wir aus dem Vorhandensein einer inneren Ausfüllungsmasse der Planula durchaus nicht auf die Entstehung derselben aus einer soliden Morula zu schliessen berechtigt sind. BALFOUR verweist auf Beobachtungen KLEINENBERG's, wonach die Furchung der Zoantharia häufig inäqual verlaufe, was auf die Bildung einer epibolischen Gastrula schliessen lasse. Es erscheint demnach die Bildung des Entoderms durch Delamination aus einer soliden Morula hier noch zweifelhaft.

Für eine Reihe anderer Fälle ist die Ausbildung einer einschichtigen, flimmernden Blastodermblase beobachtet, aus welcher durch Invagination das Gastrulastadium hervorgeht. So von KOWALEVSKY für eine der *Actinia mesembryanthemum* nahestehende essbare Actinie vom Faro (Messina). Hier schliesst sich der Blastoporus nicht vollständig, sondern er geht direct in die Schlundpforte über, während das ectodermale Schlundrohr sich bildet, indem die Ränder der Mundöffnung sich nach innen biegen. Auch bei *Cerianthus* wurde von KOWALEVSKY die Ausbildung einer Coeloblastula und Invaginationsgastrula nach totaler, inäqualer Furchung beobachtet. Wahrscheinlich gehört hieher auch *Caryophyllia*.

Bei *Actinia equina* bildet sich nach JOURDAN eine typische Invaginationsgastrula, deren Gastralhöhle anfangs völlig leer und deren Zellen wenig dotterreich erscheinen. Nichtsdestoweniger erscheint der Magen der Planularlarve mit groben Dottergranulationen erfüllt. Es muss noch dahingestellt bleiben, ob dieselben durch Abscheidung oder theilweisen Zerfall von den Zellen des Entoderms geliefert werden.

Nach den Beobachtungen H. V. WILSON's an *Manicina areolata* bildet sich zunächst durch totale Furchung eine Coeloblastula. Es schnüren sich dann, indem sich die hohen Zellen der Keimblase quer theilen, also durch Delamination, immer mehr grobkörnige Zellen ab, welche schliesslich die Furchungshöhle vollkommen erfüllen. Während sich nun das Ectoderm gegen die innere Zellmasse etwas schärfer abgrenzt, entsteht die Oesophagus-Einstülpung. Nun bedeckt sich die Larve mit Cilien und schwimmt umher.

Aus der inneren Zellmasse geht, wie bei den *Alecyonaria*, das definitive Entoderm hervor, indem die dem Ectoderm anliegenden Zellen sich zu einem Epithel anordnen, während die Innenmasse schliesslich resorbirt wird.

Auf jeden Fall entsteht durch diese verschiedenartigen Prozesse der Entwicklung immer dieselbe, übereinstimmend gebaute Larvenform: eine zweischichtige, dicht bewimperte, ovale, birnförmige oder mehr langgestreckt wurmförmige *Planula*, an der man ein aus prismatischen oder säulenförmigen Zellen bestehendes Ectoderm, ein aus grösseren, cubischen Elementen zusammengesetztes Entodermepithel und eine frühzeitig zwischen beiden Schichten zur Ausscheidung kommende homogene Membran (Stützlamelle) erkennen kann. Der Innenraum dieser Larve (Gastralraum) ist meist noch von Nahrungsdottermassen erfüllt. Man erkennt an diesem schwärmenden Stadium ein breiteres, vorderes, aborales Körperende, das später zur Festsetzung dient und häufig durch einen längeren Wimperschopf ausgezeichnet ist, und ein schmäleres, hinteres Körperende, an welchem sich durch Einstülpung das Schlundrohr ausbildet, an dessen innerster Parthie durch Resorption der Zellen eine Communication mit dem Gastralraum hergestellt wird. Die weitere Entwicklung vollzieht sich vor Allem unter Ausbildung der Mesenterialsepten, der Filamente, der Tentakel und schliesslich bei den Korallen (*Madreporaria*) des Kalkskelettes.

Hinsichtlich der Zeitfolge in der Entwicklung der Septen huldigte man früher den von MILNE EDWARDS und HAIME ausgesprochenen und hauptsächlich von dem Verhalten der Tentakel und Kalksepten der ausgebildeten Form abgeleiteten Anschauungen, wonach zuerst 6 primäre Septen gleichzeitig zur Entwicklung kommen sollten, hierauf in den Zwischenräumen zwischen diesen 6 Septen zweiter Ordnung, dann 12 Septen dritter Ordnung, 24 Septen vierter Ordnung und so fort, indem die Septen jedes neu auftretenden *Cyclus* sich zwischen die früher vorhandenen einschoben sollten. Dagegen verdanken wir den Untersuchungen von LACAZE-DUTHIERS (No. 89) die Kenntniss, dass diese regelmässige Anordnung, welcher der Numerus 6 zu Grunde liegt, eine secundäre ist, und dass die Septen eines *Cyclus* zu verschiedenen Zeiten angelegt und erst später egalisiert werden. Vor Allem zeigt sich in den jüngsten Stadien eine deutlich ausgeprägte, bilateral-symmetrische Anlage und erscheinen die Stadien mit 4 und mit 8 Septen einigermaßen markirt, während das dazwischenliegende Stadium mit 6 primären Septen ein sehr rasch vorübergehendes ist. Im Einzelnen haben die Angaben LACAZE-DUTHIERS' über die Reihenfolge in der Entwicklung der zuerst auftretenden Septenpaare nach den Vermuthungen O. und R. HERTWIG'S (No. 9), die durch die Beobachtungen von H. V. WILSON (No. 99) und Anderer bestätigt wurden, eine Abänderung erfahren müssen. Demnach stellt sich die Reihenfolge in der Entstehung der primären Septenpaare in folgender Weise dar. Zunächst entsteht ein Septenpaar, das zur langgestreckten Mundspalte, durch welche die Symmetrieebene gekennzeichnet erscheint, ungefähr senkrecht gestellt ist (Fig. 40<sub>1</sub>). Diess Septenpaar bildet sich als eine längs verlaufende Falte des Entoderms, in deren Inneres sich ein Fortsatz der gallertigen Stützlamelle erstreckt. Durch die Ausbildung dieses ersten Septenpaares, das dem einen Mundwinkel mehr genähert erscheint, wird der periphere Theil der Gastralhöhle in zwei Magentaschen getrennt, von denen die eine kleiner ist, als die andere. Durch das zweite Septenpaar (Fig. 40<sub>2</sub>) wird die grössere der beiden Magentaschen in drei Theile getheilt. Das dritte

Septenpaar entwickelt sich in der kleineren der beiden primären Magentaschen und theilt diese in ähnlicher Weise in 3 Theile, während das vierte Septenpaar in jener unpaaren Tasche sich ausbildet, welche von den Septen No. 2 eingeschlossen wird (Fig. 40, 3 u. 4). Dieses Stadium mit 4 Septenpaaren bezeichnet eine gewisse Ruhepause der Entwicklung. Bisher wurden die Septen stets paarweise angelegt und zwar in der Art, dass jedes neuauftretende Septenpaar in ein und derselben Magentasche zur Entwicklung kam. Für die nun folgenden Paare No. 5 und No. 6 stimmen die Angaben von H. V. WILSON (No. 99) und A. C. HADDON (No. 77) mit LACAZE-DUTHIERS dahin überein, dass dieselben in jenen Kammeru ihren Ursprung nehmen, welche dem erstgebildeten Septen-

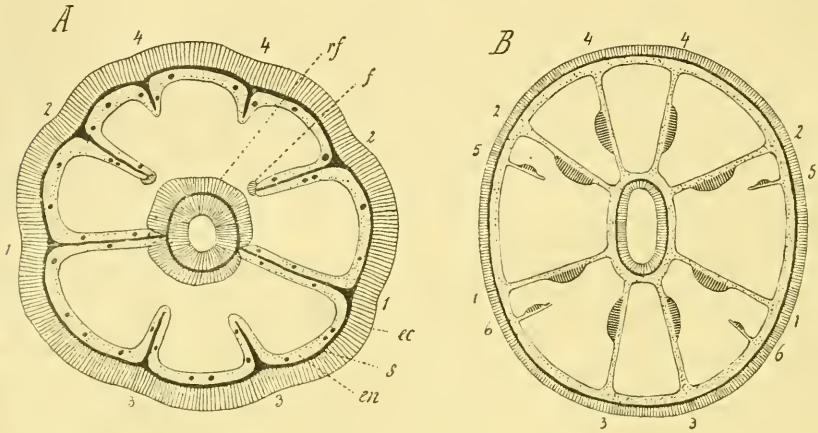


Fig. 40. Schema des Septenwachstums bei Hexactinien.

A Stadium mit 8 primären Septen im Querschnitt, von *Manicina areolata* (nach H. V. WILSON). 1 ältestes Septenpaar mit dem Schlundrohr in Verbindung stehend, ec Ectoderm, en Endoderm, s Stützlamelle, f Mesenterialfilament, rf nach aussen umgeschlagene Parthie des Ectoderm des Schlundrohrs.

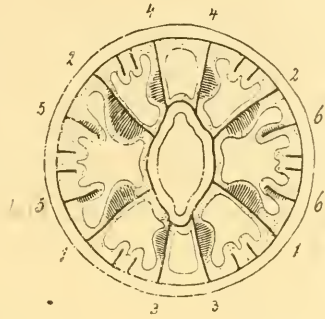
B Stadium mit 12 primären Septen von *Aulactinia stelloides* (nach Mc. MURRICI).

paare anliegen. Demnach würden die Septen dieser beiden Paare in vier verschiedenen Magentaschen einzeln auftreten (Fig. 40 B). Dagegen haben die BRÜDER HERTWIG (No. 9) an *Adamsia diaphana* eine andere Art des Auftretens dieser beiden Septenpaare beobachtet, welche hier paarweise in den zwischen den Septen 1 und 2 gelegenen Kammeru sich entwickeln (Fig. 41). Es scheinen demnach in der Gruppe der Hexactiniae selbst hinsichtlich der Anordnung der Längsmuskeln an den 8 ersten Septen und der Ausbildung des 5. und 6. Septenpaares verschiedene Verhältnisse vorzuherrschen. Die 12 primären Septen ordnen sich nun zu 6 Paaren an, welche je ein Binnenfach umschliessen (Fig. 42). Zwei gegenüberliegende Septenpaare (Fig. 42, 3 u. 4), welche als Richtungssepten bezeichnet werden, und der Lage nach den Mundwinkeln entsprechen, tragen die longitudinalen Muskeln an den von einander abgewandten Seiten, sämtliche übrigen Septenpaare an den zugewandten Seiten. Jene Magentasche, welche zwischen je zwei Binnenfächern gelegen ist, wird als Zwischenfach bezeichnet. Die Binnenfächer bleiben nun für die Ausbildung neuer Septen stets steril. Diese treten stets paarweise und von nun an in Cyclen, denen der Numerus 6 zu Grunde liegt, in den Zwischenfächern auf.

Das geschilderte Verhalten bezüglich des Septenwachstums gilt für die sechszähligen Actinien und wahrscheinlich für alle sechszähligen Corallen. Dagegen giebt es unter den Actinaria eine Anzahl Gruppen, bei denen andere Gesetze des Septenwachstums vorherrschen, welche für die Systematik verwertbare Charactere abgeben (R. HERTWIG). Bei den Paractinaria (Sicyonis, Polyopis) finden sich, wie bei dem obengeschilderten Typus, zwei

**Fig. 41.** Querschnitt einer jungen *Adamsia diaphana* (nach O. u. R. HERTWIG) schematisch.

Die Septenpaare 5 und 6 sind im Entstehen begriffen.

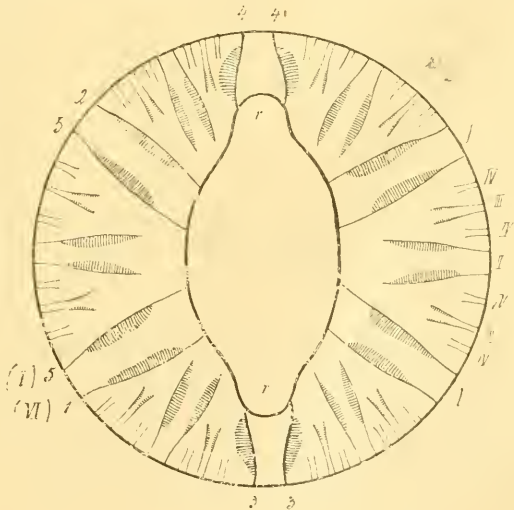


Paare von Richtungssepten, ebenso treten die übrigen Septen paarweise auf; dagegen ist die Zahl der Septen nicht durch den Numerus 6 bestimmt. Die Edwardsien (Fig. 43 A) zeigen ebenso, wie die Hexactinien zwei Schlundrinnen und zwei Paare von Richtungssepten, doch kommt durch das Verhalten der Längsmuskel an den Septen ein bilateral-symmetrischer Bau gegenüber dem zweistrahlig-radiären der ausgebildeten Hexactiniae zum Aus-

**Fig. 42.** Schema des weiteren Septenwachstums bei den Hexactiniae.

Die Zahlen 1—5 linksseitig beziehen sich auf den Entwicklungstypus der *Adamsia*. Vgl. Fig. 41, die Zahlen (I) u. (VI) auf den Entwicklungstypus der *Aulactinia*. Vg. Fig. 40 B.

Rechts I—IV Septenpaare des ersten bis vierten Cycles, r Schlundrinnen.



druck. Von den acht vorhandenen Septen, von denen nur die Richtungssepten paarweise Gruppierung zeigen, tragen sechs ihre longitudinalen Muskelzüge an der der Ventralseite zustehenden Fläche, während das ventrale Richtungsseptenpaar die Längsmuskelzüge an der entgegengesetzten Seite aufweist. Es verdient alle Beachtung, dass nach den übereinstimmenden Beobachtungen von A. C. HADDON (No. 77) an *Halcampa* und *Peachia*, und J. PLAYFAIR MC MURRICH (No. 91) an *Aulactinia* die Stellung der Längs-

muskeln an den 4 ersten Septenpaaren mit der Anordnung bei den Edwardsien übereinstimmt (vgl. Fig. 40 *B*), so dass demnach in der Ontogenie einiger Hexactiniae ein förmliches Edwardsia-Stadium durchlaufen wird. Auch bei den nun folgenden Gruppen kommt ein bilateral-symmetrischer Typus zur Ausbildung. Bei den Monaulaeae (Fig. 43 *B*) fehlt das dorsale Richtungsseptenpaar, während sie durch die paarige Anordnung der Septen den Hexactinien sich nähern. Auch die Zoantheae (Fig. 43 *C*) weisen eine paarige Anordnung der Septen auf, aber jedes Paar besteht aus zwei ungleichen Septen: einem kleineren, das Schlundrohr nicht erreichenden Mikroseptum und einem grösseren, an das Schlundrohr heranreichenden Makroseptum. Hiervon machen nur die beiden Richtungsseptenpaare eine Ausnahme, von denen das dorsale nur Mikroseptum, das ventrale nur Makroseptum aufweist. Die übrigen, gemischten Septenpaare sind so geordnet, dass sie in eine dorsale und ventrale Gruppe zerfallen. Bei der dorsalen Gruppe, welche stets nur aus 4 Paaren besteht, wendet jedes Paar sein Makroseptum dem dorsalen

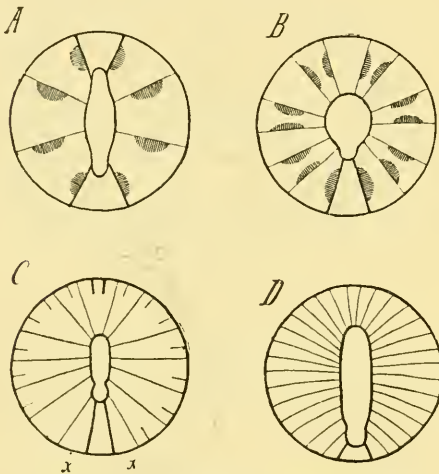


Fig. 43. Schema der Septenstellung.

*A* bei den Edwardsiae, *B* bei den Monaulaeae, *C* bei den Zoantheae, *D* bei den Ceriantheae.

den. Die zu ihren Seiten gelegenen Septen sind die grössten, und von hier nehmen die Septen kontinuierlich gegen die Dorsalseite hin ab, so dass es wahrscheinlich ist, dass daselbst die Wachstumszone für neuauftretende Septen gelegen ist (HERTWIG). Dass mit den angeführten Typen die Zahl der Gruppen möglicherweise noch nicht abgeschlossen ist, beweist *Gonactinia*, welche einen an die Zoantheae sich anschliessenden eigenartigen Typus repräsentirt (BLOCHMANN und HILGER (No. 74).

Hinsichtlich der Entwicklung der Mesenterialfilamente hat H. V. WILSON (No. 99), wenigstens soweit es sich um die Filamente der 12 primären Septen handelt, den Nachweis erbracht, dass dieselben als Ausläufer des ectodermalen Epithels des Schlundrohres ihren Ursprung nehmen. Schon früher hatte v. HEIDER aus Gründen der histologischen Uebereinstimmung auf die ectodermale Natur der Filamente bei *Cerianthus* geschlossen, und E. B. WILSON vermuthet, dass wenigstens die lateralen Flimmerstreifen dem Ectoderm angehören. Auch A. ANDRES

Richtungsseptenpaare zu. Die Zahl der Paare der ventralen Gruppe ist meist bedeutend grösser und wird durch Auftreten neuer Paare zunächst dem ventralen Richtungsseptenpaar (in den beiden demselben benachbarten Zwischenfächern bei *x*) vermehrt. Hier treten demnach nur zwei Zwischenfächer als Bildungsherde neuer Septenpaare auf. Jedes Paar dieser ventralen Gruppe wendet sein Makroseptum dem ventralen Richtungsseptenpaar zu. Bei den Ceriantheae (Fig. 43 *D*) endlich findet sich auch bloss eine Schlundrinne. Hier sind die zahlreichen Septen nicht zu Paaren angeordnet, zwei am Grunde der Schlundrinne sich befestigende, besonders kleine Septa (v. HEIDER) können als Richtungssepten bezeichnet werden.

glaubte sich überzeugt zu haben, dass die Filamente der sechs principalen Septen durch ein Auswachsen vom Ectoderm des Schlundrohres ihren Ursprung nehmen. Nach den Beobachtungen von H. V. WILSON an *Manicina areolata* wird es einigermassen wahrscheinlich, dass nicht bloss die lateralen Flimmerstreifen sondern auch der Nesseldrüsenstreif vom Ectoderm entstammen.

In Bezug auf die genaueren Vorgänge der Entwicklung unterscheiden sich die Mesenterialfilamente des ersten Septenpaares von den später auftretenden. Die Anlage des ersten Septenpaares und der ihm zukommenden Filamente vollzieht sich bei *Manicina areolata* zu einer Zeit, in welcher der Innenraum zwischen dem Schlundrohr und der Körperwand noch durchwegs von solider Entodermzellmasse erfüllt ist. Diese den Oesophagus rings umgebende Zellmasse wird entsprechend den beiden, sich erst später aushöhlenden, primären Magentaschen in zwei Parthieen getheilt, indem zwei Scheidewände der Stützlamelle, welche die Grundlage des ersten Septenpaares darstellen, zwischen Körperwand und Oesophagus ausgebildet werden. Diess vollzieht sich in der Weise, dass der Oesophagus sich der Körperwand bis zur Berührung nähert. Dabei verschmilzt seine Stützlamelle mit der der Körperwand. Wenn in der Folge der Oesophagus sich wieder von der Körperwand entfernt, so bleibt zwischen beiden eine Brücke der Stützlamelle erhalten. Während so die Anlage des ersten Septenpaares gebildet erscheint, geschieht die Bildung der Filamente durch einfaches Auswachsen des Ectoderms des Schlundrohres nach unten in der Richtung der beiden primären Septen. Nun werden die beiden zuerst auftretenden Magentaschen auch nach oben vollkommen ausgehöhlt. Die neuauftretenden Septenpaare entstehen jetzt als Faltenbildungen der Entodermmlamelle der Körperwand, und ihr oberes Ende scheint von dem Ectoderm des Schlundrohres einigermassen abzuliegen, so dass kein directes Auswachsen desselben zur Bildung der Filamente führen kann. Um den Contact zwischen dem Ectoderm des Schlundrohres und den neugebildeten Septen herzustellen, muss das erstere an der Schlundpforte sich nach aussen umschlagen und an der Aussenfläche des Schlundrohres emporwachsen, bis es den obersten Theil der neugebildeten Septen erreicht, auf die es nun zur Bildung der Filamente übertritt. Diesen umgeschlagenen Theil des Ectoderms sieht man auf Fig. 40 A, *rf.* H. V. WILSON vermuthet, dass nach diesem letzteren Typus die Mesenterialfilamente sämtlicher später auftretenden Septen gebildet werden.

Im Allgemeinen vollzieht sich die Ausbildung der Mesenterialfilamente in der gleichen Reihenfolge, wie die der Septen, so dass die ältesten Septenpaare die entwickeltsten Mesenterialfilamente tragen.

Die Tentakel entstehen als einfache Ausstülpungen der Leibeshöhle über den einzelnen Magentaschen. Die Reihenfolge ihrer Entstehung ist vorwiegend für *Actinia mesembryanthemum* durch LACAZE-DUTHIERS (No. 89) bekannt geworden. Dieselbe steht für die ersten Stadien mit der Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Mesenterien und der dadurch bedingten Kammerbildung in innigem Zusammenhange. Dabei verdient die Thatsache besonders hervorgehoben zu werden, dass jener Tentakel, welcher über der grösseren der beiden zuerst gebildeten Magentaschen entsteht, in der Entwicklung den übrigen bedeutend vorseilt, so dass noch lange in dem Vorhandensein dieses einen grösseren Tentakels die bilaterale Symmetrie der Larve äusserlich gekennzeichnet ist (Fig. 44 A).

HAACKE (No. 76) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei festsitzenden, stockbildenden Formen ähnlich wie bei den Blüten mancher Phanerogamen

die bilateral-symmetrische Grundform durch die Lagebeziehung der Seitenknospe zum Mutterthier resp. zur Axe der ganzen Colonie sich herausbilden kann, indem die der Axe genäherten Theile der Knospe eine andere Entwicklung einschlagen, als die von der Axe entfernten. Schon MOSELEY hat darauf hingewiesen, dass bei Saccophyton und Heliopora die Polypen stets ihre Dorsalseite der Axe zugewandt haben. Wir können aus solchen Beobachtungen schliessen, dass in der Stockbildung die Ursache für die bilateral-symmetrische Ausbildung der Anthozoen gegeben ist. Die solitären Formen (Actinien) würden dann von coloniebildenden abzuleiten sein. Schliesslich können wir annehmen, dass der anfangs nur bei der Knospung sich ausbildende bilateral-symmetrische Typus sich so weit befestigte, dass er auch bei der Entwicklung der ersten Stadien aus dem Ei zum Ausdruck kam. (Vgl. oben pag. 28.)

Nach der Ausbildung der ersten zwölf Tentakel tritt eine Umordnung nach dem Numerus 6 ein, so dass zwei Cyclen von je 6 Tentakel zur

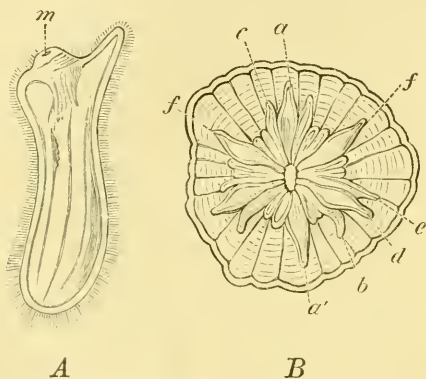


Fig. 44. Zwei Larven von *Actinia mesembryanthemum* (nach LACAZE-DUTHIERS aus BALFOUR'S Handbuch).

A Bilaterales bewimpertes Stadium mit einer grösseren und mehreren kleineren Tentakelknospen, *m* Mund.

B Ansicht eines älteren Stadiums von oben. Um den Mund stehen 24 Tentakel. Die Reihenfolge für die Entstehung der 12 primären Tentakel ist  $a^1 a b c d f e$ .

Ausbildung kommen. Die grösseren des ersten Cyclus entsprechen den 6 primären Binnenfächern, während die kleineren des zweiten Cyclus alternierend gestellt erscheinen. 6 grössere Tentakel des ersten Cyclus wechseln mit 6 kleineren des zweiten Cyclus regelmässig ab. Das Auftreten neuer Tentakel erfolgt nun nicht durch Einschieben je eines in die 12 Zwischenräume zwischen die Elemente des ersten und zweiten Cyclus, sondern durch das Auftreten von 6 Paaren, welche nur jeden zweiten dieser Zwischenräume einnehmen, wie diess in Fig. 44 B zur Darstellung kommt. Wir sehen hier, dass nun in den Zwischenräumen zwischen je 2 Tentakeln des ersten Kreises 3 Tentakel liegen, ein dem zweiten Cyclus angehöriger und 2 neuentstandene — doch in der Weise angeordnet, dass der mittlere von diesen dreien überall dem Kreis jüngster Genese angehört. Dieser wächst nun bedeutend heran und überholt die Elemente des früheren zweiten Cyclus, welche auf diese Weise um ihren Rang kommen und in den dritten Cyclus eingereiht werden. In späteren Stadien wechseln thatsächlich der Grösse nach alternierende Cyclen (6 Tentakel des ersten, 6 Tentakel des zweiten und 12 Tentakel des dritten Cyclus) regelmässig mit einander ab; es muss aber wohl beachtet werden, dass der jetzige dritte Cyclus nicht gleichartige Elemente enthält, sondern 6 Tentakel jüngster Bildung und 6, welche früher dem zweiten Cyclus angehört haben. Es hat also eine Umordnung stattgefunden. Auf gleiche Weise steigert sich die Zahl der Tentakel von 24 auf 48 und 96 durch Auftreten neuer Tentakelpaare, wobei die Hälfte der Zwischenräume leer gelassen wird. Durch Umordnung kommt es dann zur Ausbildung eines



vierten Cyclus von 24 und eines fünften Cyclus von 48 Tentakeln, die aber, wie früher der 3. Cyclus aus Elementen heterogenen Ursprungs bestehen.

Gewöhnlich findet in jenem Stadium, in welchem die Zahl der Tentakel von 12 auf 24 vermehrt wird, die Festsetzung der bisher freischwimmenden bewimperten Larve statt.

Es ist zu erwarten, dass bei jenen Formen, welche ein eigenartiges Gesetz des Septenwachsthums aufweisen, auch die Reihenfolge des Auftretens der Tentakel dementsprechend modificirt ist. Bei einer von Sars und A. Agassiz (No. 72) als *Arachnactis* bezeichneten Larve finden wir Verhältnisse der Organisation, durch welche dieselbe sich, wie neuerdings von C. Vogt (No. 96) hervorgehoben wurde, an die *Ceriantheae* anschliesst. Auch die Entwicklung der Tentakel erinnert an die durch Haime bekannt gewordene Entwicklung der *Cerianthus*-Larve. Bei *Arachnactis* wachsen die

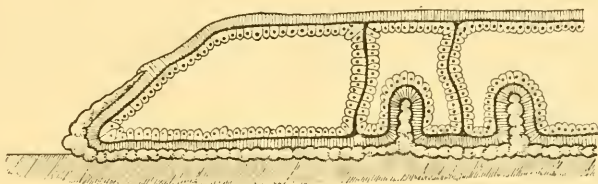


Fig. 45. Entwicklung des Kalkskeletts von *Astroides calycularis* (nach v. Koch). Schematisch. Der Schnitt ist senkrecht auf die Fussplatte in der Richtung einer Secante geführt.

An der Basis die Anlage der Fussplatte, links der Epithek, zur rechten Seite zwei von unten emporwachsende Sternleisten mit zwei Mesenterialsepten alternierend.

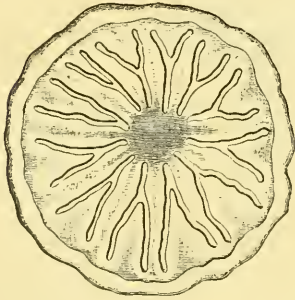
Tentakel nicht in Cyclen zwischen den schon vorhandenen hervor, sondern es findet sich eine dorsale Knospungszone (wie für die Septen vgl. pag. 58), an welcher die jüngsten Tentakel paarweise angelegt werden. Auch die Tentakel des inneren Kreises werden auf gleiche Weise angelegt. Es folgt hieraus, dass die Tentakel der Ventralseite die grössten und ältesten sein müssen. Eine Ausnahme macht der unpaare zeitlebens verkümmerte Tentakel des Richtungsfaches, der zwischen den längsten paariger Bildung sich findet.

Die Ausbildung des Kalkskeletts der Madreporaria ist von Lacaze-Duthiers (No. 88) und v. Koch (No. 84 u. 86) an *Astroides calycularis* studirt worden. Sie tritt in dem Stadium ein, in welchem sich an der Larve die 12 ersten Tentakel ausgebildet haben und die Festsetzung vor sich zu gehen pflegt.

Das Kalkskelet bildet sich als Ausscheidung an der Aussenseite des Ectoderms der Leibeswand (Fig. 45). Zunächst entsteht eine zarte rundliche Fussplatte durch Abscheidung von Seiten der Ectodermzellen der Fussplatte. Diese Fussplatte, mittelst welcher die Larve sich an einer passenden Unterlage festheftet, entsteht aus rundlichen, krystallinischen Körperchen, welche später mit einander verschmelzen. Bald treten die ersten Anlagen der Kalksepten auf. Es war von Milne Edwards und Haime und später von Lacaze-Duthiers nachgewiesen worden, dass die Kalksepten ihrer Lage nach je einer Magentasche entsprechen und daher zwischen je zwei Mesenterialsepten auftreten. Die ersten Anlagen der 12 primären Septen werden als Sternleisten bezeichnet und sind anfangs V- oder Y-förmig gestaltet (Fig. 46). Indem die peripheren Enden der Sternleisten bald unter einander verschmelzen, kommt

die Anlage des Mauerblattes zu Stande. Alles diess sind Bildungen, die vom Ectoderm der Fuss Scheibe aus abgeschieden werden, und naturgemäss muss, je mehr diese Skelettheile sich erheben, die Ectoderm-schicht der Fuss Scheibe eine Art Einstülpung erfahren. Es folgt daraus, dass auch in späteren Stadien jene Theile des Skelets, welche anscheinend im Inneren des Polypenkörpers liegen, von einer dem Ectoderm der Fuss Scheibe zugehörigen Epithellamelle (*Calycoblastenschicht* v. HEIDER) überkleidet sind. Aber auch die Seitenwand des Körpers sondert nach aussen in ihrem unteren Antheile eine Kalkschicht ab, welche die Anlage der sog. Epithek (Fig. 45) darstellt. Indem die Sternleisten an ihren inneren, centralen Enden mit einander verschmelzen, kommt die sog. *Columella* zu Stande. Von den 12 Sternleisten wachsen 6 bald stärker aus, so dass eine Anordnung in 2 Cyclen sich geltend macht. Später treten weitere Cyclen auf, indem zwischen die vorhandenen Septa in regelmässiger Weise neue kleinere eingeschoben werden.

In grosser Verbreitung findet sich bei den Zoantharia ungeschlechtliche Fortpflanzung in der Form der Theilung und Knospung;



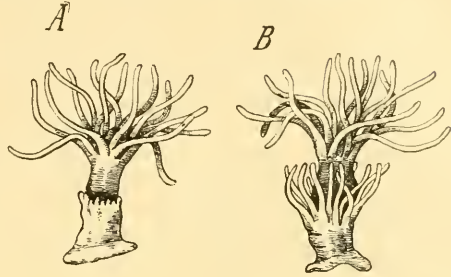
**Fig. 46.** Basalplatte einer Larve von *Astroides calycularis*, bald nach dem Festsetzen mit den 12 Sternleisten (nach LACAZE-DUTHIERS aus BALFOUR'S Handbuch).

durch dieselbe kommt es bei den skeletbildenden Corallen zur Entwicklung umfangreicher Colonieen, während in der Gruppe der skeletlosen Actiniaria (*Malacodermata*) die durch Theilung oder Knospung erzeugten Individuen sich meist vollkommen trennen, so dass die Formen mit wenigen Ausnahmen (*Zoantheae*) hier solitär bleiben.

Knospung wurde bei den Actiniaria in selteneren Fällen beobachtet (*Epiactis*, VERRILL (?), *Gonactinia*, BLOCHMANN und HILGER, *Zoanthus*). Häufiger findet sich hier Fortpflanzung durch Theilung. Dieselbe kann das Mutterthier in zwei ziemlich gleich grosse Parthieen durchschnüren: als Längstheilung, welche von der Mundscheibe beginnt und nach der Basis fortschreitet, oder wohl auch umgekehrte Richtung einhält, ferner als Quertheilung, eine Art der Fortpflanzung, welche durch M. SARS, BLOCHMANN und HILGER (No. 74) für *Gonactinia prolifera* genauer bekannt geworden ist und in ihrem Ablauf mit den von SEMPER bei *Flabellum* und *Fungia* bekannt gewordenen Theilungen, sowie mit dem Process der Strobilation bei *Scyphozoen* auffallende Uebereinstimmung aufweist. Stets sind es bei *Gonactinia* junge Thiere, welche der Quertheilung unterliegen. Es bildet sich (Fig. 47) etwas unterhalb der Mitte des Mutterthieres ein Kranz von knospenähnlichen Hervorragungen, aus denen der Tentakelkranz des unteren Individuums sich herausbildet. Während sich nun das obere Theilstück abschnürt, bildet sich die Mundscheibe und das Schlundrohr des unteren Theil-

sprösslings. Schliesslich löst sich das obere Theilstück los. Es scheint, dass beide Theilstücke die Fähigkeit besitzen, sich aufs Neue zu theilen.

**Fig. 47.** Zwei Stadien der Quertheilung von *Gonactinia prolifer* Sars. (nach BLOCHMANN und HILGER).

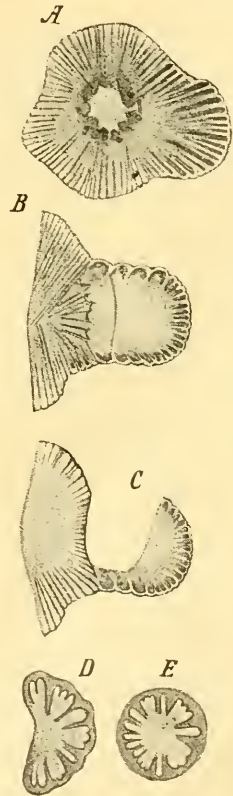


Eine andere, verbreitetere, merkwürdige Art der Theilung, welche schon von DICQUEMARE und DALYELL (No. 4) beobachtet wurde, ist neuerdings durch A. ANDRES (No. 73) genauer untersucht und als *Laceration* (Fig. 48) bezeichnet worden. Es besteht dieselbe in der Abschnürung von Theilstücken einer basalen Ausbreitung. Am Rande der Basis einer Actinie zeichnet sich ein Stückchen durch die Undurchsichtigkeit seines Entoderms und durch die feste Adhärenz an die Unterlage aus, welche durch eine Ausscheidung des Ectoderms hervorgerufen ist. Indem der Mutterkörper sich zusammenzieht, reisst die so modificirte Randparthie von demselben ab. Dieselbe kann sich nun entweder direct oder nach weiterer Zertrennung in kleinere Theilstücke in eine kleine Actinie umwandeln.

Sehr verbreitet sind beide Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzung, Knospung und Theilung, bei den Corallen. Sie führen hier zur Bildung umfangreicher, verschieden gestalteter Stöcke. Zwar konnte STUDER (No. 94, 95) den Nachweis erbringen, dass in vielen Fällen (*Oculina* und *Astraea*), in denen man früher laterale Knospung zu finden glaubte, bei genauerer Untersuchung eine Fortpflanzung durch Theilung vorliegt, indem das eine Theilstück bei weiterem Wachstum an die Seitenwand des anderen Theilstückes gelangt. Eine ähnliche Art der Fortpflanzung wurde unter den *Fungiacea* bei *Herpetolitha limax* beobachtet.

Echte, basale Knospung findet sich beispielsweise bei *Turbinaria*, wo die Basis der Colonie als gemeinsame Coenenchymplatte sich darstellt, an deren Rande neue Individuen sprossen. Ebenso bei *Galaxea*.

Die bei den Corallen verbreitete Form der Längstheilung, welche meist mit einer Einschnürung der Mundscheibe beginnt, kann mehr oder weniger unvollkommen bleiben, so dass die In-



**Fig. 48.** Fortpflanzung durch Abschnürung eines basalen Theilstückes bei *Aiptasia lacerata* (nach A. ANDRES). *A—C* fortschreitende Abschnürung *D, E* Umwandlung des Theilstückes in eine junge Actinie.

individuen reihenweise angeordnet mit einander verbunden bleiben. Diese Anordnung macht sich denn auch am Skelet kenntlich, indem eine ganze Reihe von Individuen von einem gemeinsamen Mauerblatt umschlossen bleibt, während die Septen senkrecht zur Richtung der zwischen den Mauerblättern verlaufenden gewundenen Thäler gestellt erscheinen (Maeandrinen).

Auch bei den Steincorallen kann Knospung und Theilung zur Bildung von Individuen führen, welche sich vom Mutterthiere loslösen und selbstständig weiter leben. Bei *Blastotrochus* sind es laterale Knospen, welche sich abtrennen, während bei *Flabellum* eine Art Quertheilung eintritt. Die Jugendstadien der Fungien bilden kleine Corallenstöckchen, von denen durch Quertheilung die geschlechtsreif werdende Solitärform sich löst. Da ein und dasselbe Aestchen sich mehrfach diesem Quertheilungsprocess unterziehen kann, so ist die Uebereinstimmung mit der Strobilisation der Scyphomedusen in die Augen springend. Auch hier kommt es zu einem echten Generationswechsel (SEMPER No. 92).

### III. Scyphomedusae.

Von den hiehergehörigen Formen werden die *Lucernariden* und *Charybdaeiden* den eigentlichen *Discophoren* gegenübergestellt. Während die Entwicklungsgeschichte der letzteren vielfacher Bearbeitung unterzogen wurde, ist die der beiden erstgenannten Gruppen bisher nur in einzelnen Bruchstücken bekannt geworden.

**Lucernaridae.** Einige Angaben über Larven von *Lucernarien* haben FOL und KOROTNEFF gemacht. Eingehender wurde die Entwicklung aus dem Ei durch A. KOWALEVSKY (No. 108) bekannt, dessen Ergebnisse neuerdings durch R. S. BERGH (No. 101) eine Bestätigung erfahren haben. Nachdem Eier und Sperma ins Wasser ausgestossen wurden, vollzieht sich die Befruchtung, nach deren Vollendung das Ei von der Dotterhaut sich etwas zurückzieht. Es werden 2 Richtungskörperchen ausgestossen, und hierauf entsteht die erste Furche. Durch eine totale und äquale Furchung kommt ein vielzelliges Stadium zu Stande, das in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Die prismatischen Zellen stossen im Mittelpunkt mit ihren zugespitzten Enden zusammen. Es kommt nun zur Anhäufung von Entodermzellen im Inneren dieser sog. Morula und zwar vollzieht sich dieselbe durch Abgabe von Elementen aus einer bestimmten Region des Eies, so dass die Entodermbildung sich hier dem Typus der polaren Einwucherung zu nähern scheint. KOWALEVSKY glaubt, dass in dieser Region hauptsächlich eine Quertheilung der prismatischen Zellen zur Abgabe von Entodermelementen führt; doch wurde einfache Einwanderung nicht völlig ausgeschlossen. Das hieraus resultierende zweischichtige Stadium ist anfangs völlig rund (Fig. 49 A), streckt sich jedoch bald nach der Richtung der späteren Hauptaxe (Fig. 49 B). Die Entodermzellen werden hiebei vacuolisirt und ordnen sich immer mehr in einer einzigen Reihe an, so dass hierauf eine stäbchenförmige Planula resultirt, welche ähnlich der für *Aeginopsis* (pag. 32) erwähnten einem abgelösten Hydroidtentakel gleicht (Fig. 49 C). Dieses Planulastadium der *Lucernariden* ist nicht bewimpert, sondern kriecht unter wurmförmigen Bewegungen langsam umher. An seinem hinteren Ende kommen die ersten Nesselkapseln zur Ausbildung. Es heftet sich schliesslich mit dem Vorderende fest, um die Polypenform anzunehmen. Die weitere Entwicklung konnte nicht verfolgt werden, doch erwähnt R. S. BERGH ein Jugendstadium, an welchem die Tentakel noch nicht zu Gruppen vereinigt waren, sondern am Rande der Glocke vertheilt standen, während die Arme noch nicht entwickelt

waren. Acht in bestimmten Radien gestellte Tentakel liessen sich als Anlagen von Randpapillen erkennen.

**Charybdaeidae.** W. HAACKE (No. 106) hat die Beschreibung einiger dem erwachsenen Thiere schon ziemlich ähnlicher Jugendformen der australischen *Charybdaea Rastonii* geliefert, und diese Angaben sind bisher die einzigen über die Entwicklungsgeschichte dieser Gattung. Gegenüber der Würffelform des erwachsenen Thieres wiesen die jungen Quallen eine Annäherung an die Pyramidenform auf, auch zeigte sich der Schirmscheitel stärker gewölbt, als beim ausgewachsenen Thiere. Das jüngste zur Beobachtung gekommene Stadium zeigte einen etwas excentrisch gelegenen vom Centralmagen gegen die Schirmkuppel aufsteigenden, daselbst blind endigenden Canal. HAACKE betrachtet denselben als Rest einer Communication der Meduse mit einer Scyphistomama und hält daher das Vorhandensein eines Generationswechsels bei den Charybdaeiden für wahrscheinlich.

Aus dem Ei der meisten Discophoren (Schirmquallen) entwickelt sich zunächst ein festsitzendes polypenähnliches Wesen, das mit dem einen Pole festgewachsen ist und am entgegengesetzten Pole die Mundöffnung aufweist, während in einigem Abstand von derselben ein Kranz von Tentakeln zur Entwicklung kommt (Fig. 51, 3, 4). Die Lucernariden repräsentiren im Wesentlichen eine geschlechtsreif werdende, höher entwickelte Form dieses Scypho-Polypen. Bei sämtlichen übrigen

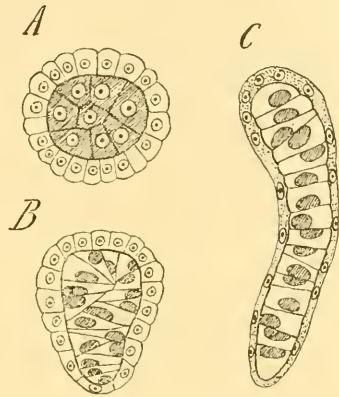
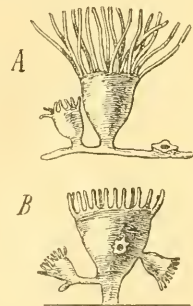


Fig. 49. Drei Entwicklungsstadien von *Lucernaria* (nach R. S. BERGH).

Fig. 50. Ungeschlechtliche Fortpflanzung des Scyphistoma (nach M. SAKS):

A durch Stolonenbildung.

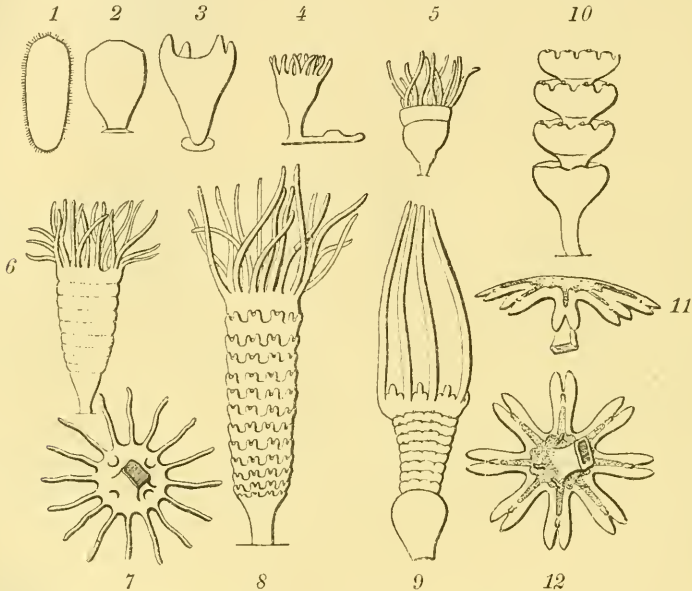
B durch seitliche Knospung.



Scypho-Medusen erscheint die polypoide Form (*Scyphistoma*) nicht befähigt, Geschlechtsproducte zu erzeugen, sondern weist nur ungeschlechtliche Fortpflanzung auf, welche in zwei Modificationen sich vorfindet: 1) als Knospung (seitliche Knospung und Bildung von Wurzeläusläufern oder Stolonen) (Fig. 50), wobei stets wieder ein Scyphopolyp erzeugt wird, der sich entweder vom Mutterthier löst und selbstständig festsetzt oder mit dem Mutterthier vereinigt bleiben kann, wodurch es zeitweilig zur Bildung kleiner Colonieen (Scypho-Polypenstöckchen) kommt; 2) als die auf eine Quertheilung mit nachfolgender Reproduction zurückzuführende Strobilation. Durch quere Einschnü-

rungen zerfällt der Scyphopolyp (Fig. 51, 6) in übereinandergelagerte scheibenförmige Abschnitte (Strobilastadium, Fig. 51, 5—10), deren jeder durch Production von Randlappen und entsprechende innere Umbildungen sich in eine junge Meduse verwandelt, welche zunächst die charakteristische Form des Ephyra-Stadiums Fig. 51, 11, 12, aufweist und erst durch eine in den meisten Fällen ziemlich complicirte Metamorphose in die definitive Form der geschlechtsreifen Meduse umgewandelt wird.

Bei den meisten bisher untersuchten Discomedusen vollzieht sich die Entwicklung unter der geschilderten Form des Generationswechsels.



**Fig. 51.** Entwicklungscyclus von *Aurelia aurita* (aus HATSCHKE'S Lehrbuch). 1 Planula, 2 festgesetzte Larve, 3 junges Scyphistoma mit 4 Tentakelknospen, 4 Scyphistoma mit Stolonbildung, 5 durch eine Ringfurche ist der Beginn der Strobilation angedeutet, 6, 8, 9, 10 verschiedene Strobilae polydiscae, 7 Scyphistoma von oben, 11 Ephyra von der Seite, 12 Ephyra von unten.

Nur bei den Lucernariden entfällt ein solcher, da dieselben ein geschlechtsreifes Scyphopolypen-Stadium repräsentiren, aus dessen Eiern wieder gleichgestaltige Individuen hervorgehen. Andererseits sind unter den freischwimmenden acraspeden Medusen auch Fälle directer Entwicklung bekannt geworden (*Pelagia*) in der Art, dass aus den Eiern der Meduse eine Larve sich entwickelt, welche sich direct in das Ephyra-Stadium umwandelt. Es wird diess als ein Fall coenogenetisch abgekürzter Entwicklung angesehen, indem die Ausbildung einer auf ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Ammenform (*Scyphistoma*) unterdrückt worden ist.

**Entwicklung der Scyphistoma.** Die genaueste Kenntniss besitzen wir über die Entwicklung der Ohrenqualle (*Aurelia aurita* und *flavidula*), welche durch zahlreiche Untersuchungen [M. SARS (No. 112), v. SIEBOLD (No. 114), L. AGASSIZ (No. 2), CLAUSS (No. 102 u. No. 3), HAECKEL (No. 107), und GOETTE (No. 105)] bekannt geworden ist. Wir schliessen uns im Folgenden hauptsächlich der Schilderung

GOETTE's an, durch dessen Untersuchungen eine Reihe neuer Gesichtspunkte gewonnen wurde.

Die Eier von *Aurelia aurita* gelangen aus dem Ovarium in den Gastralraum des Mutterthieres und von hier durch den Mund zwischen die zusammengefalteten Mundarme, wo sie umhüllt von einem schleimigen Secret des Entoderms die Embryonalentwicklung bis zum schwärmenden Planulastadium durchlaufen. Sie sind von einer zarten Dotterhaut umhüllt, welche schon in den späteren Furchungsstadien verloren geht.

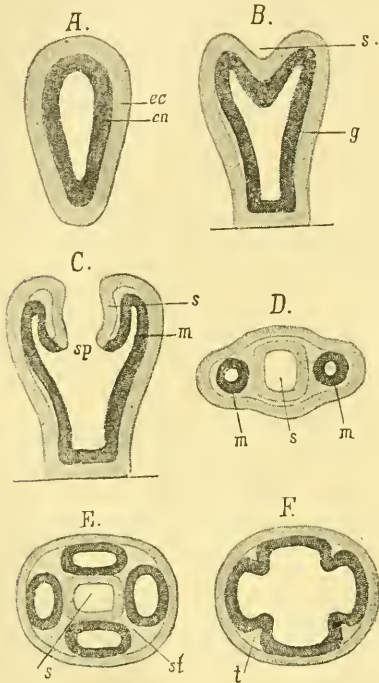
Durch eine totale und äquale Furchung (CLAUS) zerfällt das Ei in eine Anzahl gleich grosser Blastomeren, welche sich um eine verhältnissmässig kleine Furchungshöhle in einfacher Schicht anordnen (Coeloblastula). Während nun nach CLAUS (in Uebereinstimmung mit den Angaben KOWALEVSKY's) das Gastrulastadium durch einen Einstülpungsprocess erreicht wird, bei welchem das Urdarmlumen nur als linearer Spalt der zapfenförmigen Einwucherung zu erkennen ist, wurde von GOETTE eine andere, als polare Einwucherung zu bezeichnende Art der Sonderung des unteren Keimblattes behauptet. Nach GOETTE sind die Zellen der Blastula nicht im ganzen Umkreis gleich gebildet, sondern in der einen Hemisphäre etwas kürzer und dicker. Von dort aus vollzieht sich eine Einwanderung einzelner Zellen in das Blastocoel, bis sich schliesslich die Keimböhle mit einer soliden Zellmasse (Entoderm) vollständig erfüllt. In dieser entsteht die Urdarmhöhle in Form einer Spalte, welche bald entsprechend der Region, von welcher die Einwanderung der Entodermzellen sich vollzog, nach aussen durchbricht, wodurch der Urmund (Prostoma) gebildet erscheint.

Schon während dieser Prozesse streckt sich der anfangs kugelige Embryo, so dass die Längsaxe durch den Urmund und den gegenüberliegenden Scheitelpol fällt. Sehr bald aber schliesst sich der Urmund wieder vollständig. Gleichzeitig wird das demselben entsprechende Ende der Larve verschmälert, so dass die Gestalt der Larve eine birnförmige wird. Nun erfolgt das Ausschwärmen des bewimperten Embryos (Planula Fig. 52 A), das dickere Scheitelende ist beim Schwimmen nach vorne gerichtet, während der schmalere Pol, an dem der Verschluss des Urmundes sich vollzogen hat, nach hinten zu liegen kommt. Sehr bald treten an der Schwärmelarve Nesselkapseln auf, welche am hinteren Pole in grösserer Menge entstehen, während sie am vorderen fast fehlen.

Noch während des Schwärmstadiums entwickelt sich am vorderen Pole (Scheitelpole) der Planula eine flache Einsenkung, und entsprechend dieser Stelle gewinnt das Epithel eine drüsige Beschaffenheit. Nun setzt sich die Larve mit dem Scheitelpole an eine Unterlage fest, und dadurch wird das frühere Vorderende zum Fusse des Scyphopolyphen; dasselbe zieht sich auch bald ein wenig zusammen, während das Prostomialende sich erweitert, so dass auf diese Weise der Körper die für den Polypen charakteristische Becherform gewinnt (Fig. 52 B). Während der Festsetzung wird vom Fusse eine bald zu einer Platte mit aufgebogenem Rande erhärtende Kittsubstanz abgesondert (Fig. 54, 55 K). Sehr frühzeitig beginnt die Ausscheidung einer Gallerte zwischen die beiden Zellschichten der Larve (Fig. 52 B, g).

Die nächste Veränderung ist die Bildung des definitiven Mundes, welcher durch einen Einstülpungsprocess entsteht. Es stülpt sich die Ectodermschicht des prostomialen Poles zu einer allmählich sich vertiefenden Ectodermtasche ein (Fig. 52 B, s), in deren Grunde sehr bald

ein Durchbruch gegen die Magenöhle entsteht. Auf diese Weise ist ein vom Ectoderm ausgekleideter Schlund entstanden (Fig. 52 *C*); seine äussere Einstülpungsöffnung wird als Mund, die innere Communication mit der Gastralöhle als Schlundpforte (Fig. 52 *C, sp*) bezeichnet. Durch diesen Einstülpungsprocess ist der Entodermisack nach unten gedrängt worden; aber nicht in seiner ganzen Ausdehnung. Da die Larve seitlich comprimirt ist, so bleiben entsprechend der längeren Nebenaxe zwei handschuhförmige, nach oben vorragende Entodermschläuche erhalten. Diess sind die zwei ersten Magentaschen (Fig. 52 *C u. D, m.*)



**Fig. 52.** Schematische Schnitte durch verschiedene aufeinanderfolgende Stadien von Aurelia (nach GOETTE).

*A* Planula, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *B* angeheftete Larve mit beginnender Schlundeinstülpung *s*, *g* Gallerte, *C* vollzogener Durchbruch der Schlundeinstülpung, *sp* Schlundpforte, *m* Magentaschen, *D* Querschnitt durch das in *C* dargestellte Stadium auf der Höhe des Schlundes, *E* Querschnitt durch ein älteres Stadium auf der Höhe des Schlundes, *F* Querschnitt durch dasselbe Stadium in einem dem Stiel genäherten Theile, *m* Magentaschen, *s* Schlund, *st* Septen, *t* Taeniolen.

Sehr bald wächst aber in der senkrecht dazu gestellten Ebene ein zweites Paar von Magentaschen als Divertikel des Centralmagens nach oben aus (Fig. 52 *E*), so dass jetzt der 4strahlig radiäre Typus erreicht ist. Wir haben nun einen vom Ectoderm eingestülpten Schlund, in dessen Umkreis entsprechend den 4 Radien vier mit der Gastralöhle in Zusammenhang stehende Magentaschen gelegen sind. An jenen Stellen, wo zwei benachbarte Magentaschen sich berühren, wird durch die sich berührenden Seitenwände derselben eine Scheidewand oder Septum (Fig. 52 *E, st*) erzeugt. Diese 4 Septen liegen in den Interadien, während die vier primären Magentaschen in den vier Hauptradien (Perradien) gelegen sind. Die zwischen diese Radien fallenden Bildungen bezeichnet man als adradiale.

Die unteren freien Ränder der 4 Septen setzen sich nun bald auf die Wand des Centralmagens fort in Form von vier Längsfalten, welche sich schliesslich nach der ganzen Länge des Scyphopolypen bis in dessen Fuss erstrecken. Diese Falten werden als Längsfalten oder Taeni-



olen (Fig. 52 *F, t*), die von ihnen begrenzten Buchten des Centralmagens als Magenrinnen bezeichnet.

Die weitere Umbildung der Larve betrifft deren Form welche sich immer mehr der Becherform nähert (Fig. 53). Den unteren verengerten Theil bezeichnen wir nun als Stiel (Fig. 55 *st*), die in demselben verlaufende Fortsetzung des Centralmagens als Stielcanal. Die obere Körperparthie flacht sich ab und bildet so die Mundscheibe oder das Peristom; in deren Mitte erhebt sich kegelförmig der Rüssel (Proboscis Fig. 53 *pb*) mit der central gelegenen viereckigen Mundöffnung. Die 4 Mundecken sind perradial gestellt (Fig. 54 *C, 55*).

Nun entstehen die vier ersten Tentakel über den vier Magentaschen, und zwar entsprechend der ungleichzeitigen Entstehung derselben zunächst über dem ersten und dann über dem zweiten Taschenpaar. Es wächst vom Scheitel der Magentasche ein cylindrischer Entodermstrang

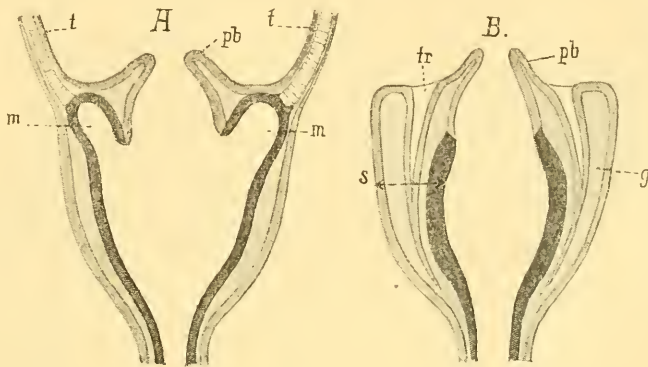


Fig. 53. Schematische Längsschnitte durch ein Scyphistoma (im Anschluss an GOETTE).

A Perradialer Längsschnitt.

B Interradialer Längsschnitt. *pb* Rüssel, *t* Tentakel, *tr* Septaltrichter, *m* Magentaschen, *g* Gallerte, *s* Septum. Das Entoderm ist als dunkle Schicht kenntlich.

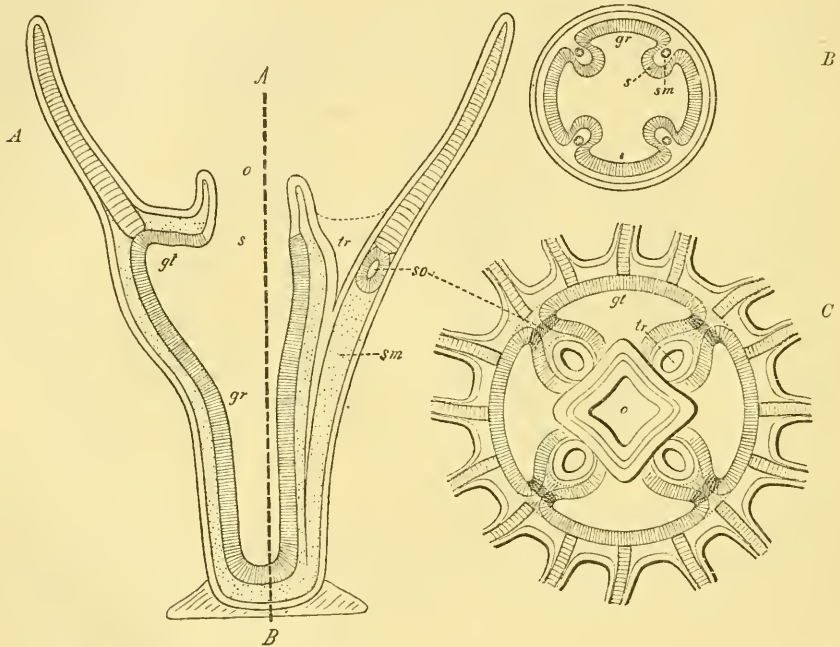
schräg nach oben und aussen und drängt das Ectoderm des äusseren Peristomrandes vor sich her. Die Entodermzellen in den Tentakelknospen ordnen sich bald in eine einzige Zellreihe an (Fig. 53 *t*).

Eine weitere wichtige Organanlage stellen die nun sich anlegenden Septaltrichter dar. Von dem Ectoderm des Peristoms entstehen in den Interradien vier in die Septen sich einsenkende trichterförmige Einstülpungen, welche nach unten in einen soliden Zellstrang auslaufen, der sich längs der Taeniolen und über dieselben hinaus bis in den Stiel fortsetzt (Fig. 53 *B*, Fig. 54 *A u. C, tr.*) In diesem soliden Antheil erscheinen die Zellen untereinander verschmolzen, und dort kommt es an der Oberfläche derselben zur Ausscheidung von längsverlaufenden Muskelfibrillen, so dass auf diese Weise die vier in den Taeniolen verlaufenden Längsmuskel entstehen (Fig. 54 *A, B, sm.*)

Das auf diese Weise entstandene jugendliche Scyphistoma charakterisirt sich folglich als ein becherförmiger Polyp mit 4 Längsfalten (Taeniolen) des Entodermsaekes, welche nach oben in 4 Septen auslaufen, die sich zwischen Körperwand und dem eingestülpten ectodermalen Schlundrohr ausspannen. Der Magen gliedert sich demnach in einen

Centralmagen und in 4 zwischen den Septen gelegene Magentaschen (Kranzdarm), welche in die Magenrinnen direct übergehen. Am Rande des Peristoms sitzen 4 perradiale Tentakel, während vier interradiale Septaltrichter vom Peristom aus in die Septen und Taeniolen sich erstrecken (Fig. 53).

Die Umwandlung in ältere Scyphistomen (Fig. 54, 55) vollzieht sich unter stetiger Vermehrung der Tentakel und gleichzeitigen Veränderungen, durch welche die ursprünglichen Charactere mehr verwischt werden und ein allmählicher Uebergang zum Bauplan der Ephyra gegeben erscheint.



**Fig. 54.** Schematische Darstellung des Baues eines älteren Scyphistoma (im Anschluss an GOETTE aus HATSCHER's Lehrbuch).

*A* Längsschnitt, links perradial, rechts interradial. *AB* Hauptaxe, *o* Mund, *s* Schlundpforte, *gt* Magentasche, *gr* Gastralrinne, *so* Septalostium, *tr* Septaltrichter, *sm* Septalmuskel (die punktirte Linie reicht nicht bis ganz heran).

*B* Querschnitt durch den unteren Theil des Körpers, *gr* Gastralrinne, *s* Septum, *sm* Septalmuskel.

*C* Ansicht von der Oralseite (Bezeichnung wie in *A*).

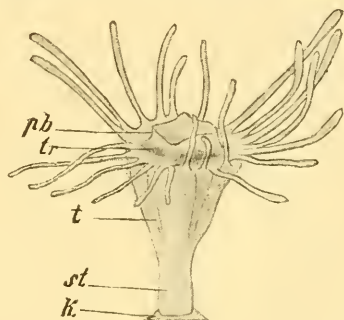
Die Knospung der Tentakel unterliegt vielfachen Unregelmässigkeiten. Man glaubte bisher, dass normaler Weise auf die ersten vier radial gestellten Tentakel die Bildung von vier interradialen, also über den Septen stehenden erfolge, hierauf, nachdem diese sämmtlichen 8 Tentakel gleiche Länge erlangt hätten, die Bildung von 8 weiteren zwischen diesen befindlichen, also adradialen etc. Nach GOETTE hingegen sollen die auf die vier primären zunächst folgenden 4 Tentakel nicht über den Septen entstehen, sondern aus den den Septen anliegenden Ecken der Magentaschen des zweiten Paares hervorsprossen und erst allmählich über das Septum rücken, wobei dann ihr axialer Entodermstrang auch eine Verbindung mit den Magentaschen

des ersten Paares gewinnt. Da die Magentaschen des ersten Paares nun auch bald mit der Bildung von 4 neuen Tentakeln nachfolgen, so ist erst in diesem 12armigen Stadium die Aequivalenz der vier primären Magentaschen hergestellt, daher GOETTE für die Knospung der Tentakel die Zahlenreihe 4, 12, 20, 28 . . . für die ursprüngliche hält, während die thatsächlich zur Beobachtung kommende Reihe 4, 8, 16, 24, 32 . . . einem caenogenetisch abgeänderten Verhalten entspreche. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die Bildung jedes neuen Tentakels unter Ausbuchtung der entsprechenden Stelle der Magentaschen erfolgt, so dass eigentlich für jeden Tentakel eine kleine secundäre Magentasche gebildet wird.

Die weitere Umbildung des auswachsenden Scyphistoma besteht in einer Erweiterung des Centralmagens, wobei das Schlundrohr allmählich in die Proboscis rückt (Fig. 54 A) und die Magentaschen mehr verstreichen. Gleichzeitig bewirken die vier gegen das Peristom weit geöffneten Trichtermündungen eine den ganzen, Umkreis umfassende rinnen-

Fig. 55. Scyphistoma von Aurelia aurita.

*pb* Rüssel, *tr* Eingang in die Septaltrichter, *t* Taeniolen, *st* Stiel, *k* Klebmasse.



förmige Einziehung des ursprünglich mehr planen Peristoms. Dadurch gewinnt dasselbe eine Annäherung an die Glockenform der Subumbrella der Meduse; die höher gewordene Proboscis entspricht dem Mundrohr, während die durch Septen getrennten Magentaschen den Kranzdarm der Meduse repräsentiren. Es hat sich das Scyphistoma durch allmähliche Umbildungen in den wesentlichsten Grundzügen dem Bau der Meduse genähert. (Vgl. Fig. 54 A und Fig. 57.)

Bei den meisten übrigen Scheibenquallen scheint die Entwicklung des Scyphistoma in ganz übereinstimmender Weise zu verlaufen. So vor Allem bei *Cotylorhiza borbonica* (KOWALEVSKY, GOETTE) und *Cyanea capillata* (SARS, VAN BENEDEN, AGASSIZ), wo die Eier ebenfalls an den Mundarmen befestigt und in einer schleimigen Gallerte eingehüllt die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen. Bei *Chrysaora* dagegen, welche Form auch durch ihren Hermaphroditismus auffällt, weist die erste Entwicklung bemerkenswerthe Abweichungen auf (CLAUS No. 102 u. 3). Hier vollzieht sich die Befruchtung und die ganze Embryonalentwicklung innerhalb des Ovariums, so dass die Larven erst im Planulastadium geboren werden. Die sehr kleinen, membranlosen Eier sind im Ovarium von einem gestielten Follikel umhüllt, welcher seine Entstehung den Zellen des Keimepithels verdankt. Die Befruchtung und Furchung ist in ein frühes Stadium der Eientwicklung verlegt, so dass demzufolge mit der Embryonalentwicklung gleichlaufend ein beträchtliches Anwachsen des Embryos unter ständiger Zufuhr von Nährmaterial seitens der Mutter sich geltend macht. Diese Nahrungs-

zufuhr wird von den Follikelzellen besorgt. Durch diese Verhältnisse erinnert die Ei- und Embryonalentwicklung von *Chrysaora* an die der viviparen Aphiden und der Polyphemiden unter den Cladoceren. Im Uebrigen sind die Erscheinungen der Embryonalentwicklung im Wesentlichen die gleichen, wie wir sie für *Aurelia* geschildert haben. Durch eine totale und äquale Furchung kommt ein *Coeloblastula*-Stadium zu Stande, aus welchem sich durch Einstülpung eine Invaginationsgastrula entwickelt, deren Prostoma noch eine Zeit lang geöffnet bleibt, sich aber endlich vollkommen schliesst. Nach Beobachtungen von BUSCH scheint es, als wenn in diesem Stadium eine Fortpflanzung der Embryonen durch Längstheilung häufig einträte. Diess erinnert an das Vorkommen von Theilung bei den Blastulae von *Oceania armata* nach METSCHNIKOFF (pag. 26). Im Stadium der bewimperten Planula gelangen die Larven von *Chrysaora* aus dem Ovarium in den Magenraum der Mutter und von hier durch den Mund derselben nach aussen. Man kann an ihnen ein drüsig verändertes Ectoderm des vorderen Poles erkennen, mit welchem später die Festheftung sich vollzieht, während der hintere (orale) Pol durch das Auftreten von Nesselkapseln gekennzeichnet ist (CLAUS).

Die undurchsichtigen, weisslichen oder gelblichen Eier von *Nausithoë* werden einzeln abgelegt und sind durch eine mit Nesselkapseln versehene Gallerthülle ausgezeichnet (O. HERTWIG). Die Furchung ist hier eine totale und in den ersten Stadien inäqual, doch kommt es schliesslich zur Ausbildung einer ziemlich gleichwandigen *Coeloblastula*, indem sich die Grössenunterschiede der einzelnen Blastomeren immer mehr ausgleichen. Die Blastula verwandelt sich in eine ovale, bewimperte Schwärmlarve, deren Zellen am hinteren Pole verdickt sind. Von dort aus vollzieht sich die Gastrula-Einstülpung, nach deren Vollendung der Blastoporus vollkommen verschlossen wird. METSCHNIKOFF (No. 12), dem wir die Kenntniss dieser Vorgänge verdanken, konnte die Festsetzung der Planula unter Ausbildung einer scheibenförmigen Basalverbreiterung und die Umwandlung in einen kleinen mit 4 Tentakeln versehenen, an der Oberfläche mit feiner Peridermschicht bekleideten Scyphopolypen beobachten, so dass auch für diese Form die Metagenese bewiesen ist. METSCHNIKOFF glaubte als zu *Nausithoë* gehörige Scyphistomaform die in Spongien schmarotzende *Spongicola fistularis* F. E. SCHULZE (*Stephanocyphus mirabilis* ALLMAN) in Anspruch nehmen zu dürfen, an welcher KOWALEVSKY eine Art Strobilation beobachtet zu haben scheint.

**Strobilation.** Die einfachste Form der Production junger Medusen stellt die auch bei *Aurelia* gelegentlich beobachtete monodiske Strobila (Fig. 59 A) dar. In diesem Falle löst sich bloss eine junge Meduse (Ephyra) von dem Scyphistoma ab. Während der adoralen, tentakeltragende Abschnitt des Scyphopolypen durch allmähliche Umwandlung in die Form der Ephyra übergeführt wird, trennt sich derselbe durch eine ringförmige querverlaufende Furche von dem basalen Antheil des Körpers ab, um sich schliesslich vollständig loszulösen. Der basale Rest kann dann durch Regeneration des oralen Abschnitts wieder zu einem vollständigen Scyphopolypen auswachsen, um in späterer Zeit den Process der Strobilation aufs Neue durchzumachen etc.

In den meisten Fällen jedoch treten vor Ablösung der ersten Ephyra an dem basalen Theil neue Querfurchen auf, so dass an dem langgestreckten Becher des Scyphopolypen ein ganzer Satz von Ephyren (10—30) annähernd gleichzeitig zur Entwicklung kommt, von denen aber jede gegen die Polypenbasis genäherte jünger ist, als die vorhergehende (polydiske Strobila (Fig. 56, 51, 6—10). Auch in diesem Falle producirt der basale Abschnitt schliesslich wieder den Tentakelkranz und Oral-

theil eines Scyphopolypen, um nach Beendigung der Ephyrenproduction als Scyphistoma weiterzubestehen. Die polydiske Strobila lässt sich von der monodisken ableiten. Es folgen bei jener immer neue Quertheilungen so rasch aufeinander, dass gleichzeitig eine ganze Anzahl von Ephyren in der Entwicklung begriffen ist.

Der orale, zur Ephyra sich umbildende Abschnitt eines Scyphopolypen muss einige Umwandlungen durchmachen, welche zum Theil schon eintreten, bevor durch die Ringfurche die erste Andeutung einer Abschnürung gegeben ist. Die wichtigste innere Umbildung wird eingeleitet durch einen Schwund der Septen und eine dadurch bedingte periphere Communication zwischen den vier Magentaschen. Da die Entodermsäulen der 4 Septaltentakel mit den Wänden beider an das Septum grenzenden Magentaschen in Zusammenhang stehen (pag. 70), so ist hier ein Connex zwischen den benachbarten Magentaschen gegeben. An dieser Stelle entsteht nun eine kleine Durchbruchöffnung im Septum (Fig. 54, so), welche sich aber bald so sehr erweitert, dass nur der wulstige Innenrand des Septums, in welchem der Septaltrichter verläuft, erhalten bleibt (Fig. 57, so). Durch die Bildung dieser Septalostien fließen die vier Magentaschen zu einem gemeinsamen, peripheren Magentaschenraum (Kranzdarm) zusammen. Die vier Septaltrichter durchziehen nun, von einem entodermalen Ueberzug (Rest des Septums) überkleidet, den Gastralraum in Form von vier Säulen (Columellae), welche sich erst im Grunde des Centralmagens an dessen Wand festheften.

Eine weitere Veränderung ist gegeben durch den Schwund und Verlust der Scyphistoma-Tentakel und das Auswachsen des Peristomrandes zu einer aus 8 (4 per-radialen und 4 interradialen) Randleppen bestehenden Zinkenkrone (Fig. 56). Da die Randleppen nicht nur von der äusseren Körperwand gebildet werden, sondern im Inneren ein entsprechendes Divertikel des Entodermsackes enthalten, so gewinnt auf diese Weise der Magentaschenraum 8 Blindsäcke: die Lappentaschen (Fig. 58 l). Die Randleppen oder Stamm-lappen bringen bald an ihrem Ende 3 Fortsätze zur Ausbildung, von denen der mittlere zum Sinneskolben (sk) wird und von der subumbralen Fläche des Lappens in einiger Entfernung vom Rande hervorknospt, während die beiden seitlichen Fortsätze vom Rande hervorsprossen und zu den Flügellappen auswachsen. In ihrem Inneren finden sich Flügeltaschen (Fig. 58 f) als Fortsetzungen der Lappentaschen; auch im Sinneskolben befindet sich eine Fortsetzung der gastraln Entodermis, welche dazu bestimmt ist, die Otolithen-Krystalle zu produciren.

Der Kranzdarm (Magentaschenraum) war bisher einfach und ungetheilt und lief an seiner Peripherie in die 8 Lappentaschen aus. Da die Scheibe der sich bildenden Ephyra stets flach ist, so sind auch die obere und untere (exumbrale und subumbrale) Wand des Magentaschenraumes einander sehr genähert, und diese beiden Wände verwachsen nun vom Rande her an 16 Stellen des Umkreises und bilden so 16 radiäre Verlöthungen oder Verwachsungsstreifen, welche subradial (d. h. zwischen den Per-, Inter- und Adradien) gelegen sind. Dadurch wird der periphere Theil des Kranzdarms in 16 Marginaltaschen (Radial-Kranztaschen,



Fig. 56. Strobila polydisca von Aurelia aurita. An der obersten Ephyra die in Rückbildung begriffenen Scyphistoma-Tentakel.

Fig. 58 *m*) zerlegt, welche durch die Verlöthungsstreifen (Cathammen) von einander getrennt sind. Acht von diesen Marginaltaschen sind in den Per- und Interradien gelagert und setzen sich in die Lappentaschen fort, während 8 weitere adradial und zwischen den ersteren eingeschoben sind. In späteren Stadien werden die Marginaltaschen schmaler und rücken auseinander; dadurch werden die 16 Verlöthungsstellen zu einer zweischichtigen Platte gedehnt, welche sämtliche Marginaltaschen untereinander verbindet, die Medusoidplatte oder Gefäßplatte. —

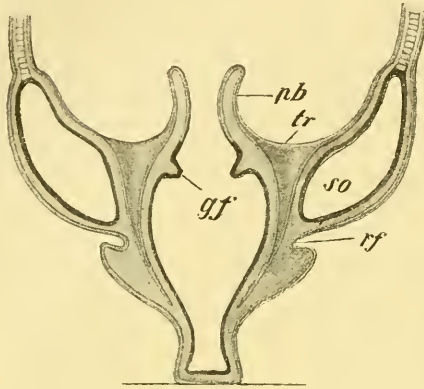


Fig. 57. Interradiärer Längsschnitt durch eine Ephyra monodisca. Mit noch erhaltenen Scyphistoma-Tentakeln. (Schema im Anschluss an GOETTE).

*pb* Rüssel, *tr* Septaltrichter, *gf* Gastralfilamente, *so* Septalostien, *rf* einschnürende Ringfurche.

Nun erfolgt die Loslösung der Ephyra, welche von jetzt ab durch rhythmische Contractionen ihres scheibenförmigen Körpers sich frei umherbewegt, wobei der frühere Festheftungs-

punkt nach oben, das Mundrohr nach unten gerichtet ist (Fig. 51, 11). Die Columellae, welche häufig den letzten Zusammenhang mit der Ammenform vermitteln, werden nun rückgebildet. Es ist wahrscheinlich, dass in den vier an der Subumbrellar-Seite unter den Gonaden der Meduse gelegenen Subgenitalhöhlen (pag. 78) der letzte ungewandelte Rest der Septaltrichter zu erkennen ist. Mit der Rückbildung der Columellae ist die Grenze zwischen Centralmagen und Kranzdarm völlig geschwunden, und nur durch 4 an der Basis der Columellae hervorgesprossene tentakelförmige Gastralfilamente (Fig. 57, 58 *gf*) ist die Grenze gekennzeichnet, an der das Ectoderm des Schlunds in den Entodermüberzug des Kranzdarms übergeht.

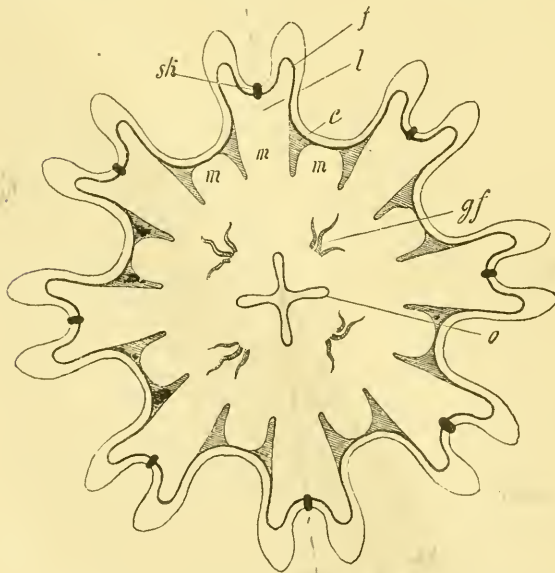
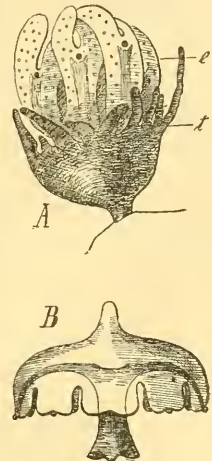


Fig. 58. Schematische Abbildung einer Ephyra. *o* kreuzförmige Mundöffnung, *gf* Gastralfilamente, *l* Lappentaschen, *f* Flügelaschen, *m* Marginaltaschen, *c* Cathammen oder Verlöthungsstellen des Kranzdarms, *sk* Sinneskolben.

Die Ephyra (Fig. 51, 11 u. 12 u. Fig. 58) besitzt demnach einen flach-scheibenförmigen Körper, an dessen unterer Seite das Mundrohr herabhängt. Der Rand geht in gegabelte Randleppen aus, welche zwischen ihren Flügellappen je einen Sinneskolben tragen. Vier von diesen sind perradial und entsprechen den Radien des Mundkreuzes, während die vier interradianen in die Radien der Gastralfilamente fallen. Der weite, flache Gastralraum geht in 16 periphere Marginaltaschen über, welche durch die Gefäßplatte zusammenhängen. Die 8 perradialen und interradianen dieser Taschen setzen sich direct in die Lappentaschen und Flügeltaschen fort. Das Ectoderm an der Mundseite der Scheibe (Subumbrella) bildet einen breiten, bandförmigen Ringmuskel, während paarige Längsmuskelszüge sich längs der Randleppen bis in die Flügellappen erstrecken.

**Hypogenetische Entwicklung der Larven von Pelagia.** Schon SCHNEIDER (No. 113) und HAECKEL (No. 107) haben beobachtet, dass die Scyphopolypen von *Aurelia aurita*, wenn sie in ungünstigen Verhältnissen sich befinden (beispielsweise in Aquarien) wenig Neigung zeigen, mehrscheibige Strobilae zu bilden, sondern häufig nur einscheibige Strobilae zur Ausbildung bringen (Fig. 59 A). Ja HAECKEL hat in einzelnen Fällen beobachtet, dass die Quertheilung des zur Ephyra sich umwandelnden Scyphopolypen völlig unterbleibt, so dass der gesammte Körper der Larve in das ausgebildete Thier übergeht. Diess ist HAECKEL's sog. *Ephyra pedunculata* (Fig. 59 B), welche sowohl in festsitzendem, als auch in freischwimmendem Zustande beobachtet wurde. Hier kommt demnach der Generationswechsel in Wegfall und ist eine einfache Metamorphose (Hypogenese) an seine Stelle getreten.

Das letztere Verhalten ist bei *Pelagia noctiluca*, deren Entwicklung durch KROHN (No. 109), KOWALEVSKY und METSCHNIKOFF (No. 12) bekannt geworden ist, das ausschliessliche und normale. Hier bildet sich zunächst eine Blastula mit weiter Furchungshöhle, welche bald sich an der Oberfläche mit Geisseln bedeckt. Gleichzeitig kommt es zur Ausbildung einer Einstülpung vom hinteren Pole aus, welche zur Entwicklung einer Gastralhöhle führt, die den Raum der ursprünglichen Furchungshöhle durchaus nicht vollständig erfüllt (Fig. 60 A). Der Blastoporus schliesst sich hier nicht, sondern geht direct in den Mund der Larve über. Sehr bald macht sich am hinteren Ende der frei umherschwimmenden Larve eine flache Einsenkung bemerkbar, in deren Mitte die den Mund umgebende Parthie kegelförmig vorragt (Fig. 60 B). Diese Hervorragung wird zum Mundkegel der Ephyra (Fig. 60 C, m) und die ringförmige ihn umgebende Einsenkung zur Schirmhöhle, während an dem peripherischen Rand bald eine Theilung in acht Randleppen, in welche die Gastralhöhle sich in Form von Lappentaschen fortsetzt, zu erkennen ist (Fig. 60 C). Nachdem so in der Umgebung des oralen Poles die Gestaltung der Ephyra zum Ausdruck gekommen ist, verkürzt sich die Larve in der Richtung der Hauptaxe und nimmt



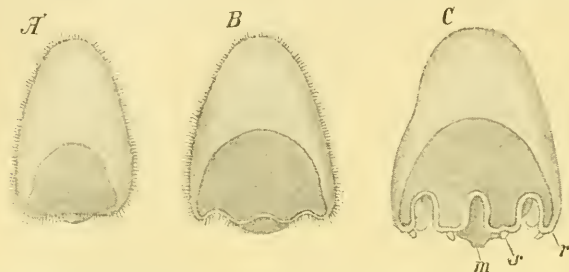
**Fig. 59.** A Strobila monodisca von *Cyanea capillata* (nach P. J. van BENEDEK).

e Ephyralappen, t neugebildeter Kranz von Scyphistomatentaken am basalen Theilstück.

B Ephyra pedunculata von *Aurelia aurita* (nach HAECKEL).

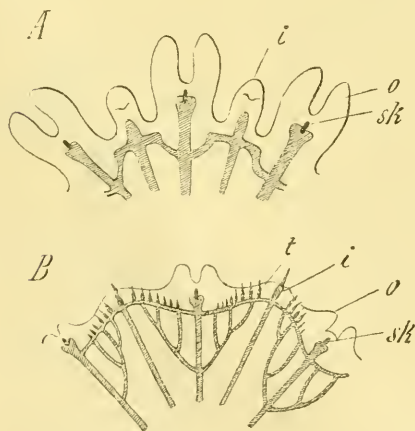
allmählich die flache Scheibenform der Ephyra an. Hierbei verliert sie die Geißel-Bedeckung und bewegt sich von nun an nach Medusenart durch regelmässige Contractionen des Scheibenrandes. Bei *Pelagia* geht demnach die aus dem Ei kommende Larve direct in die Ephyra über, doch ist von GOETTE darauf hingewiesen worden, dass wir die ersten Stadien dieser Metamorphose ihrem Bau nach als freischwimmende *Seyphistoma*-Stadien aufzufassen haben.

**Metamorphose der Ephyra.** Die Umwandlung der Ephyra vollzieht sich unter beständiger Grössenzunahme des Körpers. Die Sinneskolben



**Fig. 60.** Drei Entwicklungsstadien der freischwimmenden Larve von *Pelagia noctiluca* (nach KROHN).  
*r* Randlappen, *s* Sinneskolben, *m* Mundöffnung.

der Ephyra werden zu den 8 Randkörpern der Meduse. Da die an dieselben grenzenden Flügellappen, aus denen die Augen-(Ocellar-)lappen hervorgehen, nicht in gleicher Weise am Wachsthum des Körpers sich betheiligen, so müssen den adradialen Parthieen entsprechend neue Theile des Randes (adradiale oder intermediäre Randlappen) gebildet werden.



**Fig. 61.** Entwicklung des Scheibenrandes und des Canalsystems von *Aurelia aurita* (nach CLAUS).

*A* Quadrant einer Ephyrascheibe von 3 mm Breite.

*B* Quadrant einer jungen *Aurelia* von 9 mm Scheibendurchmesser.

*i* intermediäre (adradiale) Randlappen, *o* Ocellarlappen, *sk* Sinneskörper, *t* Tentakel (etwas auf die exumbrale Fläche gerückt).

Die einfachsten auf die Ephyra direct zu beziehenden Verhältnisse finden wir bei den Ephyropsiden (*Nausithoë*), bei denen die 16 Flügellappen der Ephyra in verhältnissmässig mächtiger Entwicklung erhalten bleiben, während 8 adradiale (intermediäre) Tentakel mit diesen alterniren. Die taschenförmigen durch schmale Verwachsungstreifen (CLAUS) getrennten Marginaltaschen, der Mangel von armförmigen Verlängerungen der Mundecken sind ebensovieler direct von der Ephyra abzuleitende Charactere. Auch in der Familie der Pelagiden und Cyaneiden erhält sich der ursprüngliche Character des Gastrovascularsystems, indem die 16 Marginal- (Radialtaschen) als breite, nur durch schmale Verwachsungstreifen getrennte, durch keinen Ringsinus communicirende



Räume erhalten bleiben. Complicirtere Verhältnisse finden sich bei den Aureliiden, deren Metamorphose aus der Ephyra durch CLAUS (No. 102 u. 3) für Aurelia und Discomedusa (Umbrosa) genau beschrieben worden ist. Bei Aurelia erfolgt die Vergrößerung der Scheibe unter Bildung von 8 intermediären (adradialen) Randlappen, an deren exumbraler Fläche zahlreiche einreihig geordnete kurze Tentakel zur Entwicklung kommen (Fig. 61). Während so die Scheibe allmählich sich vergrößert, wachsen die 16 Marginaltaschen zu langgestreckten, schmalen Radiärgefässen aus, zwischen denen die Verwachsungsstreifen als umfangreiche Felder der Gefäßplatte sich ausdehnen. Durch stellenweises Auseinanderweichen der beiden Lamellen dieser Platte kommt es zur Bildung secundärer Canäle, durch welche anfangs eine zickzackförmige, später eine periphere ringförmige Communication zwischen den einzelnen Radiärgefässen (Ringsinus) nebst zahlreichen seitlichen Ver-

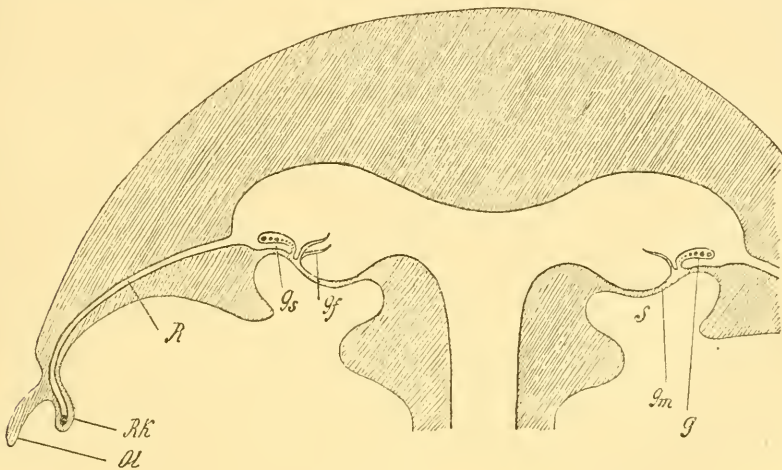


Fig. 62. Schema eines interradianen Längsschnittes durch eine Scyphomeduse (im Anschlusse an eine Abbildung von CLAUS).

*R* Radiärgefäss, *Rk* Randkörper, *Ol* Ocellarlappen, *Gs* Genitalsinus, *G* Genitalband, *Gf* Gastralfilamente, *Gm* Gastrogenitalmembran, *S* Subgenitalsinus.

ästlungen der Radiärgefässe gebildet werden (Fig. 61). Durch Auswachsen der vier Munddecken entstehen die vier mit Papillen besetzten Mundarme. An der durch CLAUS (No. 3 u. 103) bekannt gewordenen Metamorphose der Ephyren von Rhizostoma interessirt uns besonders die Umwandlung des Mundstieles. Die verbreiterten Enden der vier Mundarme wachsen zu paarigen Gabellappen aus, wodurch die Anlage der 8 Mundarme gegeben erscheint, während durch einen ähnlichen Wachstumsprocess an den Enden dieser die Anlagen der Dorsalcrispen des Unterarms entstehen. Die Anlagen der Schulterkrausen oder Scapuletten entstehen paarweise als papillenförmige Erhebungen in den 8 Radien und nehmen erst später eine adradiale Stellung ein (CLAUS). Nun verwachsen die ventralwärts umgeschlagenen Seitenränder der Arme mit einander, so dass aus den Armrinnen geschlossene Canäle hervorgehen, welche durch sog. Trichter, Wurzelmündchen, Oscula suctoria (ursprünglich Seitenfalten der Armränder) nach aussen münden. Als letzte Spur des durch Verwachsung geschlossenen Mundes finden wir die centrale Mundkreuz-Nath.

Ueber die Metamorphose einer Versuride (*Stylorhiza punctata*) ist durch v. LENDENFELD berichtet worden (No. 110).

Wir haben noch einige Organe zu besprechen, welche an jener Stelle zur Ausbildung kommen, die ursprünglich durch die vier sich rückbildenden Columellae bezeichnet war, d. h. in den Interradien. Es sind diess vor Allem die Gastralfilamente und das Genitalband. Von den Gastralfilamenten, welche ursprünglich als tentakelförmige Ausstülpungen an der Basis der Columellae sprossen (Fig. 57 *gf*), findet sich in den jüngsten Ephyren nur je eines in einem Interradius. Bald jedoch wird ihre Zahl vermehrt (Fig. 58 *gf*), und schliesslich stehen zahlreiche Filamente in einer meist bogenförmigen Linie, welche der Innenseite des sich nun entwickelnden und eine Falte der Gastralwand darstellenden Genitalbandes (Fig. 62 *G*) entspricht. Die Geschlechtsproducte entstehen aus Elementen der Wand dieser Falte und erlangen zwischen beiden Lamellen derselben ihre Reife (Fig. 62), um durch Dehiscenz der Wand in die Gastralhöhle und von hier durch den Mund nach aussen zu gelangen. Der unter dieser Falte gelegene, mit der Gastralhöhle communicirende Raum wird als Genitalsinus (Fig. 62 *Gs*) bezeichnet. Vielfach erleidet das meist hufeisenförmig gekrümmte Genitalband im Interradius eine Unterbrechung, so dass wir dann 8 paarweise den 4 Interradien zukommende, oft mehr oder weniger adradial gestellte Gonaden vorfinden, ein Verhalten, welches wahrscheinlich als das ursprüngliche betrachtet werden muss. Mit dem fortschreitenden Dickenwachsthum der Gallerte, welche hauptsächlich den 4 Munddecken entsprechend zu mächtigen Pfeilern auswächst, kommt es zur immer deutlicheren Ausbildung einer Einstülpung der äusseren Körperoberfläche in der interradialen Region, welche als Subgenitalhöhle (Fig. 62 *S*) bezeichnet wird und in ihren ersten Anfängen vielleicht auf die Höhle der Septaltrichter zu beziehen ist. Während demnach die Körperwand der Meduse durch Anwachsen der Gallerte ringsum verstärkt wird, bleibt sie an dieser Stelle als ganz dünne Gastrogenitalmembran (Fig. 62 *Gm*) erhalten, welche bei vielen Formen (z. B. *Pelagia*) eine Tendenz zeigt, sich nach aussen bruchsackartig vorzuwölben, so dass auf diese Weise ein in den Subgenitalsinus hineinhängendes Genitalsäckchen (Gastrogenital-Tasche) zur Entwicklung kommt.

Während man aus dem Baue des ausgebildeten Genitalbandes auf eine Entwicklung desselben durch einfache Faltenbildung der subumbralen Magenwand schliessen möchte, hat sich durch die Untersuchungen von v. LENDENFELD und HAMANN ergeben, dass die erste Anlage des Genitalbandes eine einfache Verdickung dieser Wand darstellt und dass erst später eine Abhebung dieser Verdickung in Form einer Falte stattfindet, indem von der distalen Seite her eine Einstülpung immer weiter vordringt, wodurch der Genitalsinus ausgebildet wird.

**Allgemeines.** Die Thatsache, dass an den Eiern der meisten Scyphomedusen sich zunächst ein Scyphistoma-Stadium entwickelt und dass dieses Stadium auch in der modificirten *Pelagia*-Entwicklung angedeutet erscheint (GOETTE), deutet darauf hin, dass wir uns die Stammform der Scyphozoen als einen festsitzenden, anthozoenähnlichen Polypen vorzustellen haben, welchem ursprünglich neben der Fähigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung auch die der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung und Theilung zukam. Bei der Vermehrung durch Quertheilung musste das basale Stielende des getheilten Polypen einen neuen oralen Antheil reproduciren, während das losgelöste orale Theilstück

sich von der Stelle seiner Erzeugung fortzubewegen und einen neuen Anheftungspunkt aufzusuchen hatte. Bevor es sich aber festsetzen konnte, musste es den apikalen Theil des becherförmigen Körpers und den Stiel durch Wachsthumsvorgänge reproduciren, so dass auf diese Weise zum Schluss zwei dem Mutterthiere gleichgestaltete Individuen entstanden. In dieser Wanderung des einen Theilstücks war die Ursache für eine Umwandlung desselben nach der Richtung erhöhter Beweglichkeit gegeben, wodurch eine Scheidung zwischen der Form des festsitzenden Polypen und der der freibeweglichen Meduse angebahnt war. Es darf uns nach dem Gesagten nicht wundern, dass beide Formen durch allmähliche Uebergänge verbunden erscheinen; immerhin werden wir aber an der Scheidung zwischen diesen beiden Formzuständen theoretisch festzuhalten haben. Die Meduse ist demzufolge ein aus dem Scyphopolypen hervorgegangener, aber durch die Annahme einer freien Beweglichkeit höher entwickelter Formzustand der Scyphozoen, für den das Vorhandensein von Sinneskörpern und Randlappen und die höher ausgebildete Muskulatur der Subumbrella unter gleichzeitiger Vermehrung der elastischen Gallerte des Schirms charakteristisch erscheinen.

In der Gruppe der Calycozoen kommt der Formzustand des Scyphopolypen zu seiner höchsten Ausbildung, während die Peromedusen als ursprünglichste Medusenform zu betrachten sind. Sie reproduciren noch die von den festsitzenden, polypenförmigen Ahnenformen überkommene hohe glockenförmige Gestalt des Schirms mit seiner apicalen, stielartigen Fortsetzung und schliessen sich durch die umfangreichen Septaltrichter den Scyphopolypen an, während die Ausbildung des Schirmandes sie als Medusen kennzeichnet. Ihnen gegenüber erscheinen die Ephyropsiden und die ihnen entsprechende Larvenform der Ephyra als ein weiteres Stadium der Entwicklungsreihe, bei welchem der apicale hohe glockenförmige Theil des Schirms mit dem Stielrudiment verloren gegangen und die Septaltrichter rückgebildet sind. Als Rest der diesen entsprechenden Columellae haben wir wohl die bei den Ephyropsiden an der Aussenseite der Reihe der Gastralfilamente vorhandenen 4 interradianalen Verwachungsstellen (Septalknoten HAECKEL) aufzufassen. Aus der Ephyraform leiten sich dann durch weitere Umbildungen die Semaestomen und Rhizostomen ab.

Stellen wir uns vor, dass bei der oben supponirten festsitzenden Stammform eine Arbeitstheilung nach der Richtung eintrat, dass die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung den festsitzenden Scyphopolypenformen erhalten blieb, während die Erzeugung von Geschlechtsproducten auf die aus der Quertheilung hervorgegangenen freischwimmenden (Medusen-) Formen beschränkt wurde, so erklärt sich auf diese Weise die Entstehung der für die Scyphomedusen charakteristischen Art des Generationswechsels.

Während man früher geneigt war, die Hydrozoa und Scyphomedusae in einer gemeinsamen Gruppe zusammenzufassen, hat in neuerer Zeit unsere Auffassung zu einer totalen Trennung dieser beiden Abtheilungen geführt. Diese Trennung wurde zunächst durch O. u. R. HERTWIGS (No. 9) Lehre von der diphyletischen Entstehung der Medusenform und der Unterscheidung zwischen Ectocarpen und Entocarpen angebahnt. Wenn nun auch schon früher von verschiedenen Seiten, bes. von CLAUS (No. 102), auf das Vorhandensein oder den Mangel der Taeniolen als charakteristische Unterschiede, die auch dem Polypen zukommen, Werth gelegt wurde, so ist doch erst durch GOETTE (No. 105) die scharfe

Trennung des Scyphopolypen vom Hydropolypen begründet worden. Dagegen haben die Beobachtungen GOETTE's, besonders die Entdeckung des ectodermalen Schlundrohres der Scyphistomen zu einer Annäherung dieser Gruppe an die Anthozoen geführt, so dass in neuerer Zeit im Anschlusse an GOETTE von verschiedenen Autoren (LANG, HATSCHKE) beide Gruppen als Scyphozoa vereinigt werden. Demgegenüber muss hervorgehoben werden, dass die Scyphopolypen durch den Besitz von Septaltrichtern und die ectodermale Entstehung der Längsmuskeln von den Anthozoen sich trennen, wozu noch als weitere unterscheidende Merkmale die verschiedene Art der Entstehung der vier ersten Magentaschen und manche Unterschiede im histologischen Gesamtcharakter (stärkere Entwicklung des Mesodermgewebes bei den Anthozoen) kommen. Wenn wir demnach auch annehmen werden, dass Scyphomedusen und Anthozoen einer gemeinsamen polypoiden Ahnenform entstammen, welche bereits durch den Besitz des ectodermalen Schlundrohres ausgezeichnet war, so scheint doch die directe Vereinigung beider Gruppen noch nicht hinlänglich begründet.

### Allgemeines über die Cnidaria.

Die Cnidaria stellen einen sehr einheitlichen, gut abgeschlossenen Stamm des Thierreiches dar. Wir nehmen an, dass die Grund- und Stammform, von der dieselben sich ableiten, ein der Hydra ähnlicher Polyp war, an dem die Hauptaxe dieselbe war, wie bei den vorhergehenden freischwimmenden Ahnenformen. Es lässt sich an demselben ein freier, oraler Pol und ein Anheftungspol unterscheiden. Letzterer entspricht dem vorderen Pole der freischwimmenden Ahnenformen. Der radiäre Typus im Bau der Cnidaria hat sich im Anschlusse an die festsitzende Lebensweise entwickelt, während secundär bei vielen Cnidaria in Folge der Stockbildung ein bilateral symmetrischer Typus zur Ausbildung gelangte. Es scheint, dass bereits die Stammform der Cnidaria den vierstrahlig radiären Bau zur Entwicklung brachte, so dass jene Formen, an denen durch die Anordnung der Tentakel keine bestimmten Nebenachsen zu erkennen sind, wie die Coryniden und Claviden eine secundäre Modification darstellen würden. Das Wachstum der Cnidaria vollzieht sich häufig unter der typischen Form der Intercalation neuer Radien zwischen die schon vorhandenen (HATSCHKE).

Von dieser hydraähnlichen Stammform (Archhydra) leiten sich die Hydrozoa direct ab, während durch Ausbildung eines ectodermalen Schlundrohres und radiärer Septen aus derselben die gemeinsame Stammform der Anthozoa und Acraspeda sich entwickelte. Das Vorhandensein der Längsmuskeln in diesen Septen deutet darauf hin, dass dieselben im Anschluss an die festsitzende Lebensweise zur Entwicklung kamen. Freilich treten in der ontogenetischen Reihenfolge die Septen vielfach vor der Festsetzung und vor der Ausbildung der Tentakel auf, woraus GOETTE auf eine als Scyphula bezeichnete gemeinsame Ahnenform der Anthozoen, Acraspeda und Ctenophoren geschlossen hat, welche bei freischwimmender Bewegungsweise durch den Besitz eines Schlundrohres und radiärer Septen ausgezeichnet war. Es ist jedoch möglich, dass die Ontogenese in dieser Hinsicht keine ursprünglichen Verhältnisse repräsentirt.

Die festsitzende Polypenform kehrt in der Ontogenese der meisten Cnidaria wieder. Sie repräsentirt bei den Anthozoen und Lucernarien

die Gestalt des ausgebildeten Thieres. Bei den Hydrozoa steht sie der Hydromeduse als gleichwerthig gegenüber, während sie bei den Acraspeda im Vergleiche zur hochentwickelten Medusenform mehr als Jugendzustand betrachtet werden muss. Manche Medusen (Trachomedusen, Pelagia) entwickeln sich direct aus freischwimmenden Larven zu Medusen (vgl. pag. 29 und 75). Aber auch hier lassen sich bestimmte Entwicklungszustände als modificirte polypoide Stadien auffassen.

Erst nachdem die Scheidung in Hydropolypen und Scyphopolypen sich vollzogen hatte, kam es in beiden Gruppen zur selbstständigen Entwicklung freischwimmender Geschlechtsformen (Medusen). Aus dem differenten Bau der Polypenformen und aus der selbstständigen Entwicklung erklären sich die Differenzen im Bau der Hydroid- und Scyphomedusen. Die Hydroidmeduse entwickelt sich als laterale Knospe, während die Strobilation der Scyphomedusen als Quertheilungsprocess aufzufassen ist. Die Meduse muss als ein Polyp aufgefasst werden, welcher zu freier Beweglichkeit gelangte und in Folge dessen gewisse Umwandlungen seiner Gestalt erfuhr. Die erste Ursache für die Entwicklung solcher Beweglichkeit haben wir in der Wanderung erkannt, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Theilung, Knospung) das sich lösende Theilstück vor der neuen Festsetzung unternehmen muss.

Eine gegentheilige Auffassung, welche sich hauptsächlich auf das Vorkommen hypogenetischer Formen stützt und in diesen ursprünglichere Verhältnisse erblickt, geht von einer freischwimmenden, medusoiden Stammform aus, deren ebenfalls ursprünglich pelagisch lebende Larven secundär die festsitzende Lebensweise und die Fortpflanzung durch Knospung oder Theilung erworben hätten. Es wären demnach die Polypenformen als caenogenetisch eingeschobene Larvenzustände zu betrachten (C. VOGT No. 115, BROOKS No. 17). Doch weist der gesammte Bau der Medusen zu deutlich auf eine ursprünglich festsitzende Ahnenform hin, als dass wir dieser Auffassung Raum geben könnten.

Bei der Frage nach jenen hypothetischen, freischwimmenden Ahnenformen, welche der festsitzenden hydraähnlichen Form vorausgingen, müssen wir zunächst an delartige Wesen denken, wie sie beispielsweise in der Ontogenie von Pelagia durch das Stadium der Gastrula invaginata repräsentirt sind, also an eine bewimperte, ovoide, freischwimmende Form, bei der durch Einstülpung vom hinteren Pole aus ein durch den Urmund nach aussen sich öffnender Urdarm gebildet war.

Es lässt sich leicht und ungezwungen erklären, wie eine ovoide, blastulaähnliche, heteropole Vorfahrenform dazukam, an ihrem hinteren Körperpole die ersten Anfänge der Urdarmeinstülpung zur Entwicklung zu bringen. An monaxonen, heteropolen Blastularlarven, welche man durch Wasser, in welchem sich Carminpartikelchen befinden, schwimmen lässt, kann man erkennen, dass durch die Bewegung der Larve diese Partikelchen von den vorderen und seitlichen Theilen weggeschleudert, dagegen an den hinteren Pol angedrängt werden. Hier war demnach der günstigste Platz für die Aufnahme von Nahrungspartikelchen, und durch eine Abflachung oder flache Einstülpung des hinteren Poles wurden diese günstigen Verhältnisse vermehrt. Der Urdarm war demnach in seinen ersten Anfängen ein Fangraum für Nahrungspartikelchen.

Wenn wir der Ansicht uns zuneigen, dass die hypothetische Ahnenform der Cnidaria der Gastrula invaginata ähnlich war, so müssen wir für die meisten Cnidaria eine secundäre Abänderung der Ontogenie annehmen. Denn die typische Larvenform der Cnidaria ist

die Planula, eine Form, an der wir ein bewimpertes Ectoderm und eine mehr oder weniger compacte Entodermmasse im Inneren erkennen können. Bei dieser Form ist die Nahrungsaufnahme unterdrückt. Sie dient ausschliesslich der Locomotion und der durch dieselbe bedingten Disseminirung der Art über ein grösseres Territorium. Bei festsitzenden Formen sind solche bewegliche Larvenzustände von grosser Bedeutung für die Erhaltung und Ausbreitung der Art. Im Interesse dieser Function erscheint die Urdarmhöhle an der Planula rückgebildet.

Es ist wahrscheinlich, dass der Uebergang von der freischwimmenden, gastrulaähnlichen Stammform zur festsitzenden Polypenform durch ein eingeschobenes, kriechendes Stadium vermittelt wurde, an welches die kriechenden Planulae mancher Formen (z. B. *Lucernaria*) erinnern würden.

### Litteratur.

#### Cnidaria im Allgemeinen.

1. Agassiz, A. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No. II. North American Acalephae.* Cambridge U. S. 1865.
2. Agassiz, L. *Contributions to the Natural-History of the United States of America.* Boston 1860. Vol. 3 and 1862. Vol. 4.
3. Claus, C. *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen.* Prag u. Leipzig 1883.
4. Dalyell, J. G. *Rare and Remarkable Animals of Scotland.* London 1847.
5. Gegenbaur, C. *Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen.* Würzburg 1854.
6. Grobben, C. *Doliolum und sein Generationswechsel, nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden u. Trematoden.* Arb. Zoolg. Inst. Wien 1882. 4. Bd.
7. Haeckel, E. *Das System der Medusen.* 2. Bd. Jena 1879.  
*Die Tiefseemedusen der Challenger-Reise u. der Organismus der Medusen.* Jena 1881.
8. Hertwig, O. u. R. *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblüttertheorie.* Jena 1878.
9. Hertwig, O. u. R. *Die Actinien etc.* Jen. Zeitschr. f. Nat. 13. Bd. 1879. 14. Bd. 1880.
10. Kowalevsky, A. *Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten.* Nachr. kais. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntniss, d. Anthropologie u. Ethnographie. Moskau 1873 (1874). (Russisch.) Vgl. *Jahresb. d. Anat. u. Phys.* (Hoffmann u. Schwalbe) 1873.
11. Leuckart, R. *Ueber den Polymorphismus der Individuen od. die Erscheinungen d. Arbeitstheilung in der Natur.* Giessen 1851.
12. Metschnikoff, El. *Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organen.* Wien 1886.
13. Metschnikoff, El. *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.
14. Steenstrup, J. *Ueber den Generationswechsel o. d. Fortpflanzung u. Entwicklung durch wechselnde Generationen.* Uebers. von Lorenzen. Kopenhagen 1842.

#### Hydroidea.

15. Allman, G. J. *A monograph of the Gymnoblatic or Tubularian Hydroids.* Ray Society 1871—1872.
16. Brooks, W. K. *On the life history of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids.* Zool. Anz. 7. Jg. 1884.
17. Brooks, W. K. *The Life History of the Hydromedusae. A Discussion of the Origin of the Medusae and the Significance of Metagenesis.* Mem. Boston. Soc. N. H. Vol. 3. p. 359. Taf. 37—44. 1886.
18. Brooks, W. K. *The life-history of Epenthesis Mc Cradyi n. sp.* Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. 4. 1888.
19. Claus, C. *Beiträge zur Kenntniss der Geryoniden- und Eucopiden-Entwicklung.* Arb. Zool. Inst. Wien etc. 4. Bd. 1882.

20. Claus, C. *Entwicklung des Aequoriden-Eies.* Zool. Anz. 5. Bd. 1882.
21. Conn, H. W. *Development of Tubularia cristata.* Zool. Anz. 5. Bd. 1882.
- 19) 22. Ciamician, J. *Ueber den feineren Bau u. die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 32. Bd. 1879.
23. Davidoff, M. *Ueber Theilungsvorgänge bei Phialidium variabile Haeckel.* Zool. Anz. 4. Jg. No. 98. 1881.
24. Dujardin, F. *Mémoire sur le développement des Méduses etc.* Ann. Sciences naturelles. III. Série. Tom. 4. 1845.
25. Fol, H. *Die erste Entwicklung des Geryoniden-Eies.* Jen. Zeitschr. 7. Bd. 1873.
26. Hamann, O. *Beiträge zur Kenntniss der Medusen.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
27. Hamann, O. *Der Organismus der Hydropotyphen.* Jen. Zeitschr. 15. Bd. 1882. p. 480 ff.
28. Haacke, W. *Zur Blastologie der Gattung Hydra.* Jen. Zeitschr. 14. Bd. 1880.
29. Hinks, Th. *On the development of the Hydroid Polytypes, Clavatella and Stauridia; with remarks etc.* Brit. Assoc. Rep. 1861.
30. Hickson, S. J. *On the sexual cells and the early stages in the development of Millepora plicata.* With two pl. Philos. Transactions. R. Soc. London 1888.
31. Jung, H. *Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von Hydra.* Morph. Jahrb. 1882. S. Bd.
32. Kleinenberg, N. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung,* Leipzig 1872.
33. Kerschner, L. *Entwicklungsgeschichte von Hydra.* Zool. Anz. 3. Jg. 1880 No. 64. p. 454.
34. Koch, G. v. *Vorl. Mittheilung über Coelenteraten.* Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. 7. Bd. 1873.
35. Korotneff, A. *Zur Kenntniss der Embryologie von Hydra.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
36. Korotneff, A. *Cunactantha and Gastrodes.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 47. Bd. 1888.
37. Kölliker, A. *Ueber Stomobranchium mirabile in* Zeitschr. f. wiss. Zool. 4. Bd. 1853. p. 326.
38. Lendenfeld, R. v. *Ueber eine eigenthümliche Art der Sprossenbildung bei Campanulariden.* Zool. Anz. 6. Jg. 1883.
39. Lang, A. *Gastroblasta Raffaelii, eine durch eine Art unvollständiger Theilung entstehende Medusen-Colonie.* Jen. Zeitschr. 19. Bd. 1886 und 20. Bd. 1. Suppl. H.
40. Lovén, S. *Beiträge zur Kenntniss der Gattungen Campanularia u. Syncoryne.* Arch. f. Naturgesch. 1837. 3. Jg. p. 249 u. 321. Übers.
41. Marshall, W. *Ein neues Süßwasser-Coelenterat von Nordamerika, Microhydra lyderi Pott.* Biol. Centrabl. 6. Bd. p. 8. 1886—87.
42. Metschnikoff, El. *Vergl. embryologische Studien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.
43. Méréjkowsky, C. de. *Histoire du développement de la Méduse Obelia.* Bull. Soc. Z. France Vol. 8. 1883.
44. Moseley, H. N. *On the structure of the Stylasteridae.* Phil. Trans. 1878.
45. Müller, Joh. *Ueber eine eigenthümliche Meduse des Mittelmeeres und ihren Jugendzustand.* Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.
46. Schulze, F. E. *Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris.* Leipzig. 1871.
47. Tichomiroff, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden.* (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebhaber der Naturwissensch., Anthrop. u. Ethn. Moskau 1887.
48. Ussow, M. *Eine neue Form von Süßwasser-Coelenteraten.* Morph. Jahrb. 12. Bd. 1887.
49. Weismann, A. *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich als Beitrag zur Kenntniss des Baues u. der Lebenserscheinungen dieser Gruppe.* Jena. 1883.
50. Weismann, A. *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen im Biol. Centrabl. 4. Bd. 1884.*
51. Wilson, H. V. *The structure of Cunocantha octonaria in the adult and larval stages.* Stud. Biol. Labr. J. Hopkins Univ. Vol. 4. 1886.

## Siphonophora.

52. Agassiz, Al. *Exploration of the Surface Fauna of the Gulf-Stream oct. The Porpitidae and Velutellidae.* Mem. Mus. Harvard Coll. Cambridge. Vol. 8. 1883.
53. Bedot, M. *Notice sur le développement des Vélutelles.* Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève (3). Tom. 13. 1885.
54. Chun, C. *Ueber die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren.* Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1882.
55. Chun, C. *Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. II.* Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1885.

56. Chun, C. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren.* Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1886.
57. Chun, C. *Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise.* Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin. 1888.
58. Chun, C. *Zur Morphologie der Siphonophoren.* Zool. Anz. 10. Jg. 1887.
59. Claus, C. *Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren.* Zeitschr. Wiss. Zool. 12. Bd. 1863.
60. Claus, C. *Ueber die Abstammung der Diplophysen und über eine neue Gruppe der Diphyiden.* Göttinger Nachrichten. 1873.
61. Claus, C. *Die Gattung Monophyes und ihr Abkömmling Diplophysa.* Schr. zool. Inhalts. Wien. 1874.
62. Claus, C. *Ueber Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoridae.* Arb. Wien. Inst. 1. Bd. 1878.
63. Claus, C. *Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden, sowie über den phylogenet. Entwicklungsgang der Siphonophoren.* Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1883.
64. Claus, C. *Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden etc.* Zool. Anz. 8. Jg. 1885.
65. Claus, C. *Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetischer Ableitung.* Arb. Zool. Inst. Wien. 8. Bd. 1889.
66. Fewkes, J. W. *On the development of Agalma.* Bull. Mus. Harvard College. Vol. 11. 1885.
67. Gegenbaur, C. *Beiträge zur nähern Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren).* Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.
68. Haeckel, E. *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren.* Utrecht. 1869.
69. Haeckel, E. *System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.
70. Haeckel, E. *Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger etc.* Chall. Rep. 28. Bd. 1888.
71. Korotneff, A. *Zur Histologie der Siphonophoren.* Mith. Zool. Station. Neapel. 5. Bd. 1884.

#### Anthozoa.

72. Agassiz, A. *On Arachnactis brachiolata, a species of floating actinia etc.* Journ. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. 7. 1863.
73. Andres, A. *Intorno alla scissiparità delle Actinie.* Mith. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.
74. Blochmann, F. u. Hilger, C. *Ueber Gonaetinia prolifera Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Actinie.* Morph. Jahrb. 13. Bd. 1888.
75. Faurot. *Sur l'Adamsia palliata.* Compt. Rend. Tom. 101. 1885.
76. Haacke, W. *Zur Blastologie der Korallen.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 13. Bd. 1879.
77. Haddon, A. C. *On Larval Actiniae parasitic on Hydromedusae at St. Andrews.* Ann. Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 2. 1888.
78. Haeckel, E. *Arabische Korallen.* Berlin 1875.
79. Hertwig, R. *Die Actinien der Challengerexpedition.* Jena 1882.
80. Jourdan, E. *Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille.* Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 10. 1879—1880.
81. Jungersen, H. F. E. *Ueber Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea L.* Zeitschr. Wiss. Zool. 47. Bd. 1888.
82. Kowalevsky, A. et Marion, A. F. *Documents pour l'histoire embryogénique des Aleyonaires.* Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Vol. 1. 1883. Vorl. Mith. Zool. Anz. 1879. No. 38.
83. Koch, G. v. *Das Skelet der Aleyonarien.* Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.
84. Koch, G. v. *Ueber die Entwicklung des Kalkskelets von Astroides calycularis etc.* Morph. Jahrb. 8. Bd. 1882.
85. Koch, G. v. *Die morphologische Bedeutung des Korallenskelets.* Biol. Centrallbl. 2. Bd. 1882.
86. Koch, G. v. *Entwicklung des Kalkskelets von Astroides calycularis.* Mith. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.
87. Koch, G. v. *Die Gorgoniden des Golfes von Neapel.* In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 15. 1887.
88. Lacaze-Duthiers, H. de. *Histoire naturelle du Corail.* Paris 1864.
89. Lacaze-Duthiers, H. de. *Développement des Coralliaires.* Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872. Vol. 2. 1873.
90. Lacaze-Duthiers, H. de. *Sur le développement des Pennatules (Pennatula grisea) etc.* Compt. Rend. Tom. 104. 1887.



91. **Mc Murrich J. Playfair.** *On the occurrence of an Edwardsia Stage in the free-swimming Embryos of a Hexactinian.* *John Hopkins Univ. Circul. Baltimore.* Vol. 8. 1889.
92. **Semper, C.** *Ueber Generationswechsel bei Steincorallen etc.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 22. Bd. 1872.
93. **Semper, C.** *Ueber einige tropische Larvenformen.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 17. Bd. 1867.
94. **Studer, Th.** *Knospung und Theilung der Madreporaria.* *Mitth. d. Berner Nat. Gesellschaft.* 1880.
95. **Studer, Th.** *Ueber scheinbare Knospen von Heterolitha limax.* *Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde.* Berlin. 1880.
96. **Vogt, C.** *Les genres Arachnactis et Cerianthus.* *Arch. de Biologie.* Tom. 8. 1888.
97. **Wilson, E. B.** *The mesenterial filaments of the Alcyonaria.* *Mitth. Zool. Stat. Neapel.* 5. Bd. 1884.
98. **Wilson, E. B.** *The development of Renilla.* *Phil. Transact.* Vol. 174. 1884.
99. **Wilson, H. V.** *Development of Manicina areolata.* *Journal of Morphology.* Vol. 2. 1889.

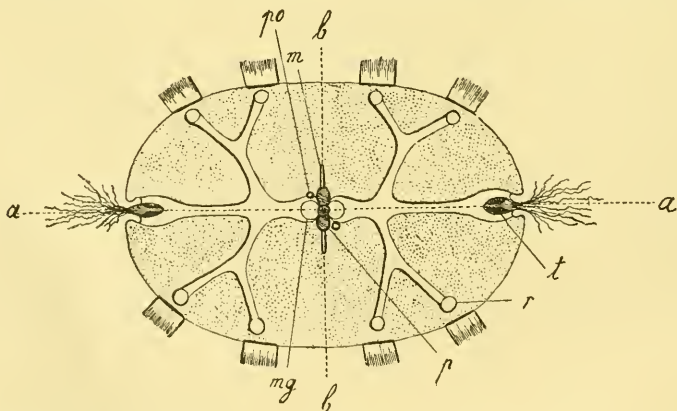
## Scyphomedusae.

100. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur la faune littorale de Belgique.* *Mém. Acad. Roy. Bruxelles.* 36. Bd. 1866.
101. **Bergh, R. S.** *Bemaerkninger om Udviklingen af Lucernaria.* *Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren i Kbhven.* 1888.
102. **Claus, C.** *Studien über Polypen und Quallen der Adria.* *Denkschr. Acad. d. Wiss. Wien.* 38. Bd. 1877.
103. **Claus, C.** *Die Ephyren von Cotylorhiza und Rhizostoma und ihre Entwicklung.* *Arb. Zool. Inst. Wien.* 5. Bd. 1884.
104. **Claus, C.** *Ueber die Classification der Medusen mit Rücksicht auf die Stellung der sog. Peromedusen etc.* *Arb. Zool. Inst. Wien.* 7. Bd. 1888.
105. **Goette, A.** *Abh. zur Entwickl.-Gesch. d. Th. 4. Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata.* *Hamburg u. Leipzig.* 1887.
106. **Haacke, W.** *Die Scyphomedusen des St. Vincent-Golfes.* *Jen. Zeitschr.* 20. Bd. u. *Zool. Anz.* 1886.
107. **Haeckel, E.** *Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita.* *Jena.* 1881.
108. **Kowalevsky, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Lucernaria.* *Zool. Anz.* 7. Jg. 1884.
109. **Krohn, A.** *Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der Pelagia noctiluca.* *Müll. Arch. f. Anat. u. Phys.* 1855.
110. **Lendenfeld, R. v.** *Zur Metamorphose der Rhizostomen.* *Zool. Anz.* 7. Jg. 1884.
111. **Noschin, Bull.** *Acad. Imp. Pétersbourg.* Tom. 8. 1865. *Abgedr. in Mélang. biolog.* 1866. Tom. 5.
112. **Sars, M.** *Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und Cyanea capillata.* *Arch. f. Naturg.* 7. Bd. 1841.
113. **Schneider, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita.* *Arch. f. Micr. Anat.* 6. Bd. 1870.
114. **Siebold, C. Th. v.** *Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig.* 3. 1839.
115. **Vogt, C.** *Sur un nouveau genre de médusaire sessile, Lipkea Ruspoliana C. V. Genre* 1887. *Mém. Inst. Nat. Genevois.* Tom. 17.

### III. Capitel.

## CTENOPHOREN.

**Tectonik.** Am Körper der Rippenquallen lässt sich eine Hauptaxe erkennen, deren Pole durch die Lage der Mundöffnung einerseits und durch den am Scheitel befindlichen Sinneskörper andererseits gekennzeichnet sind. Senkrecht auf diese Hauptaxe sind zwei im Kreuz gestellte Nebenaxen erkennbar, welche von ungleicher Länge und durch ungleichartige in ihre Richtung fallende Organe von einander unterschieden sind. Die durch die eine dieser beiden Nebenaxen und durch



**Fig. 63.** Mertensia-Stadium von *Eucharis multicornis* vom Sinnespol aus gesehen (nach CHUN). Schematisch.

*aa* Transversalaxe, *bb* Sagittalaxe, *m* Magen, *po* Excretionsporen, *p* Polplatten des apicalen Sinnesorgans, *t* Tentakelapparat, *mg* Magengefäße und *r* Meridionalgeräße im Querschnitt.

die Hauptaxe gegebene Ebene bezeichnen wir mit CLAUS (No. 4) als die Lateral- oder Transversalebene (Fig. 63 *aa*), weil in dieselbe die Senkfäden zu liegen kommen und dadurch ein Vergleich mit den Seitentheilen des Körpers der Bilaterien gestattet ist. Dieselbe Ebene wird auch nach CHUN (No. 3) als Trichterebene bezeichnet, weil der als Trichter bezeichnete Theil des Gastrocanalsystems nach dieser Richtung seine Hauptausdehnung gewinnt. Entsprechend dem obenerwähnten Vergleich mit den Bilaterien wird die der anderen

Nebenaxe entsprechende Ebene als Sagittalebene (Fig. 63 *b b*) bezeichnet oder nach CHUN wegen der in diese Richtung fallenden Ausdehnung des Magens als Magenebene. Durch diese beiden Ebenen wird der Körper der Ctenophoren in vier Quadranten getheilt, von denen jedoch nicht alle unter einander congruent sind, wie diess bei vierstrahligen Radiärthieren der Fall ist, sondern nur je zwei diagonal gegenüberliegende, während jeder Quadrant dem benachbarten spiegelbildlich gleich ist. Da nun bei Radiärthieren jedes radiäre Theilstück (Antimer) durch die Ebene des ihm zukommenden Radius in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt wird, so ergibt sich, dass bei den Ctenophoren jeder Quadrant nur der Hälfte eines solchen radialen Theilstücks entpricht und sich erst durch Hinzukommen eines zweiten anliegenden Quadranten zu einem vollen Antimer ergänzt. Die Ctenophoren sind demnach zweistrahlig radiäre Thiere (FR. MÜLLER, CLAUS). Hierbei ist es unmöglich zu entscheiden, aber auch ohne Bedeutung, ob wir die Radien der Sagittalebene als Perradien und die der Transversalebene als Interradien zu bezeichnen haben, oder umgekehrt. Durch ungleiche Entwicklung der in der Ebene einer Nebenaxe gelegenen Organe kann der zweistrahlig-radiäre Bau in den bilateral-symmetrischen übergehen (z. B. bei der als *Thoë paradoxa* bezeichneten Larvenform durch Entwicklung eines einzigen Senkfadens).

Eine gewisse Störung erleidet die bilaterale Symmetrie zweier benachbarter Quadranten des Ctenophorenleibes durch die Lagerung der beiden Excretionsporen. Der Trichter öffnet sich nämlich nach aussen durch zwei in der Nähe des Scheitelpoles gelegene Oeffnungen (Fig. 63 *po*), welche nur in zwei diagonal gegenüberliegenden Quadranten gelegen sind. Diese Störung ist wohl nur durch Rückbildung zweier Poren zu erklären, da ursprünglich wahrscheinlich in jedem Quadranten ein Porus, daher im Ganzen 4 Poren vorhanden waren, ein Verhalten, welches sich nach R. HERTWIG (No. 12, pag. 318) bei *Callianira bialata* erhalten hat. An dem zweistrahlig radiären Bauplan der Ctenophoren wird durch diese asymmetrische Entwicklung der Excretionsporen im Wesentlichen Nichts geändert, wie wir beispielsweise bei Bilaterien häufig ein Organ asymmetrisch sich entwickeln sehen, ohne dass deshalb der bilaterale Typus aufgehoben erschiene (CLAUS).

Wenn wir die eine der beiden Kreuzaxen als Perradius, die andere als Interradius in Anspruch nehmen, so müssen wir in Uebereinstimmung mit der oben (pag. 68) für Medusen verwandten Terminologie die zwischen dieselben fallenden Radien, durch welche jeder Quadrant halbtirt wird, als Adradien bezeichnen, während die zwischen den Adradien und den Kreuzaxen liegenden 8 Radien als Subradien eingeführt werden sollen. Den letzteren würden der Lage nach die 8 Rippen ungefähr entsprechen und von diesen wollen wir, dem Vorschlage von CLAUS (No. 4) folgend, die der Sagittalebene zunächst liegenden als subsagittale, die der Transversalebene nächstehenden dagegen als subtransversale bezeichnen.

**Embryonalentwicklung.** Die Embryonalentwicklung der Ctenophoren ist vor Allem durch ALLMAN (No. 2), KOWALEVSKY (No. 15), FOL (No. 7), A. AGASSIZ (No. 1), CHUN (No. 3) und METSCHNIKOFF (No. 16) bekannt geworden. Sie verläuft bei den verschiedenen Arten in ziemlich übereinstimmender Weise.

Die Rippenquallen sind hermaphroditisch. Die Erzeugung von Geschlechtsproducten geht stellenweise das ganze Jahr hindurch vor sich, wie in Neapel, während sie in nördlicheren Meeren (Triest, nordamericanische Küste) auf die Sommermonate beschränkt ist. Die Eier werden in den

meisten Fällen einzeln abgelegt und im Seewasser befruchtet; doch wurde für einige Formen die Ablage der Eier in Schnüren zu ungefähr je 10 Stück behauptet (Pleurobrachia Flem. nach KOWALEVSKY, Bolina nach A. AGASSIZ).

Die Eier der Ctenophoren (Fig. 64) sind von einem zarten, structurlosen Häutchen (Dottermembran) umhüllt, welches von der Oberfläche des Eies ziemlich weit absteht (Fig. 64 d). Der dadurch entstehende

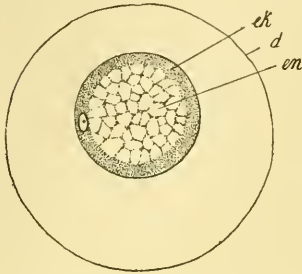


Fig. 64. Ei von *Lampetia Pancerina* (nach CHUX).  
ek Ectoplasma, en Endoplasma, d Dottermhäutchen.

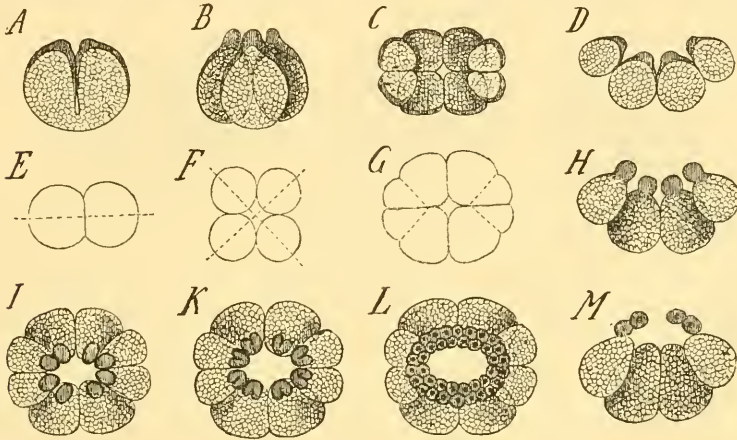
Zwischenraum ist von einer transparenten Gallerte erfüllt, in welcher das eigentliche Ei so eingebettet liegt, dass es stets ziemlich in die Mitte zu liegen kommt. Der Bau des letzteren erinnert an die Eier der Siphonophoren, Geryoniden etc. Wir können eine aus Bildungsdotter bestehende, oberflächliche Rinde (Exoplasma *ek*) und ein das Innere erfüllendes Endoplasma (*en*) unterscheiden. Das letztere erscheint wie schaumig, indem eine grosse Anzahl von kugeligen Vacuolen sich vorfinden, zwischen denen nur ein spärliches Netz- und Maschenwerk von Protoplasma (Bildungsdotter) übrig bleibt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese kugeligen Vacuolen sämtlich von einer homogenen,

wenig lichtbrechenden Masse erfüllt sind, welcher im Wesentlichen die Eigenschaften des Nahrungsdotters zukommen. Wir werden daher im Folgenden gelegentlich das gesammte Endoplasma schlechthin als Nahrungsdottermasse bezeichnen. In der oberflächlichen Exoplasma-Rinde findet sich das Keimbläschen.

Wenngleich die Furchung bei den Ctenophoren, wie wir sehen werden, ihre Besonderheiten aufweist, so können wir sie doch im Allgemeinen als totale, inäquale Furchung bezeichnen, welche zur Bildung einer epibolischen oder Umwachsungsgastrula führt. Doch wird dieser letztere Typus der Gastrulation nicht ganz rein eingehalten, da zum Schlusse noch ein Einstülpungsvorgang sich an der Versenkung des Entoderms ins Innere des Embryos beteiligt.

Die ersten auftretenden Furchen sind als meridionale zu bezeichnen, insoferne sie in der Richtung der späteren Längsaxe vom animalen zum vegetativen Pole durchschneiden. Durch die erste dieser Furchen wird das Ei in zwei gleiche Hälften zerlegt (Fig. 65 A); durch die zweite ebenfalls meridional verlaufende, auf die erste senkrecht stehende Furchung entstehen 4, im Kreuz gestellte Furchungskugeln (Fig. 65 B, F), welche mit Rücksicht auf den daraus hervorgehenden Embryo in der Weise orientirt sind, dass je eine Furchungskugel je einem Quadranten des Embryos entspricht (FOL No. 7). Der dritte Furchungact führt zum Auftreten weiterer meridionaler Furchen, welche, wie die punktirte Linie in Fig. 65 F andeutet, gegen die bisherigen um 45° Grad verschoben sind. Würde diese Furchung in der angedeuteten Weise regelmässig verlaufen, so würden daraus acht gleich grosse, in einer Ebene gelegene Furchungskugeln resultiren. Dagegen zeigt das achtzellige Stadium eine bei allen Ctenophoren wiederkehrende, und für die weitere Gestaltung des Embryos wichtige Abweichung von dieser Regelmässigkeit. Es sind nämlich die nun auftretenden Furchen in der Weise verschoben, dass, wie diess durch die punktirten Linien in Fig. 65 G angedeutet ist, jede

Furchungskugel in eine grössere und eine kleinere Hälfte zertheilt wird. Was uns hiebei am meisten in die Augen fällt, ist, dass durch die regelmässig paarweise Anordnung der 4 kleineren Furchungskugeln bereits eine Differenz zwischen den beiden Kreuzaxen (Nebenaxen) des Embryos zu erkennen ist, so dass schon in diesem Stadium der zwei-strahlig-radiäre Bau deutlich hervortritt. Und zwar entspricht nach FOL (No. 7) der längere der beiden Durchmesser dem transversalen, der kürzere dem sagittalen. Die Transversalebene (Trichter- oder Tentakel-ebene) trennt demnach den Embryo in zwei Reihen von je 4 Zellen, wie eine solche in Fig. 65 *D* dargestellt ist. Eine weitere Eigenthümlichkeit dieses Stadiums besteht darin, dass die 8 Zellen desselben nicht mehr vollständig in einer Ebene gelagert sind, sondern dass die kleineren, lateralwärts gelegenen Zellen in ein höheres Niveau rücken, wodurch,



**Fig. 65.** Schematische Darstellung der Furchung der Ctenophoren unter Zu-  
grundlage der Abbildungen von A. AGASSIZ.

*A* Stadium der Zweitheilung, *B* vierzelliges Stadium von der Seite, *C* acht-  
zelliges Stadium von oben gesehen, *D* dasselbe im transversalen Durchschnitt, *E* zwei-  
zelliges Stadium von oben, *F* vierzelliges Stadium von oben, *G* Schema der nun  
folgenden Furchung, *H* Uebergang zum 16zelligen Stadium, *I* dasselbe von oben,  
*KL* weiterfolgende Stadien mit Vermehrung der Mikromeren, *M* ein solches im  
Durchschnitt.

wie in Fig. 65 *C* und *D* ersichtlich, die ganze Anlage einigermaßen körbchenförmig wird. Dadurch ist auch bereits eine Differenz der beiden Pole der Hauptaxe gekennzeichnet, und zwar entspricht die Concavität der körbchenförmigen Anlage nach METSCHNIKOFF (No. 16) dem sog. oberen oder späteren Sinnespol. Ausserdem soll auch ein histologischer Unterschied zwischen den 4 kleineren und grösseren Furchungskugeln dieses Stadiums zu bemerken sein, insoferne eine grössere Menge Exoplasmas in die Bildung der kleineren Furchungskugeln einbezogen werde.

Wir haben die bisher auftretenden Furchen als meridionale bezeichnet, weil sie mit der Hauptaxe gleichen Verlauf hatten. Die nun auftretende steht dagegen zur Hauptaxe senkrecht (Fig. 65 *H*) und muss demnach als äquatoriale Furche angesprochen werden. Es sammelt sich nämlich der Bildungsdotter in den oberen Parthieen der 8 Furchungskugeln an und schnürt sich in der Form von kleinen Zellen ab (Fig. 65 *H*), so dass wir dadurch ein aus 8 Mikromeren und 8 fast bloss aus Nahrungs-

dotter bestehenden Makromeren zusammengesetztes Stadium (Fig. 65 *I*) erhalten. Da in vielen Fällen die Zellen des Embryos in diesem Stadium in der Mitte auseinanderweichen, so wird die Anlage eine ringförmige, indem ein Ring von 8 Mikromeren einem grösseren von 8 Makromeren aufliegt. Die im Centrum gebildete Höhle, welche ähnlich wie bei dem 8 und 16zelligen Stadium von *Sycandra raphanus* nach oben und unten geöffnet ist, müssen wir als Furchungshöhle (Blastocoel) bezeichnen.

Im weiteren Verlaufe erfolgt nun eine rapide Vermehrung der Mikromeren und zwar einerseits durch Theilung der bereits vorhandenen (Fig. 65 *K*), andererseits durch Abschnürung neuer Mikromeren von den darunterliegenden Makromeren (Fig. 66 *B* und *C*). Auf diese Weise wird die ringförmige Zellmasse der Mikromeren stetig verbreitert, und sitzt dieselbe schliesslich wie eine Haube der Masse der Makromeren auf, dieselben von oben bedeckend (Fig. 65 *M*, Fig. 66 *B* und *C*).



Fig. 66. Drei Furchenstadien eines Ctenophoreneies. (Schematisch.) *mi* Mikromeren, *ma* Makromeren. (Aus LANG's Lehrbuch.)

Diese müthenförmige, aus Mikromeren bestehende Anlage können wir von nun an, ihrer Bestimmung nach, als Ectoderm in Anspruch nehmen. Sie breitet sich vor Allem durch fortschreitendes Wachstum ihrer Randparthieen immer mehr aus, so dass sie bald nicht nur die oberen Parthieen, sondern auch die seitlichen Parthieen der Makromerenmasse überkleidet (Fig. 66 *C* und 67 *A*). Dadurch rückt die letztere immer mehr und mehr in das Innere des Embryo's, so dass wir hier eine zweischichtige Embryonalform (Gastrula) auf dem Wege der Umwachsung oder Epibolie zu Stande kommen sehen. Vielfach geht das Vorwachsen des Ectodermrandes nicht ringsum gleichmässig vor sich, sondern es zeigt sich zunächst entsprechend den 4 Radien ein stärkeres Randwachstum. Schliesslich zeigen sich die Makromeren auf allen Seiten vom Ectoderm bedeckt mit Ausnahme der unteren Fläche, an welcher das Ectoderm noch eine grosse, runde Lücke aufweist (Fig. 67 *A*), die wir als Gastrulamund oder Blastoporus bezeichnen können. Bisher war die Production von Elementen des Ectoderms die vorherrschende Thätigkeit des Embryos. Die Makromeren waren daran nur insofern betheilig, als auch sie beständig durch Knospung von ihrer Oberfläche neue Ectodermelemente lieferten. Wenn nun das zuletzt erwähnte Stadium erreicht ist, so hört diese Art der Vermehrung des Ectoderms auf und die Makromeren werden von nun an nach einer andern Richtung thätig. Gegenüber der beträchtlichen Vermehrung der Ectodermzellen ist es auffallend, dass die 8 Makromeren bisher keine Vermehrung ihrer Zahl erlitten haben. Nun aber beginnen sie sich zu theilen, so dass wir Stadien mit 12 und dann mit 16 Makromeren beobachten können. Weiterhin wird die Theilung der Makromeren unregelmässig. Inzwischen hat sich auch die körbchenförmige Anordnung der Makromeren verwischt, und dieselben bilden nun eine mehr kuchenförmige Masse (Fig. 67 *A*). —

Wir haben die Mikromeren als Ectoderm bezeichnet. Für die Makromeren konnten wir bisher die Bezeichnung als Entoderm nicht einführen, einerseits weil sie ja noch immer Theile enthielten, welche durch Knospung abgeschnürt und dem Ectoderm zugeführt wurden, andererseits weil sie, wie wir durch METSCHNIKOFF (No. 16) wissen, bestimmt sind, auch die Elemente des Mesoderms zu liefern. In dem vorliegenden Stadium nämlich (Fig. 67 *A*) vollzieht sich eine neue Abschnürung kleiner Elemente (*me*) von den Makromeren, welche wir als Mesodermzellen bezeichnen können. Dieselben bilden ursprünglich eine Zellplatte, welche der unteren, freien, noch nicht vom Ectoderm bedeckten Fläche der Makromeren anliegt. Aber in den nun folgenden Stadien (Fig. 67 *B* und *C*) vollziehen sich einige wichtige Veränderungen, durch welche diese Anlage bald in das Innere des Embryos gelangt. Wir müssen hiebei unser Augenmerk zunächst auf den oberen Pol des Embryos (Fig. 67 *A*) lenken. Hier weist das Ectoderm noch immer eine kleine Lücke auf, welche in früheren Stadien (Fig. 66 *B* und *C*) noch mächtiger war und auf die innere Umrandung des Mikromerenringes

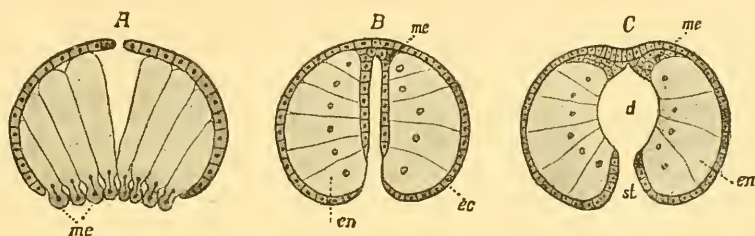


Fig. 67. Drei Embryonen von *Callianira bialata* im transversalen Durchschnitt, schematisch (nach METSCHNIKOFF aus LANG's Lehrbuch).

*ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Magenanlage).

(Fig. 65 *J, K, L*) zurückzuführen ist. Diese Lücke steht im Stadium der Fig. 67 *A* noch im Zusammenhang mit einer zwischen den Makromeren befindlichen Höhlung, in welcher wir den Rest der Furchungshöhle erkennen. Sowohl die Furchungshöhle, als auch die obere, von manchen Autoren fälschlich als Blastoporus in Anspruch genommene Lücke im Ectoderm verschwinden nun, indem sich die benachbarten Zellen dicht aneinanderschliessen. Gleichzeitig vollzieht sich eine Einstülpung der unteren Fläche der Makromeren und der dieser anliegenden Mesodermplatte (*me*), durch welche eine nach unten sich öffnende Höhlung (Gastralhöhle) gebildet wird, deren unterer Abschnitt von Entodermzellen, deren oberer von Mesodermelementen ausgekleidet ist (Fig. 67 *B*). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erweitert sich diese Höhle (Fig. 67 *C, d*), während die Mesodermelemente immer weiter nach oben rücken und sich endlich an der inneren Fläche des Ectoderms plattenförmig ausbreiten (Fig. 67 *C, me*). Indess hat die Umwachsung von Seite des Ectoderms immer weitere Fortschritte gemacht. Dasselbe bedeckt nun auch schon nicht nur die untere Seite des Embryos, sondern wächst auch in das Innere der Gastralhöhle vor, so dass eine mit dem Schlundrohr der Anthozoen zu vergleichende Einstülpung des Ectoderms (Fig. 67 *C, st*) zu Stande kommt, aus welcher sich später der sog. Magen der Ctenophoren entwickelt.

Die Angaben der einzelnen Autoren über die ersten Stadien der Furchung stimmen im Wesentlichen unter einander überein. Dagegen weichen sie hinsichtlich der späteren Stadien und vor Allem hinsichtlich der Orientierung des Embryos ziemlich von einander ab. Es handelt sich um die Bestimmung der Pole der Hauptaxe. Wenn wir in früheren Stadien jenen Pol, der in unseren Abbildungen als der obere erscheint, als den Pol der Mikromeren und den entgegengesetzten als den der Makromeren bezeichnen, so gilt als strittiger Punkt, ob der Pol der Mikromeren zum späteren Sinnespol, der der Makromeren zum späteren Mundpol wird oder nicht. Wir haben uns hier an die Darstellung METSCHNIKOFF'S (No. 16), mit welcher KOWALEVSKY in seiner späteren Abhandlung (Litt. Cnidar. No. 10) übereinstimmt, gehalten, weil eine solche Orientierung durch den Vergleich mit inäqual sich furchenden und epibolisch sich weiterentwickelnden Eiern von Würmern und Mollusken wahrscheinlich wird, und hiedurch eine Homologisierung des Sinneskörpers der Ctenophoren mit der Scheitelplatte dieser Formen angebahnt erscheint.

Die Entwicklung aller Rippenquallen in den bisher beschriebenen Stadien scheint sehr übereinstimmend abzulaufen. Nur *Lampetia Panzerina* scheint nach CHUN (No. 3) einige Eigenthümlichkeiten für sich in Anspruch zu nehmen, so vor Allem durch das Vorhandensein eines 16 zelligen, streng vierstrahlig radiär gebauten Stadiums etc.

Der Embryo hat nun ungefähr rundliche Körperform angenommen (Fig. 67 C). Doch sind die beiden Enden der Hauptaxe durch eine seichte Einziehung gekennzeichnet. Bei einer Betrachtung des Embryos von oben erkennt man, dass die transversale Axe an Länge noch immer über die sagittale überwiegt. Von nun an macht sich vor Allem ein Wachsthum nach der Richtung der Hauptaxe geltend (Fig. 68). Der Embryo wird dadurch gestreckter. Da gleichzeitig hauptsächlich durch die Entwicklung des Tentakelapparates das obere Körperende an Mächtigkeit gewinnt, so kommt eine birnförmige oder herzförmige Gestalt zur Ausbildung (Fig. 70 A).

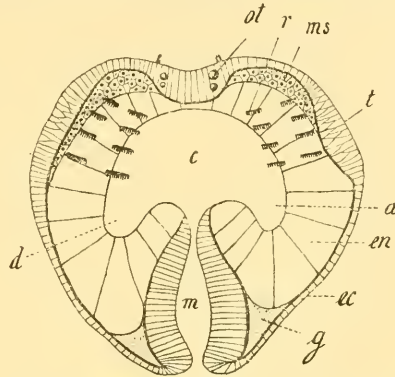
Hand in Hand mit diesen Umbildungen der Form geht die Differenzierung der für die Ctenophoren charakteristischen Ectodermbildungen: des Tentakelapparates, der Wimperplättchen und des apicalen Sinnesorganes. Frühzeitig machen sich schon in der oberen Körperhälfte zwei in der Transversalebene einander gegenüberliegende Ectodermverdickungen (Fig. 68 *t*) bemerkbar, im Bereich welcher eine so ausgiebige Vermehrung der Ectodermzellen erfolgt, dass dieselben daselbst mehrschichtig werden. Diese beiden verdickten Felder bilden die Anlage des sog. Tentakelbodens (Fig. 69 B, *tb*). Bald erhebt sich im Bereich desselben eine als Tentakelstiel (Fig. 69 B, *ts*) bezeichnete Firste, aus welcher die Anlage des eigentlichen Fangfadens (*t*) erwächst. Gleichzeitig mit der ersten Anlage des Tentakelapparates zeichnen sich vier adradial gelegene Zellreihen durch ihre rege Proliferation aus. Diese Zellen bedecken sich mit anfangs feinen und kurzen Wimpern, welche langsam hin und her zu schlagen beginnen und bald unter einander verkleben, wodurch die Schwimmplättchen (Fig. 68 *r*) gebildet werden. Es entstehen auf diese Weise auf jeder der 4 Anlagen zwei Reihen von Schwimmplättchen, so dass in diesen ersten Stadien die 8 Rippen paarweise einander genähert erscheinen. Ursprünglich weist jede Rippe nur sehr wenige (meist 4—6) Schwimmplättchen auf, und erst nach dem Verlassen der Eihüllen wird ihre Zahl in der Regel vermehrt. Die Schwimmplättchen sind, wie gezeigt wurde, auf verschmolzene Wimpern



zurückzuführen; sie sind höhere Differenzirungen eines den Ahnenformen der Ctenophoren zuzuschreibenden continuirlichen Wimperkleides. In dieser Hinsicht ist es von Interesse, dass es CHUN (No. 3) möglich war, an dem Embryo von *Eucharis multicornis* eine feine, die ganze Oberfläche bedeckende Bewimperung nachzuweisen. Von dieser erhalten sich zeitlebens nur 8 feine, meridionale Wimperreihen, welche von den Schwimmlättchenreihen zum oberen Körperpole verlaufen und die Verbindung mit dem daselbst gelegenen Sinneskörper herstellen. Auch dieses vielleicht als Centrum des Nervensystems aufzufassende apicale Sinnesorgan entwickelt sich aus einer Verdickung des Ectoderms (Fig. 68). In einzelnen dieser Zellen werden die anfangs kleinen, später an Grösse zunehmenden Otolithen gebildet, welche schliesslich nach oben ausgestossen werden, um den auf 4 S-förmigen Federn (Cilien) suspendirten

**Fig. 68.** Schema eines Ctenophoren-embryos zur Zeit der Bildung der Entodermssäcke. Sämmtliche Organe im transversalen Durchschnitt; nur die Anlage der Wimperplättchen *r* entspricht der Oberflächenansicht.

*ot* Otolithen, *t* Anlage des Tentakelapparates, *ms* Mesoderm, *en* Entoderm, *ec* Ectoderm, *g* Gallerte, *m* Magen, *c* centrale Darmhöhle, *d* Divertikel derselben (Anlage der Entodermssäcke).



Otolithenhaufen zusammensetzen. In vielen Fällen werden die ersten Otolithen im Epithel in 4 Gruppen, entsprechend den einzelnen Quadranten des Ctenophorenkörpers, angelegt (A. AGASSIZ, FOL). Das über dem Sinnesorgan entwickelte glockenförmige Gehäuse entsteht ähnlich den Schwimmlättchen aus 4 Gruppen mit einander verschmelzender längerer Cilien (Fig. 68, 70, 72). Im Zusammenhang mit diesem Sinneskörper legen sich die bewimperten Polplatten (Fig. 63 *p*) als anfangs runde, später langausgezogene verdickte Stellen des Ectoderms an.

Wir haben gesehen, dass an der Anlage des Gastrovascularsystems zwei Abschnitte unterschieden werden können (Fig. 67 *C*), ein unterer, als Ectodermeinstülpung entstandener, dessen Innenfläche sich bald mit einem Wimperkleide bedeckt und aus dem später der sog. Magen hervorgeht (*st*), und ein oberer, von Entodermzellen umgrenzter Abschnitt (*d*), welcher die Anlage des Trichters und der Gefässe darstellt. Die Differenzirung dieses oberen, entodermalen Abschnittes in seine einzelnen Theile kann im Wesentlichen auf eine Art Divertikelbildung zurückgeführt werden. Wie in Fig. 67 *C* zu erkennen ist, zeigen die Entodermzellen, unter welchem Namen wir nun die Makromeren nach Abgabe der Ectoderm- und Mesodermelemente bezeichnen, eine Tendenz, sich um die centrale Höhle *d* radiär zu orientiren. Wenn wir die Uebergangsstelle der Magenanlage in die Anlage des Trichters als Schlundpforte oder Trichterspalte bezeichnen wollen, so rückt dieselbe bei fortschreitendem Längenwachsthum des Magens in das Innere der centralen Höhle *d* vor, indem sie einen Wall aufhebt, durch welchen ein centraler Abschnitt dieser Höhle von einem seitlichen getrennt wird

(Fig. 68). Dieser seitliche Abschnitt bleibt aber nicht als einheitlicher Raum erhalten, sondern zerfällt in 4 Divertikel, welche ihrer Entstehungsweise nach in ihrem oberen Theile mit der centralen Trichteranlage communiciren und mit ihren blinden Enden oralwärts gerichtet sind (Fig. 68 *d* und Fig. 69 *A*). Da die überwiegende Masse der Entodermzellen sich um diese 4 Blindsäcke gruppirt, so zerfällt sie von nun an in die sog. 4 Entodermssäcke, von denen je einer einem Quadranten des Ctenophorenkörpers entspricht. Die deutliche Trennung dieser 4 Entodermssäcke wird durch das gleichzeitige Auftreten der Gallerte (Fig. 69

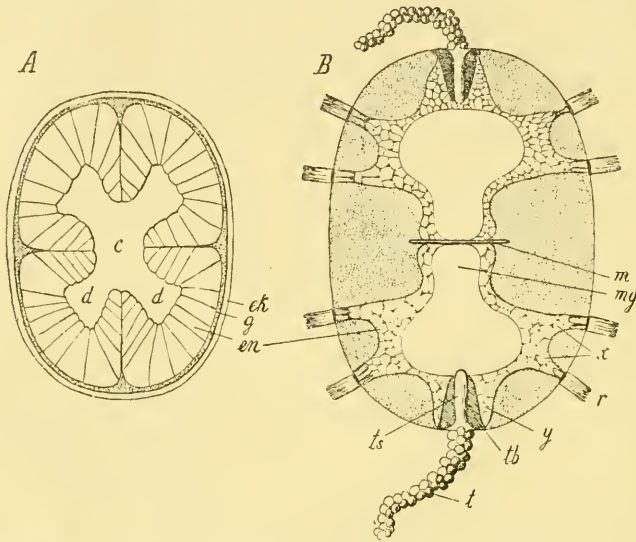


Fig. 69. Weiterbildung des Gastrovascularsystems (nach CHUN).

*A* Embryo von Beroë, im optischen Querschnitt zur Zeit der Bildung der 4 Entodermssäcke. *ek* Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Gallerte.

*B* Ausbildung des definitiven Canalsystems an einem Embryo von Eucharis multicornis. Ansicht von unten. *m* Magen, *mg* Anlage der Magengefäße, *x* Anlage der Meridionalgefäße, *r* Wimperplättchen, *y* Anlage des Tentakelgefäßes, *tb* Tentakelboden, *ts* Tentakelstiel, *t* Senkfaden.

*A*, *g*) wesentlich begünstigt. Diese durchsichtige Secretmasse sammelt sich zwischen dem Magen, dem Entoderm und dem oberflächlichen Ectoderm an und bildet besonders zwischen die Entodermssäcke sich erstreckende, septenartige Fortsetzungen. Das rasche Anwachsen der Gallerte, in welche bald Zellen einwandern, bedingt die beträchtliche Grössenzunahme des Embryos in diesen Stadien. Durch die Entwicklung der Gallerte wird aber auch im weiteren Verlaufe die Anlage des Gastrovascularsystems immer mehr von der Körperoberfläche abgedrängt. Nur entsprechend den 8 Rippen und der Tentakelanlage erhält sich ein inniger Contact (Fig. 69 *B*) und hier sind durch eine mächtige Häufung von Entodermzellen die Stellen gekennzeichnet, an denen durch weitere Divertikelbildung die 8 Rippengefäße (Meridionalcanäle) und die Tentakelgefäße zur Entwicklung kommen. Auf eine ähnliche Divertikelbildung ist die Entstehung der beiden Magengefäße zurückzuführen (Fig. 69 *B*, *mg*). —

Die Bildungsweise der 4 Entodermssäcke durch das tiefere Eindringen der Schlundpforte, welche durch CHUN (No. 3) beschrieben und in Fig. 18

Taf. VII dargestellt worden ist, erinnert an die ganz ähnliche Bildungsweise der beiden primären Magentaschen des Scyphistoma nach GOETTE. Vgl. pag. 68.

Während dieser Umbildungen hat sich bereits am Magen (Fig. 69 *B, m*) die ihm zukommende, charakteristische, laterale Compression geltend gemacht. Dagegen zeigt der zum Trichter sich umwandelnde, centrale Theil des Gefässsystems eine bei allen Ctenophoren mehr oder weniger deutliche Compression nach der Richtung der anderen (sagittalen) Nebenaxe, so dass diese Verhältnisse durch CHUN (No. 3) zur Bezeichnung der Kreuzaxen verwerthet werden konnten. Je mehr das Gefässsystem sich ausbildet, desto mehr erlangen die Entodermzellen die histologischen Characterere der definitiven Gefässwandung.

Wir haben die Anlage des Mesoderms so weit verfolgt, bis es bei der fortschreitenden Einstülpung der Gastralhöhle an die Kuppe derselben gelangt, um sich schliesslich am Scheitel des Embryos an der Innenfläche des Ectoderms flächenhaft auszubreiten. Die so entstandene Platte, welche sich immer mehr und mehr vom Entoderm emancipirt, verlängert sich anfangs bloss nach der Richtung der Transversalebene, später jedoch bildet sich durch neue Mesodermwucherung vom Centrum der Anlage aus eine kreuzförmige Mesodermanlage (Fig. 71 *m*), an der wir zwei längere laterale und zwei kürzere sagittale Mesodermstreifen unterscheiden können. Die ersteren legen sich an die Tentakelanlage dicht an (Fig. 70 *A* und *B*) und liefern die mesodermale Axe, vor Allem die Muskulatur der Tentakel, während die medialen Streifen zum Sitz der Bildung von Wanderzellen werden (Fig. 71 *g*), welche in die Gallerte einwandern und den zelligen Elementen des Gallertgewebes den Ursprung geben, indem sie sich daselbst in sternförmige Bindegewebszellen und verästelte Muskelfasern umwandeln.

In Bezug auf die Entwicklung der Mesodermgebilde sind wir ausschliesslich der Darstellung METSCHNIKOFF'S (No. 16) gefolgt. Früher wurde von KOWALEVSKY (No. 15) und CHUN (No. 3) die Entstehung der Elemente des Gallertgewebes auf eine Einwanderung von Zellen des Ectoderms (sowohl des oberflächlichen, als auch des Magenepithels) zurückgeführt. Nach CHUN sollte diese Einwanderung mit dem embryonalen Leben nicht zum Abschlusse kommen, sondern zeitlebens dem Gallertgewebe neue Muskelemente zuführen. Insoweit eine Einwanderung von Ectodermelementen in die Gallerte während des embryonalen Lebens in Frage kommt, stellt METSCHNIKOFF das Vorkommen einer solchen direct in Abrede. Es würde demnach das Gallertgewebe dem Wesen nach eine mesodermale Bildung sein, und, wenn auch in späteren Stadien ectodermale Muskelfasern secundär in das Mesoderm sich

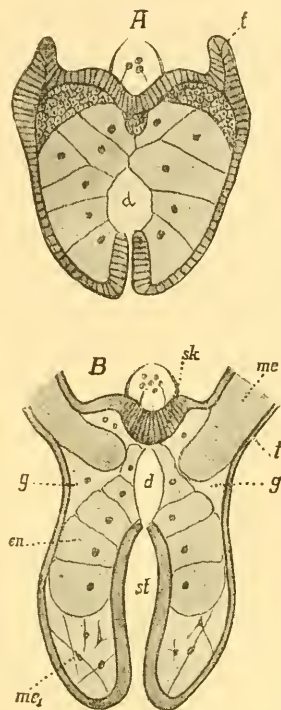
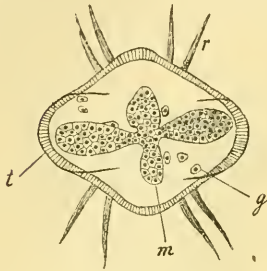


Fig. 70. Zwei Entwicklungsstadien von Callianira bialata (nach METSCHNIKOFF aus LANG'S Lehrbuch). *en* Entoderm, *me* Mesoderm, *me* Mesenchym, *t* Tentakel, *sk* Sinneskörper, *d* Darmhöhle, *st* Schlund (Anlage des Magens). *g* Gallerte.

einsenkten, so würde hiedurch an der eigentlichen Natur des Gallertgewebes Nichts geändert.

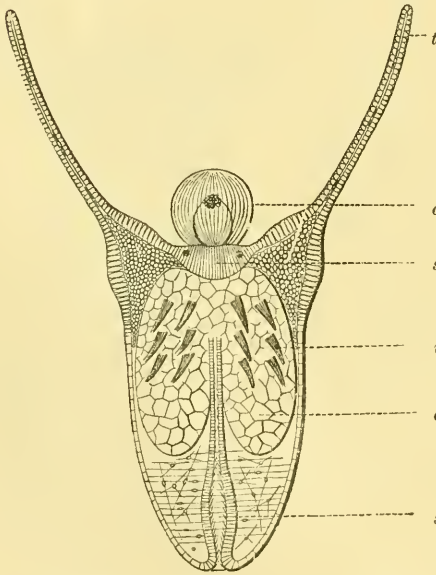
Um das Vorhandensein von vier, im Kreuz gestellten Mesodermstreifen zu erklären, erblickt KLEINENBERG (Anneliden I. No. 26 pag. 13) in demselben



**Fig. 71.** Embryo von *Callianira bialata* in der Ansicht von oben (nach METSCHNIKOFF).

*r* Wimperplättchen, *t* Anlage des Tentakelapparates, *m* kreuzförmige Mesodermanlage, *g* Wanderzellen in der Gallerte.

einen Hinweis auf die Anwesenheit von 4 Tentakeln (2 laterale und 2 sagittale) bei den Ahnenformen der Ctenophoren, von denen die der sagittalen Ebene rückgebildet worden wären. Es ist von Interesse, dass bei den Beroiden, welche der Senkfäden entbehren, eine ganz ähnliche Mesodermanlage sich vorfindet, welche am Scheitelpole sich nach der transversalen Richtung verbreitet und dort unter zwei Ectodermverdickungen (rudimentäre Tentakelanlagen) zu liegen kommt (METSCHNIKOFF). Das



**Fig. 72.** Junge Larve von *Callianira bialata* (nach KOWALEVSKY aus HATSCHEK'S Lehrbuch).

*t* Tentakel, *ot* Gehörorgan, *so* Scheitelorgan, *wp* die Reihen von Wimperplättchen, *en* die vier Entodermstümpfe, *s* Schlund.

weitere Schicksal dieser Mesodermanlage konnte hier nicht verfolgt werden.

Betreffs der Entwicklung der Geschlechtsorgane, welche nicht mehr in das Bereich der Embryonalentwicklung fällt, sondern in späteren Stadien eintritt, hat R. HERTWIG durch seine Beobachtungen an *Callianira* wahrscheinlich gemacht, dass dieselben ectodermalen Ursprunges seien. Die Geschlechtsproducte reifen allerdings dicht unter dem Epithel der Meridionalgefäße, doch deutet ein Zellstrang, der das Ectoderm mit den Geschlechtsorganen verbindet, auf den ectodermalen Ursprung der letzteren. Auch wurden säckchenförmige Einstülpungen des Oberflächenepithels beobachtet, welche vielleicht die ursprüngliche Anlage von Genitalsäckchen darstellen.

**Metamorphose.** Nachdem durch die Beobachtungen von J. PRICE und JOH. MÜLLER der Nachweis erbracht war, dass die Jugendformen der Rippenquallen den ausgebildeten Thieren ziemlich ähnlich seien, dass demnach in den Entwicklungscyclus derselben kein Generationswechsel eingeschoben sei,

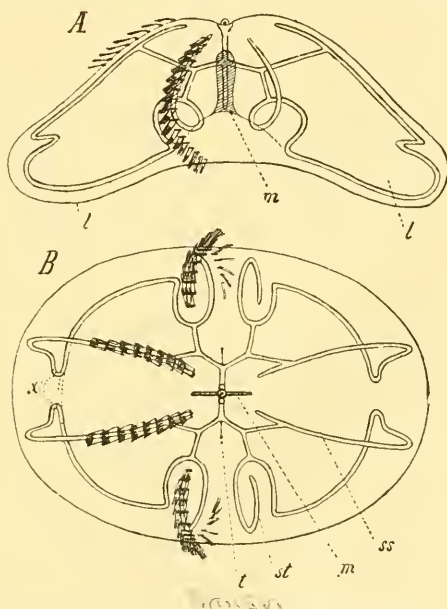
war man geneigt, für dieselben eine directe Entwicklung in Anspruch zu nehmen. Erst MC CRADY zeigte durch die Beobachtung, dass die jungen, dem Eie entschlüpfenden Bolinen nach dem Typus der Cydippen gebaut seien, das Vorhandensein einer ziemlich ausgeprägten Metamorphose. Seitdem ist dieselbe durch AL. AGASSIZ, W. FEWKES und vor Allem durch C. CHUN ausführlich bekannt geworden.

Insofern die Cydippidae durch das Fehlen von Anastomosen der Meridionalgefäße und durch die blinde Endigung der Magengefäße zeit lebens den ursprünglichsten Typus der Gefäßvertheilung beibehalten, weist bei ihnen die Metamorphose einen einfachen Verlauf auf. Immerhin verdient es erwähnt zu werden, dass die im Querschnitt runden Pleurobrachien in den Jugendzuständen durch Verkürzung des sagittalen Durchmessers compress erscheinen und in dieser Hinsicht an die Mertensien erinnern (CHUN). Wenn die Vermuthung CHUN's sich bestätigte, wonach die merkwürdige Thöe paradoxa, welche durch den Besitz eines einzigen, aus einer schornstein-

Fig. 73. Medusenförmiges Stadium von *Eucharis multicornis* (nach CHUN).

*A* Ansicht von der sagittalen Ebene, *B* Ansicht von oben. Rechtersseits sind die Rippen weggelassen.

*m* Magen, *l* Mundlappen, *t* rudimentärer Tentakelapparat, *st* subtransversales, *ss* subsagittales Meridionalgefäß. Bei *x* ist durch punktirte Linien die spätere Gefäßverbindung angedeutet.



artig neben dem Sinneskörper vorstehenden Tentakelscheide vorstreckbaren Senkfadens gekennzeichnet ist, in den Entwicklungskreis von *Lampetia Panzerina* gehört, so würde einigen Cydippiden eine viel ausgeprägtere Metamorphose zuzuschreiben sein.

Die Metamorphose der *Lobatae* ist durch MC CRADY, A. AGASSIZ, (*Bolina* No. 1), FOL (*Euramphaea* No. 7), W. FEWKES (*Ocyrrhöe*, *Mnemiopsis* No. 5 u. 6) und vor Allem durch CHUN's (No. 3) ausführliche Darstellung des Entwicklungsganges von *Eucharis multicornis* bekannt geworden. Besonders die letztere Form weist eine Reihe sowohl durch den Habitus, als durch den Gefäßverlauf von der ausgebildeten Form differenter Larvenstadien auf. Der Ausgangspunkt ist auch hier wieder ein *Mertensia-Stadium* vom Bau der Cydippen (Fig. 63) mit deutlich verkürztem sagittalen und verlängertem transversalen Durchmesser, was um so mehr auffallen muss, als bei der ausgebildeten Form das umgekehrte Längenverhältniss der beiden Kreuzaxen vorherrscht. In dem nun folgenden ersten Stadium mit

Lappenanlagen macht sich ein beträchtliches Längenwachstum der Meridionalgefäße bemerkbar. Hierbei werden die subsagittalen Gefäße zunächst länger als die subtransversalen, und dementsprechend weisen die subsagittalen Rippen auch eine grössere Zahl von Schwimmlättchen auf. Im weiteren Verlaufe nun treten die Meridionalgefäße in die Mundlappen ein, und ihre unteren Enden krümmen sich, wobei die subtransversalen an Länge überwiegen. Während nun bei der ausgebildeten Form die unteren Enden der Gefäße in jedem Lappen in der Weise verbunden sind, dass die beiden subtransversalen und die beiden subsagittalen Gefäße je mit einander in Communication treten, bildet hier das subtransversale Gefäss mit dem subsagittalen desselben Quadranten ein geschlossenes Gefässsystem (Fig. 73). Es folgt nun ein in Gefässverlauf ziemlich gleiches Stadium von medusenförmigem Habitus (Fig. 73), bei welchem schon — ähnlich der ausgebildeten Form — der sagittale Durchmesser den transversalen überwiegt. Bei dieser Larve, welche durch schlagende Bewegungen ihrer Mundlappen sich medusenähnlich im Wasser bewegt, erfolgt eine vollständige Rückbildung

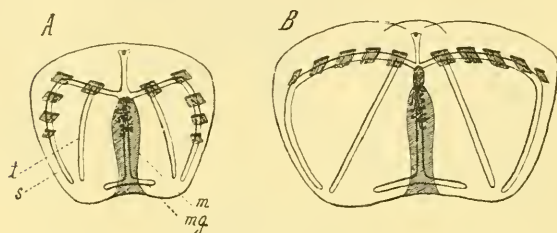


Fig. 74. Zwei Entwicklungsstadien von *Cestus Veneris* (nach CHUN).

*A* schliesst sich an die Cydippenform an. *m* Magen, *mg* Magengefäss mit seinen Ausläufern, *s* subsagittales, *t* subtransversales Meridionalgefäss. *B* etwas älteres Stadium mit definitiver Stellung der Wimperplättchen.

des Tentakelapparates (*t*), welcher im darauffolgenden *Bolinastadium* durch eine neue Tentakelanlage ersetzt wird. In dem letzteren wird die typische  $\alpha$ /Körperform und die Gefässvertheilung der *Lobptae* erreicht, indem einerseits die Verbindung der subtransversalen mit den subsagittalen Gefässen gelöst wird, während die gleichnamigen Gefässe jedes Lappens mit ihren unteren Enden in Communication treten (Fig. 73 *B* bei *x*), andererseits jedes bisher blind endigende Magengefäss an seinem oralen Ende zwei quere Ausläufer treibt, welche in die subtransversalen Gefässe derselben Seite einmünden. Unter Ausbildung der für *Eucharis* charakteristischen Blindsäcke oberhalb der Tentakelbasis (umgewandelte Tentakelscheide) und der Hautpapillen wird die Form des ausgewachsenen Thieres erreicht.

Es gelang CHUN, den Nachweis zu erbringen, dass das *Mertensiastadium* unter gewissen Verhältnissen zur Geschlechtsreife gelangt, so dass demnach für Ctenophoren das Vorkommen einer merkwürdigen Heterogonie erwiesen ist.

Die Metamorphose der Cestidae geht — wie wir durch CHUN für *Cestus* wissen — von einem ganz ähnlichen *Mertensiastadium* aus, wie die von *Eucharis*. Auch hier ist anfangs der sagittale Durchmesser kürzer als der transversale, obgleich er später an dem bandförmigen Körper so ungeheuer überwiegt. Was das cydippenähnliche Ausgangsstadium von *Cestus* besonders characterisirt, ist das Vorhandensein eines einzigen Schwimmlättchens an jeder Rippe, welches dem obersten der 4 embryonalen Schwimmlättchen entspricht, von denen die unteren rückgebildet werden. Der weitere Verlauf der Metamorphose ist ziemlich einfach. Die Larve wird zunächst im Querschnitte rund und dann nach der transversalen Richtung abgeplattet (Fig. 74 *A*), so dass immer mehr und mehr die flache Bandform sich herausbildet.

Gleichzeitig wachsen die anfangs kurzen Meridionalgefässe und das Magengefäss nach unten aus. Das letztere treibt bald zwei quere Ausläufer (Fig. 74 *mg*), welche dem unteren Rande der Larve parallel laufen. Von den Meridionalgefässen wachsen die subsagittalen (Fig. 74 *s*) immer mächtiger aus und krümmen sich dabei bogenförmig, während in ihrem oberen Abschnitte neue Schwimmplättchen gebildet werden, welche anfangs quer zum Meridionalgefäss gestellt sind, später dagegen (entsprechend den Verhältnissen der ausgebildeten Form) mit ihrer Basis sich nach dem Längsverlauf des Gefässes einstellen (Fig. 74 *A* u. *B*). In den unteren Ecken der nunmehr trapezförmigen, flachgedrückten Larve (Fig. 74 *B*) treffen die Enden der Meridionalgefässe und der Ausläufer des Magengefässes zusammen und verschmelzen daselbst, wodurch der Gefässverlauf des ausgebildeten Thieres erreicht ist.

Die durch ALLMAN (No. 2) und AL. AGASSIZ (No. 1) bekannt gewordene Metamorphose der Beroiden verläuft allgemein einfach. Die Larve ist anfangs im Querschnitte rund, später plattet sie sich transversal ab. Von den Meridionalgefässen wachsen die subsagittalen zuerst mächtiger aus und erreichen den Mundrand, wo sie mit zwei längs desselben verlaufenden Ausläufern des Magengefässes dieser Seite zusammentreffen und verschmelzen. Erst später treffen die subtransversalen Gefässe mit diesem Queraste zusammen, worauf die Ramificationen der Gefässe auszuwachsen beginnen.

**Allgemeines.** Die Ctenophoren weisen eine ganze Reihe von Zügen ihrer Organisation auf, durch welche eine nähere Verwandtschaft mit den Cnidaria, oder Coelenterata im engsten Sinne, begründet zu sein scheint. Hierher gehören, wenn wir von der mehr äusserlichen Aehnlichkeit des gallertigen, durchsichtigen Körpers absehen: vor Allem der Besitz eines ganz ähnlichen Gastrovascularsystems, das Vorhandensein von Tentakeln (Senkfäden), deren Basis Beziehungen zu den Canälen dieses Systemes aufweist, die Lagerung der reifenden Geschlechtsproducte an diesen Canälen und die ähnliche Beschaffenheit der Eier. In der That wurden die Ctenophoren bisher gewöhnlich mit den Cölenteraten vereinigt und von HAECKEL (No. 11), dem sich auch CHUN (No. 3) anschloss, in der Gruppe der Cladonemiden und der dieser zugehörigen Ctenaria das vermittelnde Glied zwischen Anthomedusen und Ctenophoren vermuthet. Wenn nun auch diese Gattung durch den Besitz bloss zweier Randtentakel und diesen entsprechender Blindsäcke in der Schirm-Gallerte (Tentakeltaschen) und durch die 8 exumbrales, den Rippen entsprechenden Nesselwülste eine merkwürdige Uebereinstimmung mit den Ctenophoren aufweist, so wurde die Ansicht, dass diese Uebereinstimmung auf wahrer Homologie beruhe doch einigermassen durch HARTLAUB (No. 9 u. 10) erschüttert, welcher den Nachweis erbringen konnte, dass bei der nahe verwandten Eleutheria jene über dem Magen gelegene Bruthöhle als Ectodermeinstülpung von der Schirmhöhle aus entstehe und daher nicht, wie HAECKEL wollte, dem Trichter der Ctenophoren homologisirt werden könne. Schon früher hatte R. HERTWIG gewichtige Gründe, welche gegen die Ableitung der Ctenophoren von den verhältnissmässig hoch und nach bestimmter Richtung ausgebildeten Cladonemiden sprechen, beigebracht (No. 12, pag. 444).

Es scheint uns aber, als wenn nicht diese Schwierigkeiten allein, sondern mehr Gründe allgemeiner Natur dafür maassgebend waren, dass in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten (R. HERTWIG, LANG, HATSCHEK) den Ctenophoren eine mehr selbstständige Stellung eingeräumt wurde. Wir haben als Stamm- und Ausgangsform der Cnidaria den frühesten

Polypen, ein hydraähnliches Wesen, kennen gelernt und halten es für wahrscheinlich, dass der radiäre Bau sich hier — wie so häufig — im Zusammenhange mit der festsitzenden Lebensweise entwickelt hat. Wo im Kreise der Cnidaria pelagisch lebende Arten auftreten, können wir sie ungezwungen auf festsitzende Formen, von denen sie abstammen, zurückführen. Die Form der Meduse muss demnach als ein modificirter, zu freier Beweglichkeit gelangter Polyp betrachtet werden. Alle diese pelagisch lebenden Cnidaria haben jedoch gleichsam als Zeichen, dass sie secundäre, von einer festsitzenden Form sich herleitende Bildungen sind, folgende Characteristica: 1. den Verlust des allgemeinen Wimperkleides und die Ausbildung neuer auf Muskelwirkung beruhender Locomotionsorgane; 2. eine geringe Neigung der exumbrales Seite der Glocke, irgend welche Organbildungen zu produciren. Dieses letztere Merkmal der Cnidaria-Meduse hängt mit der ursprünglichen Bedeutung ihres Scheitelpoles als Befestigungspunkt und der früher ziemlich versteckten und bedeutungslosen Lage der exumbrales Seite, welche der unteren Kelchfläche des Polypen entspricht, zusammen.

Die Ctenophoren weisen nun in ihrer Ontogenie kein polypenähnliches Stadium auf. Wir würden auf den Mangel desselben kein allzugrosses Gewicht legen, da die Ontogenie von Geryonia und Pelagia uns ein Beispiel giebt, wie rasch gerade dieses Stadium bei abgekürzter Entwicklung bis zur Unkenntlichkeit verwischt wird. Also nicht der Umstand, dass die Ontogenie der Ctenophoren keinen Hinweis auf ein festsitzendes Stadium enthält, sondern einige hervorragende Züge der Organisation der Ctenophoren machen es uns wahrscheinlich, dass sich in die Ahnenreihe derselben niemals ein festsitzendes Stadium eingefügt hat. Als hauptsächlichster, locomotorischer Apparat fungirt hier ein System, das auf Wimperbewegung beruht. Diese ursprünglichste Bewegungsform gewinnt hier eine Bedeutung und Ausbildung, wie nirgends sonst im Thierreiche, während bei den Cnidaria die Wimperbewegung nicht in gleicher Weise in den Vordergrund tritt. Das Vorhandensein des vielleicht als Centralpunkt des Nervensystems aufzufassenden Sinnesorganes am Scheitelpole lässt es als wenig wahrscheinlich erscheinen, dass an diesem Punkte bei etwaigen Ahnenformen eine zur Lostrennung gekommene und vernarbte Anheftungsstelle vorhanden war. Ferner spricht der Reichthum an Organbildungen der äusseren Körperoberfläche (welche der Exumbrella entsprechen würde) gegen directe Beziehungen zwischen Medusen und Ctenophoren.

Nach dem Gesagten müssen wir es als das Wahrscheinlichste bezeichnen, dass die Ctenophoren einen selbstständigen Stamm des Thierreichs repräsentiren, welcher mit den Cnidaria (Coelenterata s. str.) nur an seiner Wurzel zusammenhängt und mit ihnen nur jene Ahnenformen gemeinsam hat, welche der Fortsetzung und Umwandlung in die Polypenform vorhergingen. Die Ctenophoren haben höchst wahrscheinlich die ursprüngliche, pelagische Lebensweise stets beibehalten und die ebenso ursprüngliche Form der Bewegung durch Wimperung zur höchsten Entwicklung gebracht, ohne sie gegen die secundäre Bewegungsart durch Muskelwirkung zu vertauschen. Wenn wir uns ein Bild der hypothetischen, pelagischen Stammform der Ctenophoren entwerfen wollten, so würde dasselbe vielleicht am ehesten gewissen Actinienlarven entsprechen, welche am vorderen Körperpole einen Wimperschopf, am hinteren Körperpole die Mundöffnung erkennen lassen, während im Inneren bereits durch Septenbildung die Entwicklung der Magentaschen angebahnt ist.



Der Wimperschopf am vorderen Körperende hätte dann den Ausgangspunkt für die Ausbildung des apicalen Sinnesorganes abgegeben, indest die Ausbildung der Rippen mit der Weiterentwicklung der Magentaschen Hand in Hand gegangen wäre.

Wenn wir also nur für die Wurzel der Cnidarier und der Ctenophoren einen gemeinsamen Stamm anerkennen, so ergibt sich im Weiteren die Frage, in wie weit die Ctenophoren Beziehungen zur hypothetischen Ahnenform der Bilaterien aufweisen. Anscheinend ist die Annahme solcher Beziehungen nicht völlig von der Hand zu weisen. Die übereinstimmende Lage des Centralnervensystems am vorderen Körperpole bei Ctenophoren und vielen Wurmlarven, die Anlage des Mesoderms als gesondertes Keimblatt, welches in der Form von 4 im Kreuz gestellten Mesodermstreifen sich anordnet, die hohe Entwicklung des Mesenchymgewebes scheinen für eine solche Annahme zu sprechen. Vor Allem ergeben sich — wie wir sehen werden — manche übereinstimmende Züge mit der Entwicklung der Turbellarien. Es scheinen demnach gewisse Beziehungen zwischen den Rippenquallen und der hypothetischen Ahnenform der Bilaterien zu bestehen. Immerhin nehmen wir aus vielen Ursachen Anstand, uns die letztere direct als Ctenophore vorzustellen. Gegenüber den Turbellarien, die durch das Beibehalten des allseitigen Wimperkleides an ursprüngliche Verhältnisse erinnern, repräsentiren die Ctenophoren einen nach einseitiger Richtung selbstständig ausgebildeten Seitenast des Stammbaumes, der wohl kaum zu einer directen Weiterbildung höherer Thierformen die Grundlage abgab.

Man hat in den merkwürdigen Formen: *Coeloplana* Metschnikowii und *Ctenoplana* Kowalevskii directe Zwischenformen zwischen Ctenophoren und Turbellarien zu erkennen geglaubt (No. 13 u. 14). Uns scheinen dieselben jedoch keine weiteren Eigenthümlichkeiten darzubieten, als sich aus dem typischen Ctenophorenbau durch Anpassung an die kriechende Lebensweise ungezwungen erklären lassen. Die Uebereinstimmung mit den Turbellarien würde sodann auf blosser Analogie beruhen. Eine solche Erklärung erscheint zulässig, da auch unter den echten Rippenquallen einigen Formen das Vermögen zukommt, sich mittelst der sohlenförmig verbreiterten Mundränder an feste Flächen anzusaugen und an denselben zu kriechen (*Lampetia*), so dass hier der Ausgangspunkt für eine Entwicklung nach dieser Richtung gegeben ist. Dass mit der Rückbildung der Rippen die allgemeine Bewimperung secundär wieder mehr in den Vordergrund trat, darf nicht allzu auffällig erscheinen, da CHUN und R. HERTWIG nachgewiesen haben, dass Reste einer allgemeinen Bewimperung auch im ausgebildeten Zustande der Ctenophoren sich erhalten.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass in der Entstehung von 4 Entodermsäcken, in dem Vorhandensein von 4 Mesodermstreifen, in der Entwicklung der Rippen auf 4 adradial gestellten Ectodermverdickungen etc. eine deutliche Tendenz hervortritt, den vierstrahlig-radiären Typus zur Ausbildung zu bringen. Wahrscheinlich hat sich der zweistrahlige Bau der Ctenophoren aus dem vierstrahligen durch differente Entwicklung je zweier gegenüberliegender Radien herausgebildet, so dass der zweistrahlige Bau nicht den einfachsten Zustand des Radiärtypus darstellt, sondern einem abgeleiteten Verhältniss entspricht.

## Litteratur.

1. Agassiz, Al. *Embryology of the Ctenophorae. Mem. Amer. Acad. of Arts and Science. Vol. 10. Cambridge. 1874.*
2. Allman, G. J. *Contribution to our knowledge of the structure and development of the Beroïdac. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 4. 1862.*
3. Chun, C. *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. Leipzig. 1880.*
4. Claus, C. *Ueber Deiopea kaloktenota Chun, nebst Bemerkungen über die Architektonik der Rippenquallen. Arb. Zool. Inst. Wien. 7. Bd. 1886.*
5. Fewkes, J. W. *Notes on Acalephs of the Tortugas. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 9. 1883.*
6. Fewkes, J. W. *On the Acalephs of the East-Coast of New-England Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. 9. 1883.*
7. Fol, H. *Ein Beitrag zur Entwicklungs-Geschichte einiger Rippenquallen. Med. Inaug. Diss. Berlin. 1869.*
8. Gegenbaur, C. *Studien über Organis. und System der Ctenophoren. Arch. f. Naturg. 22. Bd. 1856.*
9. Hartlaub, Cl. *Bau der Elcutheria. Zool. Anz. 9. Jg. 1886.*
10. Hartlaub, Cl. *Zur Kenntniss der Cladonemiden. II. Vorl. Mittl. Zool. Anz. 10. Jg. 1887.*
11. Haeckel, E. *Ursprung und Stammesverwandtschaft der Ctenophoren. Sitzungsber. Jen. Ges. f. Med. und Nat. 1879.*
12. Hertwig, R. *Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.*
13. Korotneff, A. *Ctenoplana Kowalevskii. Zeitschr. Wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
14. Kowalevsky, A. *Coeloplana Metschnikowii. Nachr. der Liebhaber der Naturerk. etc. Moskau 1882 (Russisch). Zool. Anz. 1880.*
15. Kowalevsky, A. *Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mem. Acad. St. Pétersbourg. VIIe. Série. Tom. 10. 1866.*
16. Metschnikoff, E. *Vergl. embryologische Studien. 4. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.*
17. Semper, C. *Entwicklung der Eucharis multicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 9. Bd. 1858.*

## IV. Capitel.

# PLATHELMINTHEN.

### I. Turbellarien.

- Systematik: A. Dendrocölen, mit verzweigtem Darm.
- a) Polycladen, mit einem in der Mitte gelegenen Hauptdarm, der zahlreiche Aeste abgibt.
  - b) Tricladen, ohne Hauptdarm; an den Schlund setzen sich direct drei Darmäste an.
- B. Rhabdocölen, mit gerade gestrecktem, unverzweigtem Darm oder darmlos.
- a) Rhabdocölen, mit einer geräumigen Höhle in der Umgebung des Darms.
  - b) Alloiocölen, die Höhle in der Umgebung des Darmes durch starke Entwicklung des Parenchymgewebes reducirt.
  - c) Acölen, ohne gesonderten Darm.

Bei den auf dem Lande und im Süßwasser lebenden Turbellarien (Tricladen und Rhabdocölen) ist die Entwicklung eine directe, desgleichen bei manchen marinen Formen (Polycladen), während andere Polycladen eine Metamorphose mit freischwimmender bewimperter Larve durchlaufen. Am besten bekannt ist die Entwicklung der Polycladen, von denen wir zuerst die sich direct entwickelnden Formen behandeln werden. An sie schliessen sich die Polycladen mit Metamorphose an, da bei ihnen die Embryonalentwicklung in ganz ähnlicher Weise wie bei jenen verläuft. Abweichend gestaltet sich dieselbe dagegen bei den Tricladen, während die Rhabdocölen darin wieder den Polycladen nahe kommen, obwohl sie sich durch die Production von Dotterzellen auch den Tricladen anschliessen.

### 1. Polycladen.

#### A. Directe Entwicklung.

Die Entwicklung der Polycladen ist zumal durch die Arbeiten von GOETTE (No. 3), HALLEZ (No. 6), SELENKA (No. 20) und LANG (No. 13) genauer bekannt geworden.

Die Eier werden meistens, durch ein schleimartiges Secret verbunden, in Form einer einschichtigen Platte abgelegt, in welcher sie in gewisser Regelmässigkeit neben einander liegen. Bei den Euryleptiden sind sie durch einen Stiel an die Unterlage befestigt (SELENKA, LANG). Gewöhnlich ist jedes der Eier von einer dünnen Schale umgeben, welche in einzelnen Fällen (Pseudoceriden) mit einem Deckel versehen ist. Der zuweilen erst nach der Ablage erfolgenden Befruchtung pflegt die Bildung der beiden Richtungskörper voranzugehen. Diese lösen sich zuerst nicht vom Ei ab, sondern bleiben durch Dottersubstanz mit dem Ei verbunden. Zwischen ihnen dringt dann das Spermatozoon in das Ei ein. So verhält sich der Vorgang bei Thysanozoon nach SELENKA's Beobachtung. Da jedem Ei nur ein Spermatozoon mitgegeben ist, so scheint sich hier der Befruchtungsact immer mit grosser Sicherheit zu vollziehen.

Die Furchung ist eine inäquale. Schon die ersten beiden Blastomeren sind verschieden gross. Jede derselben theilt sich in zwei, aber auch diese vier Blastomeren sind an Grösse verschieden. Infolge ihrer Lage und Grössendifferenz sollen durch sie bereits die verschiedenen Körpergegenden des Embryos bezeichnet sein. Anfangs liegen die beiden kleinsten Blastomeren kreuzweise über den grösseren (Fig. 75 A). Sie bezeichnen den oberen, aboralen Pol, was auch durch die über ihnen liegenden Richtungskörper bestätigt wird, während die beiden grossen Blastomeren dem unteren, oralen Pol entsprechen. Weiter zeigt sich dann, dass schon jetzt durch die kleinere der beiden grossen Furchungskugeln das Vorderende, durch die grössere das Hinterende des Thiers bestimmt wird und dass die beiden kleinsten Blastomeren dessen Seitentheilen entsprechen.

Nachdem sich die 4 Blastomeren in einer Ebene angeordnet haben, knospt am oberen Abschnitt jeder einzelnen eine kleine Zelle hervor. So entstehen 4 Zellen, von denen später das gesammte Ectoderm seine Entstehung nimmt (Fig. 75 B). Sobald sich diese 4 Urectodermzellen eng an einander geschlossen haben, schnüren sich am aboralen Pol der grossen Blastomeren abermals 4 Zellen, die Urmesodermzellen, ab. Sie liegen so, dass sie von den Ectodermzellen nicht überdeckt werden (Fig. 75 C). Darauf folgt eine Vermehrung der Ectodermzellen auf ~~12~~,<sup>8/</sup> sowie eine solche des Mesoderms auf die gleiche Anzahl. Von den grossen Blastomeren haben sich nämlich 4 weitere Mesodermzellen losgeschnürt und die 4 zuerst vorhandenen theilten sich in 8. Ectoderm und Mesoderm überdecken kappenförmig die vier grossen Blastomeren, welche man nunmehr als Entoderm anzusprechen hat (Fig. 75 D). Am unteren Pol dieser 4 Urentodermzellen schnüren sich 4 kleinere Entodermzellen ab, ein Vorgang, der sich in ähnlicher Weise am oberen Pol wiederholt (Fig. 75 E). Wir erwähnen gleich hier, dass es die oberen und unteren Entodermzellen sind, welche das Darmepithel liefern, während die grossen mittleren eine Art von Nahrungsdotter bilden und bald zerfallen (Fig. 76 A u. B). — Noch bevor sich die Theilung der Urentodermzellen vollzieht, haben sich die Zellen des Ectoderms schon bedeutend vermehrt. Sie rücken nach unten vor und beginnen die Mesodermzellen zu überwachsen. Die Figuren 75 E und F zeigen diese Verhältnisse in schematischer Darstellung. Das weitere Wachstum des Ectoderms geht nun rasch vor sich, und bald sind Entoderm und Mesoderm völlig von ihm umgeben. Damit ist die Bildung der epibolischen Gastrula vollendet. Das Ectoderm bedeckt sich mit einem dichten

Kleid kurzer Wimperhaare, und der Embryo beginnt in der Eischale zu rotiren.

Wir haben die Furchung so dargestellt, wie sie LANG von *Discocelis tigrina* schildert. Obwohl in Einzelheiten abweichend, stimmt sie doch im Ganzen mit den Vorgängen überein, wie sie durch HALLEZ und SELENKA von anderen Polycladen (*Leptoplana*, *Eurylepta*) bekannt geworden sind. Der Unterschied betrifft die Bildung des Mesoderms und Entoderms. Bezüglich des ersteren schnüren sich nur einmal 4 Mesodermzellen von den grossen Blastomeren ab, die dann durch Theilung aus sich das Mesoderm hervorgehen lassen. Entodermzellen lösen sich nach SELENKA nur vom unteren Pol der grossen Blastomeren ab. — Nach GOETTE findet (bei Sty-

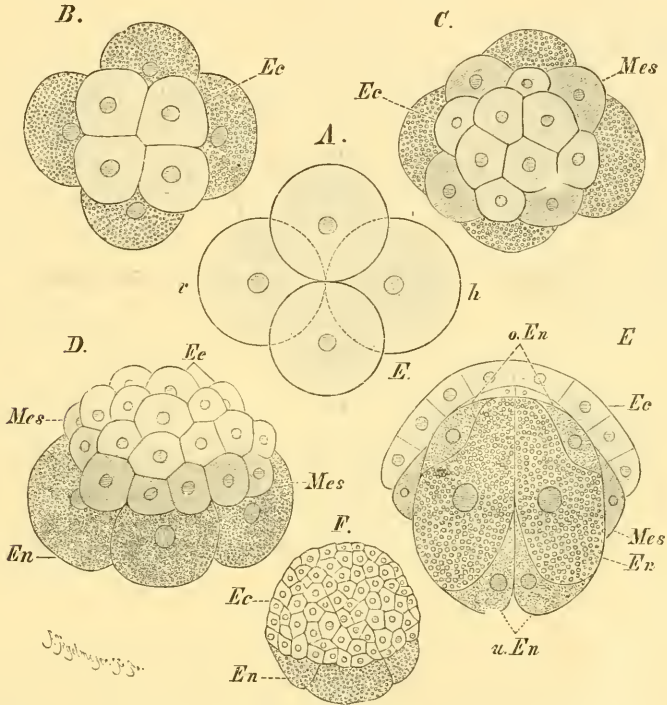


Fig. 75. A—F Furchungsstadien von Polycladeneiern (nach A. LANG).

A Schema eines Stadiums von 4 Blastomeren, von denen die beiden grösseren dem vorderen (v) und hinteren Körpertheil (h), die beiden kleineren, darüber liegenden den Seitentheilen entsprechen. B—D weitere Stadien von *Discocelis tigrina*, B u. C von oben, D von der Seite gesehen. E Schema der beginnenden epibolischen Gastrula im optischen Schnitt. F späteres Stadium der epibolischen Gastrula von *Thysanozoon brochii*, von der Seite gesehen.

Ec Ectoderm, En Entoderm, o. En und u. En oberes und unteres Entoderm, Mes Mesoderm.

lochus) eine Differenzirung des Mesoderms, wie sie von den anderen Autoren beschrieben wird, nicht statt. Die Zellen, welche in seinen Abbildungen jenen Mesodermzellen zu entsprechen scheinen, deutet er als Ectoderm. Stylochus stellt nach GOETTE einen ursprünglicheren Zustand dar, als die übrigen Polycladen, bei dem es zur Ausbildung eines Mesoderms noch nicht gekommen ist. Dieses Verhalten ergibt sich als eine Folge der Gestaltungsverhältnisse des Entoderms. Die mittleren Entodermzellen werden hier nicht zu Nähr-

substanz, sondern bilden mit den übrigen die Darmwand (Fig. 76 C). Alles vom Ectoderm umschlossene sieht GOETTE als Entoderm an. Erst nachdem durch die Umwandlung eines Theils der Entodermzellen in Nährsubstanz ein Darmtheil untauglich geworden war und ein anderer an seine Stelle einrücken musste, mag sich im Zusammenhang damit ein gesondertes Mesoderm herausgebildet haben.

Die weitere Ausbildung des Embryos von *Discocelis* besteht zunächst in einer völligen Umwachsung durch das Ectoderm und dem daraus resultirenden Schluss des Blastoporus. Die Elemente des Ectoderms werden mehr epithelartig, ihre Cilien kräftiger und dichter. Es

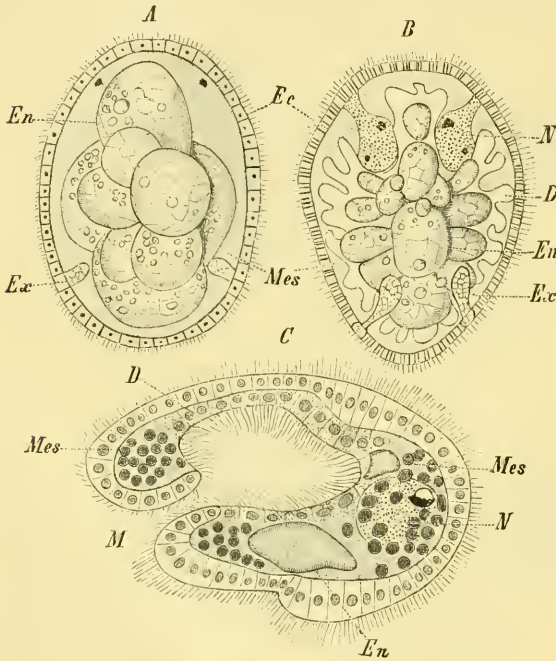


Fig. 76. A—C (nach A. LANG).

A und B Embryonen von *Discocelis tigrina*, von der Bauchseite gesehen. C Medianer Längsschnitt durch die GOETTE'sche Larve von *Stylochus pilidium*.

Ec Ectoderm, En Reste der Entodermzellen, im Zerfall begriffen, Ex Anlage der Excretionsorgane (?), D Darmäste und Darmepithel (in C), Mes Mesoderm. N Anlage des centralen Nervensystems.

tritt jetzt eine Aenderung in der äusseren Gestalt ein, indem sich der aborale Pol nach vorn zu, der orale nach hinten verschiebt. Das Vorderende kennzeichnet sich dadurch, dass hier als kleine Pigmentflecke die beiden ersten Augen auftreten (Fig. 76 A). Darunter kommt etwas später in Form zweier kolbigen Körper das Gehirn zur Anlage (Fig. 76 B). Diese Körper nehmen ihren Ursprung als Ectodermverdickungen, die später nach innen rücken und sich durch eine breite Commissur zu der gemeinsamen Masse vereinigen, welche sie beim ausgebildeten Thier darstellen. Von ihnen entstehen die beiden Längsnervenstämmen durch Auswachsen nach hinten zu. Als ectodermale Bildungen treten am hinteren Theil des ellipsoidischen Embryos zwei Zellenwucherungen auf (Fig. 76 A u. B, Ex), die vielleicht als Theile des Wassergefässsystems zu deuten sind.

Die Bildung des Darms geht dadurch vor sich, dass sich die oberen und unteren Entodermzellen reichlich vermehren. In Fig. 76 A zeigt sich der Embryo erfüllt von der Masse der zu Nahrungsdotter umgewandelten mittleren Entodermzellen. An deren Oberfläche verbreiten

sich die kleinen Entodermzellen; sie dringen zwischen die Dotterkugeln ein, lösen deren Substanz und formiren sich schliesslich zum Darmepithel. Diess geschieht in der Weise, dass vereinzelt Entodermzellen einen durch Zerfall verkleinerten Dottertropfen unfliessen und unter beginnender Resorption desselben ein kurzes Rohr bilden, welches mit anderen, auf gleiche Weise entstandenen Darmhöhlen in Verbindung tritt (SELENKA). Ist so schliesslich der Darm mit seinen Aesten zu Stande gekommen, so erhält der Embryo den Habitus des ausgebildeten Wurms (Fig. 76 B). Der Mund entsteht dadurch, dass sich zu der Stelle des früheren Blastoporus eine Einstülpung des Ectoderms hinabsenkt, welche mit der Darmwand verschmilzt. Fig. 76 C zeigt dieses Verhalten von *Stylochus*. Das Ectoderm liefert die Epithelauskleidung von Pharynx und Pharyngealtasche. Deren Muskulatur entstammt den Mesoderm-elementen, welche sich zahlreich in der Umgebung der Einstülpung angehäuft finden (Fig. 76 C).

Das Mesoderm entwickelt sich nach HALLEZ UND SELENKA aus seinen ersten Anfängen in der Weise weiter, dass die Urmesodermzellen zu vier kreuzweise gestellten Mesodermstreifen auswachsen, die mit einander verschmelzen, wenn sie erst zellenreicher werden und sodann kugelmantelartig unter dem Ectoderm liegen. Auch nach der Darstellung LANG's geht aus den 4 Gruppen von Mesodermzellen eine continuirliche Lage hervor, die an der ventralen Seite stärkere Verbreitung gewinnt als an der dorsalen (Fig. 76 C). Erst später lässt das Mesoderm die Muskulatur der Körperwand, sowie das bindegewebige Reticulum aus sich hervorgehen. Indem verticale Mesodermsepten von der Peripherie gegen die Medianlinie vordringen, nehmen die Darmäste auf Kosten der centralen Dottermasse an Länge zu. Neue Septen, welche vom Körperrand her in sie einschneiden, spalten sie in secundäre Zweige, so dass der Darm an Verästelungen zunimmt.

Wenn schliesslich der grösste Teil des Nahrungsdotters verbraucht ist und der vorher ellipsoidische Embryo eine Abplattung in dorsoventraler Richtung erfahren hat, durchbricht er die Eihülle und gelangt als junge Turbellarie nach aussen.

### B. Indirecte Entwicklung.

Die Embryonalentwicklung verläuft in ähnlicher Weise wie bei den Formen ohne Metamorphose. Deshalb konnten wir oben schon mehrfach solche Formen mit indirecter Entwicklung zur Betrachtung heranziehen. Anstatt sich aber zu einer Turbellarien ähnlichen Gestalt heranzubilden, erhält der eiförmig gestaltete Embryo lappenförmige Fortsätze (Fig. 77). Dieselben entstehen zunächst durch Verlängerung der an der betreffenden Stelle gelegenen Ectodermzellen, worauf dann eine Ausbuchtung des Ectoderms folgt. Die typische Larvenform der Turbellarien, welche auf diese Weise zu Stande kommt, ist repräsentiert durch die MÜLLER'sche Larve, wie sie nach ihrem Entdecker benannt wird (No. 17 und No. 18). Diese Larve

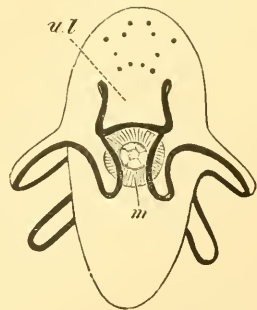


Fig. 77. Müller'sche Larve von der Bauchseite gesehen (nach JOH. MÜLLER aus BALFOUR's Handbuch). Die schwarze Linie bezeichnet die Wimperschnur.  
m Mund, ul die sog. Oberlippe.

(Fig. 77) besitzt acht Fortsätze, von denen drei in der Umgebung des Mundes, zwei weitere seitlich und drei dorsal gelegen sind. Sie sind an ihren Rändern mit einem Saum längerer Wimpern besetzt. Will man diese langbewimperten Fortsätze mit der Wimperschnur anderer Larven vergleichen, so würde sie als präorale Wimperschnur zu bezeichnen sein, durch welche ein orales Feld von einem aboralen geschieden wird. Die Augen, sowie die darunter liegende Anlage des Nervensystems sind im vorderen, dorsalen Theil des Körpers vorhanden. Hinter dem mittleren ventralen Fortsatz erblickt man bereits den Pharynx (Fig. 77). Auch der Darm ist schon angelegt und erscheint verzweigt, kurz, die innere Organisation der Larve entspricht ungefähr derjenigen, welche wir an dem nach kurzer Zeit ausschlüpfenden Embryo von *Discocelis* kennen lernten.

Die Larven bewegen sich mit Hilfe ihrer Bewimperung kreisend im Wasser, wobei sie sich in verschiedener Richtung um sich selbst drehen. Die älteren, schon mehr in die Länge gestreckten Larven sieht man dagegen immer mit dem vorderen Körpertheil nach oben gerichtet schwimmen. Sie rotiren dabei nur um ihre Längsaxe.

Nachdem die Larven eine Zeitlang umherschwärmt sind, verändern sie ihre anfangs eiförmige Gestalt in der Weise, dass sie sich mehr und mehr in die Länge strecken. Die Figur 77 (wahrscheinlich eine Larve von *Thysanozoon*) repräsentirt kein ganz junges Stadium. Die aus dem Ei geschlüpften Larven erscheinen noch gedrungener. Die Längsstreckung des Körpers ist mit einer Verbreiterung des vorderen und einer Verschmälerung des hinteren Endes verbunden (Fig. 78 A). Aus der Fig. 78 A erkennt man schon, wie trotz des Vorhandenseins der

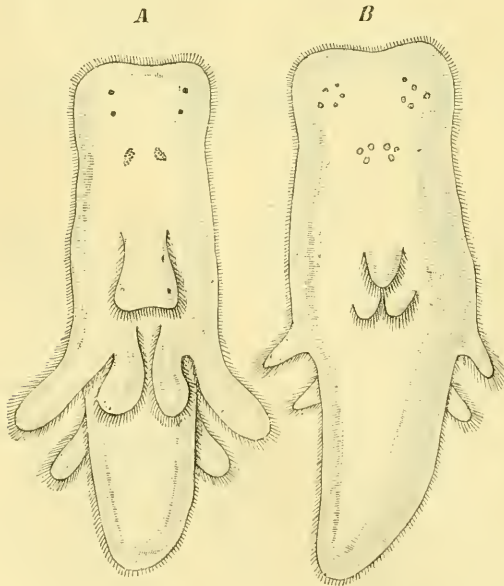


Fig. 78. A und B Larven von *Yungia aurantiaca*, (nach A. LANG), auf dem Uebergang zum Wurm begriffen. Von der Bauchfläche gesehen. Die Augen sind der besseren Orientirung wegen angedeutet.

Larvenfortsätze doch bereits die Gestaltung des Wurmes zum Ausdruck kommt. Noch mehr ist diess der Fall auf dem durch Fig. 78 B repräsentirten Stadium, bei welchem die Larvenanhänge stark in der Rückbildung begriffen sind. Dieselben schwinden schliesslich ganz, und indem auch die innere Organisation, die Vergrößerung der Augenzahl, das Auswachsen des Nervensystems zu den Längsstämmen, die Differenzirung des Pharyngealapparats und des übrigen Muskelsystems aus dem Mesoderm, der Aufbau des Darms mit seinen Aesten sich allmählich vervollkommen, ist die Gestaltung erreicht, welche das ausgebildete Thier characterisirt.

Einigermassen verschieden von der MÜLLER'schen Larve ist die durch HALLEZ



genauer untersuchte Larve von *Oligocladus auritus* (Fig. 79), obwohl sie sich auf die MÜLLER'sche Larve zurückführen lässt. Wie diese besitzt auch sie 8 Lappenfortsätze, von denen aber zwei, der mittlere ventrale und dorsale weit nach vorn gerückt sind. Der erstere vor dem Mund gelegene erreicht eine bedeutende Ausdehnung, so dass das Vorderende



Fig. 79. Larve von *Oligocladus auritus* Lang (*Eurylepta auriculata* Clap.) von der Seite gesehen (nach HALLEZ aus BALFOUR'S Handbuch).

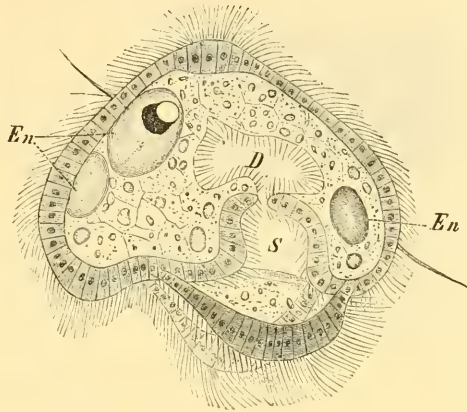


Fig. 80. Larve von *Stylochus pilidium* von der Seite gesehen (nach GOETTE). D Darm, En Reste der Entodermzellen, S Schlund.

schirmartig verbreitert erscheint. Nach hinten liegen dann ähnlich wie bei der MÜLLER'schen Larve rings um die Larve zwei ventrale, zwei seitliche und zwei dorsale Fortsätze. Starre Cilien am Vorder- und Hinterende des Körpers verleihen der Larve ein charakteristisches Aussehen.

Weniger stimmt die GOETTE'sche Larve von *Stylochus pilidium* mit der MÜLLER'schen Larve überein. Bei ihr kommen (wenn wir die von der MÜLLER'schen Larve her gebräuchlichen Ausdrücke verwenden) die beiden neben der Mundöffnung gelegenen Lappen zu besonders starker Ausbildung (Fig. 80). Dagegen ist der vor dem Mund gelegene Lappen weniger entwickelt und ebenso der mittlere dorsale. Weitere Anhänge fehlen. Indem der Rücken gewölbt erscheint, nimmt dieser Theil ein glockenförmiges Aussehen an, und die Larve erhält das Ansehen des Nemertinen-Pilidiums, welche Aehnlichkeit durch das Auftreten starrer Cilien noch erhöht wird. Der Scheitel ist durch den dorsalen Lappen gekennzeichnet (Fig. 80). Die Larve ist hier anders orientirt, als die übrigen Turbellarienlarven, um ihre Aehnlichkeit mit der Pilidiumlarve besser hervortreten zu lassen. Ihr Entdecker, GOETTE, vergleicht sie auch direct mit dem Pilidium. Wenn wir beachten, dass *Stylochus* einen einfacheren Entwicklungsgang besitzt (siehe oben, das Fehlen des Nahrungsdotters), so erscheint es nicht unmöglich, dass die *Stylochus*larve einen ursprünglichen Zustand, eine niedere Larvenform darstellt, die vielleicht sogar noch Beziehungen zu den Larvenformen der Nemertinen hat. Dafür spricht, dass auch die MÜLLER'sche Larve in einem gewissen Stadium eine ähnliche Gestaltung aufweist. Die Müllersche Larve selbst würde also eine höher entwickelte Form darstellen. LANG glaubt allerdings, dass *Stylochus* nur auf früherem Stadium das Ei verlässt, um erst während des freien Lebens die Ausbildung der MÜLLER'schen Larve zu erreichen, während GOETTE sie durch Längsstreckung direct zum ausgebildeten Thier werden lässt.

Der GOETTE'schen Larve scheint auch die von METSCHNIKOFF<sup>1)</sup> beschriebene Larve des *Stylochopsis ponticus* zu gleichen. Auch sie soll dem *Pilidium* ähnlich gestaltet sein.

Ganz abweichend von den bisher betrachteten Larvenformen verhält sich eine von A. AGASSIZ aufgefundene Planarienlarve, welche er zu *Planaria angulata* stellt. Diese Larve, an der bereits ein verzweigter



Fig. 81. Larve von *Planaria angulata* (?)  
(nach A. AGASSIZ aus BALFOUR's Handbuch).

Darm vorhanden ist, zeigt eine deutliche äussere Segmentirung, entsprechend den seitlichen Darmästen (Fig. 81). Anfangs ist der Körper noch cylindrisch, um sich erst im weiteren Laufe der Entwicklung abzuplatten und Turbellarienform anzunehmen. Leider ist eine Bestätigung der kurzen Mittheilung AGASSIZ' bisher noch nicht erfolgt.

## 2. Tricladen.

Die Verschiedenheit der Entwicklung bei den Süsswasser-Dendrocölen (Tricladen) von derjenigen bei den Polycladen ist dadurch zu erklären, dass sie sich unter ganz anderen Bedingungen vollzieht. In den von den Süsswasser-Dendrocölen abgelegten, zur Grösse des Thieres unverhältnissmässig umfangreichen Cocons finden sich ausser den Eizellen noch eine grosse Anzahl von Dotterzellen. Nach METSCHNIKOFF (No. 15) stellt sich bei *Planaria polychroa* das Verhältniss beider Zellenarten so, dass auf 4—6 Eizellen etwa 10 000 Dotterzellen kommen. Bei *Dendrocoelum lacteum* sind dagegen 20—40 Eizellen in einem Cocon vorhanden (JIJIMA No. 8, HALLEZ No. 7). Die Dotterzellen umgeben die Eizellen in radiärer Anordnung und erfüllen den übrigen Raum des Cocons. Sie vermögen sich amöboid zu bewegen, indem sie Pseudopodien aussenden.

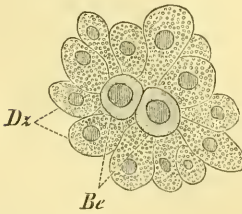
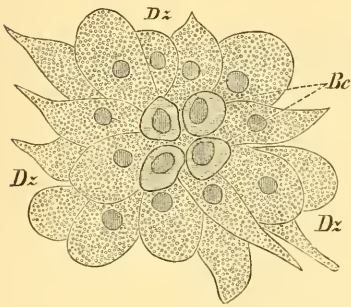


Fig. 82. Furchungsstadium von zwei Blastomeren (Be), mit den umgebenden Dotterzellen (Dz), von *Dendrocoelum lacteum* (nach JIJIMA).

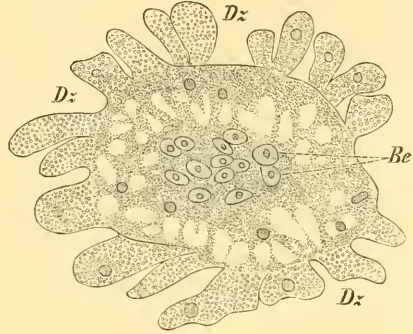
Sobald die ersten Stadien der Furchung an der Eizelle abgelaufen sind (Fig. 82 u. 83), macht sich die auffallende Erscheinung geltend, dass die Blastomeren nicht im Zusammenhang bleiben, sondern weit auseinanderücken (Fig. 83 u. 84). Sie liegen ganz isolirt, als ob sie

<sup>1)</sup> Diese in einer russischen Zeitschrift publicirte Arbeit METSCHNIKOFF's: „Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien“, Notizen der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher Bd. V, 1887, war uns leider ebensowenig zugänglich wie eine andere von SALENSKY: Die Entwicklung von *Enterostomum*. Protokolle der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Kasan. 1872—73. (LEUCKART, Jahresbericht. Arch. f. Naturgesch. Bd. 40, II. 1874.)

keinerlei Beziehungen zu einander hätten, wie z. B. das 13zellige Stadium von *Dendrocoelum* erkennen lässt (Fig. 84). Man würde geneigt sein, hierbei an eine Missbildung zu denken, wenn nicht die Beobachtungen von METSCHNIKOFF, JIJIMA und HALLEZ in dieser Beziehung völlig übereinstimmten. Auch weiterhin verläuft die Entwicklung in höchst origineller Weise, und zwar sind diese Eigenthümlichkeiten offenbar eine Folge der grossen Menge von Nährsubstanz, welche vom Embryo aufgenommen werden muss.



83



84

Fig. 83 und 84. Furchungsstadium von *Dendrocoelum lacteum* (nach HALLEZ).

In dem einen Stadium 4, im anderen 13 Blastomeren (*Bl*), mit umgebenden Dotterzellen (*Dz*), die im letzteren Stadium theilweise zu einer gemeinsamen Masse zusammengelassen sind. Darin sind ihre (dunkel gehaltenen) Kerne noch sichtbar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung löst sich ein Theil der umgebenden Dotterzellen auf, so dass der Embryo jetzt in einer feinkörnigen protoplasmatischen Masse gelegen ist, in welcher man noch einzelne Kerne der Dotterzellen erkennt (Fig. 84). Die Theilungen der Blastomeren nehmen ihren Fortgang und als Folge derselben ergibt sich ein rundlicher Haufen von 70—80 regellos aneinander gelagerten Zellen. An ihm machen sich bald Veränderungen geltend, welche die Anlage der Keimblätter zur Folge haben. Von den peripheren Embryonalzellen rücken einige an den Rand der umgebenden homogenen Nährmasse und bilden hier, indem sie sich abplatteln und aneinanderschliessen, eine dünne Membran. Weiterhin zeichnet sich in der Masse der nur lose aneinandergelagerten Embryonalzellen eine kleine Gruppe derselben dadurch aus, dass sie einen festeren Zusammenhalt aufweist. Diese rundliche Zellengruppe liegt anfangs inmitten der Embryonalmasse, rückt aber später an die Peripherie. Hier tritt sie in Verbindung mit dem Ectoderm. Indem sie sich dann aushöhlt und ihre Zellen sich in verschiedene Schichten differenzieren, wird sie zu dem provisorischen Organ, welches man als Embryonalpharynx bezeichnet (Fig. 85 A). An ihm legen sich nach innen vier Zellen an, welche einen wenig umfangreichen Raum einschliessen. Diess ist nach HALLEZ die erste Anlage des Darms (Fig. 85 A). Pharynx- und Darmanlage würden als Entoderm anzusprechen sein. Die Wanderzellen, welche zwischen Ectoderm und Entoderm übrig bleiben, würden sich dagegen nicht als Mesoderm bezeichnen lassen, da aus ihnen nach HALLEZ späterhin noch immer Ectoderm- wie Entodermelemente hervorgehen sollen. Zunächst tragen diese

Wanderzellen zur Bildung der Muskulatur des Embryonalpharynx bei, indem sie sich spindelförmig ausgezogen an dessen Aussenseite anlegen.

Die Bedeutung des Pharynx, der nunmehr Schluckbewegungen auszuführen beginnt, liegt allein in der Aufnahme der Dotterzellen ins Innere des Embryos (Fig. 85 B). Sobald der Pharynx zu functioniren beginnt, füllt sich der Darm sehr rasch mit Dotterzellen, und er sowohl wie der ganze Embryo schwillt infolgedessen bedeutend an. Das wenig umfangreiche Entoderm und ebenso das Ectoderm werden ausserordent-

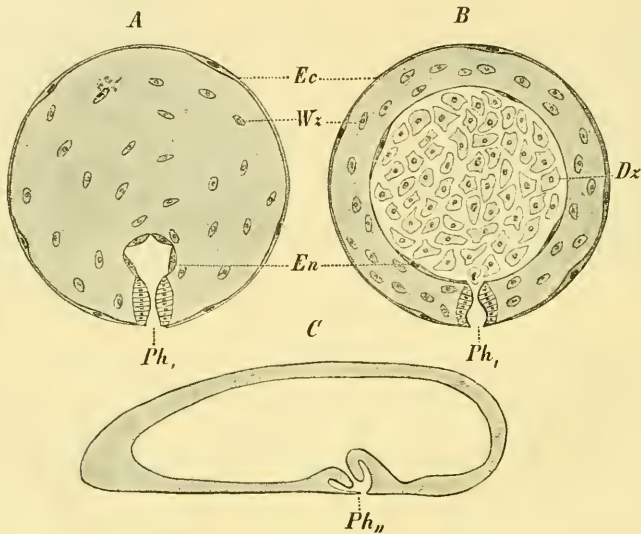


Fig. 85. Schnitte durch Embryonen von *Dendrocoelum lacteum* (etwas schematisch nach HALLEZ).

*Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Dz* Dotterzellen, *Ph<sub>1</sub>* provisorischer Embryonalpharynx und definitiver Pharynx (in Fig. C, *Ph<sub>2</sub>*), *Wz* Wanderzellen.

lich stark gedehnt, so dass sie sich nur noch schwer nachweisen lassen. Um ein Bersten dieser dünnen Schichten zu verhindern, treten von den Wanderzellen aus weitere Zellen in den Verband jener Schichten ein. Die Darstellung METSCHNIKOFF's, dass sich von aussen eingewanderte Dotterzellen zum Epithel des Darmes formiren, wird von HALLEZ nicht bestätigt. Nach diesem Forscher bildet das ursprüngliche Entoderm immer eine, wenn auch sehr schwache Wand gegen das parenchymatöse Gewebe des Embryos. Dieses Entoderm soll freilich nur provisorischer Natur sein. Es schwindet später, und jetzt legen sich die angrenzenden Wanderzellen zur Bildung der Darmwand zusammen. Unmittelbar bevor diese secundäre Ausbildung des Darmes stattfindet, würde sich der Embryo gewissermassen in den Zustand der darmlosen Turbellarien befinden, bei denen die Nahrungskörper direct in das Körperparenchym gelangen. Hier wäre allerdings eine Darmhöhle vorhanden, sie würde aber vom Körperparenchym begrenzt. Sollten sich diese Beobachtungen bestätigen, so könnten sie vielleicht ein Licht auf das Zustandekommen der Verhältnisse werfen, wie sie bei den Acöliern obwalten.

Die verzweigte Gestalt des Tricladendarmes kommt auf ähnliche Weise wie bei den Polycladen zu Stande, indem Bindegewebssepten von der Peripherie her gegen die Medianlinie vorwachsen. Dieses Gewebe,

wie die Körpermuskulatur verdankt seinen Ursprung den Wanderzellen. Desgleichen gehen aus diesen die Geschlechtsorgane hervor (JIJIMA).

Die Anlage des Nervensystems fanden die genannten drei Autoren tief im Körpergewebe liegend, und sie konnten von einem Zusammenhange derselben mit dem Ectoderm nichts erkennen. Wenn sich die Angabe HALLEZ' als richtig erweist, dass Elemente der Wanderzellen auch nachträglich noch zur Bildung der Ectodermlage verwendet werden, liesse sich eine solche Entstehungsweise des Nervensystems vielleicht eher auf die ectodermale zurückführen, welche wir bei den Polycladen kennen lernten. Zu leugnen ist freilich nicht, dass das erste Auftreten des Nervensystems der Tricladen für eine mesodermatische Entstehungsweise spricht, wie sie ihm auch seinerzeit von den Brüdern HERTWIG (Cöломtheorie) zugeschrieben wurde. Ist doch auch für die verwandten Nemertinen neuerdings wieder das Nervensystem vom Mesoderm hergeleitet worden (HUBRECHT).

Wenn der Embryonalpharynx seine Function erfüllt hat, schliesst sich die provisorische Mundöffnung, der Pharynx wird zurückgebildet, und eine unregelmässige Anhäufung von Zellen liegt an seiner Stelle. In ihr entsteht sodann eine Höhlung, deren zellige Auskleidung das innere Epithel der Pharyngealtasche darstellt, denn auch der definitive Pharynx bildet sich am selben Ort. Wie es scheint, geht er also aus dem Entoderm, bezgl. Mesoderm hervor, während bei den Polycladen eine Einstülpung des Ectoderms den Anlass zu seiner Bildung giebt. Indem die umliegenden Zellen an der Bildung des Pharynx theilnehmen, resultirt daraus seine cylindrische Gestalt. Schon bevor der Pharynx die definitive Gestaltung erreicht, stellt sich die Verbindung des ihn umgebenden Hohlraumes (Pharyngealtasche) mit dem Darmlumen her, und später bricht auch die Mundöffnung nach aussen durch.

Während der geschilderten Entwicklungsvorgänge hat der Embryo seine Gestalt mehrfach geändert. Anfangs eiförmig wird er nach der Aufnahme der Dotterzellen kuglig, zieht sich dann zur Zeit der Bildung des definitiven Pharynx wieder in die Länge und plattet sich an der Ventralseite ab (Fig. 85 C). Der zugespitzte Theil entspricht dem vorderen Körperabschnitt.

### 3. Rhabdocölen.

Die Entwicklung der rhabdocölen Turbellarien ist noch am wenigsten bekannt. Verschiedene Formen, den Gattungen *Prorhynchus*, *Prostomum*, *Mesostomum*, *Schizostomum* und *Makrostomum* angehörig, wurden durch HALLEZ (No. 6) in einzelnen Entwicklungsstadien untersucht, und zwar stellte HALLEZ seine Untersuchungen nur an Winteriern an. Diese von einer festen Kapsel umgebenen Eier werden mittelst eines schleimigen Secrets an Wasserpflanzen angeheftet. Bei manchen Formen (*Prostomum lineare* und *Steenstrupii*) zieht sich die Kapsel in einen Stiel aus, vermittelst dessen sie an festen Gegenständen ansitzt (Fig. 86), in ganz ähnlicher Weise, wie diess auch bei den Süsswasser-Dendrocölen der Fall ist. In jeder Kapsel findet sich gewöhnlich nur eine Eizelle, in selteneren Fällen deren zwei (*Prostomum*

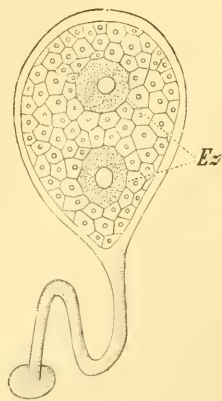


Fig. 86. Gestielte Eikapsel von *Prostomum Steenstrupii* mit 2 Eizellen (Ez) u. umgebenden Dotterzellen (nach HALLEZ).

Steenstrupii). Wie bei den Süsswasser-Dendrocölen nehmen die Eizellen nur einen geringen Theil der Kapsel ein, deren übriger Raum von den Dotterzellen erfüllt ist (Fig. 86).

Trotz der Anwesenheit der Dotterzellen verläuft die Entwicklung in ähnlicher Weise wie bei den Polycladen. Vielleicht würden sich hierin, wenn die Entwicklung der Rhabdocölen erst näher bekannt wird, Uebergänge finden, welche das abweichende Verhalten der Tricladen erklären lassen.

Nach der Ausstossung der Richtungskörper und der Befruchtung theilt sich das Ei zunächst in zwei, dann in 4 gleichgrosse Blastomeren. Von diesen schnüren sich vier kleinere ab (SALENSKY). Die weiteren Theilungsvorgänge konnten von HALLEZ nicht beobachtet werden, doch ist ihr Resultat eine epibolische Gastrula, die ganz derjenigen gleicht, welche wir bei den Polycladen kennen lernten. Das Ectoderm bedeckt sich mit Cilien, und der Embryo schwimmt in der Masse der Dotterzellen. Er hat somit den Werth einer Larve, die nur nicht zu völlig freiem Leben gelangt, in ähnlicher Weise wie die Larven der Gnathobdelliden und Oligochäten nur innerhalb des Cocons leben und sich von dem darin befindlichen Eiweiss nähren. —

In einem späteren Stadium des Embryos sieht man das Entoderm zu einer continuirlichen Lage geordnet. Seine Höhlung verbindet sich durch den Pharynx mit der Aussenwelt. Es scheint, als ob derselbe, wie bei den Tricladen, entodermaler Natur sei. Die Dotterzellen werden durch ihn ins Innere des Darms befördert. Doch erreicht der Pharynx der Rhabdocölen im Gegensatz zu demjenigen der Tricladen sofort seine definitive Gestalt. — Dadurch, dass sich der anfangs kugelförmige Embryo in die Länge streckt und abplattet, nimmt er die Gestalt des Plattwurms an. Bei *Prostomum lineare* lässt eine Einstülpung des Ectoderms am Vorderende des Thieres die Rüsselscheide und den Rüssel entstehen. †

### Allgemeines. ¶

Bei Betrachtung der Turbellarienentwicklung fällt zunächst der radiär Bau der Embryonalanlage ins Auge: Die vier grossen Blastomeren, von denen sich oben und unten die Entodermzellen losgelöst haben, die radiär angeordneten Ectodermzellen, vor Allem aber die vier Mesodermgruppen. Dieses Verhalten weist darauf hin, die Turbellarien mit radiär gebauten Thieren in Verbindung zu setzen, wie diess auch wirklich von verschiedenen Seiten geschehen ist, sei es auf anatomischer, sei es auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage (KOWALEVSKY, SELENKA, LANG, CHUN, GOETTE). Man versuchte die Turbellarien auf Ctenophoren zurückzuführen.

Nach den neuen Untersuchungen von METSCHNIKOFF (No. 16) an Ctenophoren bietet die Embryonalentwicklung dieser Gruppe mancherlei Aehnlichkeit mit derjenigen der Polycladen. Von den anfangs vorhandenen vier Blastomeren schnüren sich die Ectodermzellen ab und umwachsen die ersteren von oben her. Wie bei den Polycladen sind auch hier 4 Mesodermgruppen vorhanden, die ebenfalls, wenn auch in etwas anderer Weise, von den grossen Blastomeren ihren Ursprung nehmen. Das fernere Verhalten des Mesodermgewebes zeigt bei beiden Gruppen insofern eine Uebereinstimmung, als es den ganzen Raum zwischen Ectoderm und Entoderm erfüllt. Da die Ctenophoren von niederstehenden Formen die einzigen sind, welche ein derartiges Mesodermgewebe aufweisen, so liegt es schon deshalb nahe, die Turbellarien zu ihnen in Beziehung zu setzen.

*von Ctenophoren (Mesoderm)*

Was die vielfach vorgenommene Vergleichung der Organsysteme von Ctenophoren und Turbellarien, zumal diejenige des Gastrovascularapparats betrifft, so ist diese wenig befriedigend. Von einer gewissen Bedeutung scheint uns dagegen der Hinweis LANG's auf die Stellung und Bewegungsart der Wimpern bei den Turbellarienlarven zu sein. Die Wimpern sind in regelmässigen Querreihen an der Wimperschnur angeordnet, und es bewegen sich alle Cilien einer Querreihe zu gleicher Zeit in einer Weise, die ganz an das Schlagen der Schwimmlättchen der Ctenophoren erinnert. Wenn die Cilien einer Reihe mit einander verschmolzen wären, sagt LANG, so würde das so entstandene Gebilde sich nicht von einem solchen Schwimmlättchen unterscheiden lassen. Wie weit freilich die von LANG versuchte Homologisirung der acht Wimperlappen mit den Rippen der Ctenophoren Giltigkeit beanspruchen darf, ist recht fraglich.

Möglicherweise lässt sich auch das Gehirn der Turbellarien auf die Scheitelplatte der Ctenophoren zurückführen. Embryologisch ist durch LANG nachgewiesen, dass der anfänglich aborale Pol des Embryos gegen das vordere Körperende hin verlagert wird. Dort entsteht dann das Gehirn. Fände die Verschiebung nicht statt, so würde es am aboralen Pol seinen Ursprung nehmen und damit die gleiche Lage haben wie die Scheitelplatte der Ctenophoren. Vielleicht sind sogar die Otolithenblasen der Turbellarien, die sich bei einigen Formen (*Monotiden*, *Otomesostoma* nach v. GRAEF) dem Gehirn dicht anlegen, als Reste der Otolithenblase der Ctenophoren zu betrachten.

Immerhin ist hervorzuheben, dass Turbellarien und Ctenophoren, selbst wenn sie aus einer einheitlichen Wurzel hervorgingen, sich so stark verändert haben, dass die Vergleiche nur allgemeinerer Natur sein können. Dass wir den als Bindeglied zwischen Ctenophoren und Turbellarien proklamirten Zwischenformen, *Coeloplana* und *Ctenoplana* (No. 9 u. 10) keine solche Bedeutung zuschreiben, haben wir schon oben erwähnt (pag. 101). Immerhin haben solche Formen für uns den Werth zu zeigen, wie sich der Uebergang freischwimmender Radiärthiere in kriechende, bilaterale Formen vollzogen haben könnte.

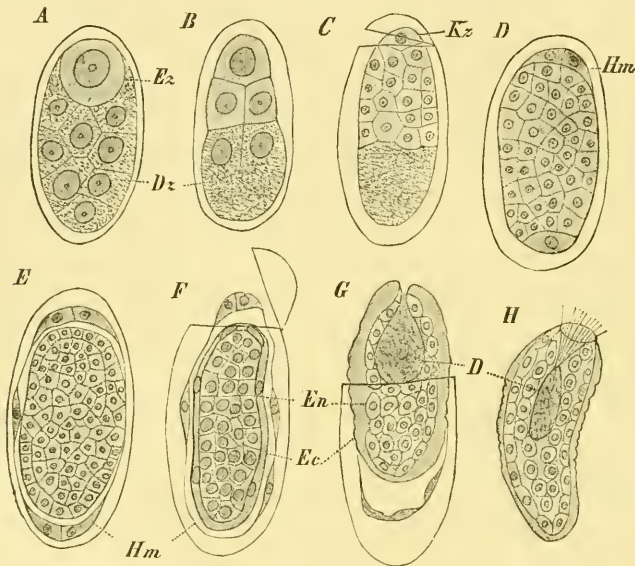
## II. Trematoden.

Das Ei der Trematoden ist ein Product des Ovariums und der Dotterstöcke. Die letzteren liefern für jedes Ei eine Anzahl von Zellen, welche die Eizelle umlagern und im Verlauf der Entwicklung von dem Embryo aufgebraucht werden. Dieser verlässt das Ei meist auf einer Entwicklungsstufe, welche noch weit von der Organisation des Mutterthieres entfernt ist. Bevor er diese erreicht, hat er noch einen complicirten Entwicklungsgang durchzumachen.

### 1. Distomeen.

Die Embryonalentwicklung ist uns am genauesten durch die Untersuchungen von SCHAUNSLAND (No. 8) bekannt geworden. Bei *Distomum tereticolle* liegt die Eizelle an dem Pol des Eies, welcher durch den Deckel der Eischale ausgezeichnet ist (Fig. 87 A). Der übrige Theil des Eies wird durch die Dotterzellen gebildet, welche jetzt noch ihre zellige Natur erkennen lassen, allmählich aber der Degeneration verfallen. Die Eizelle theilt sich in zwei, vier Zellen u. s. f., bis sich der Keim über einen grossen Theil des ganzen Eies erstreckt (Fig. 87 B u. C). Am Scheitel des Embryonalzellenhaufens unterscheidet sich eine Zelle bald

von den übrigen, indem sie ihre kugelförmige Gestalt verliert und die obersten Zellen wie eine Art Kappe bedeckt (Fig. 87 *C*, *Kz*). Sie theilt sich bald in zwei Zellen, welche nach unten vorwachsen, sich dabei in eine dünne Membran ausziehend. An der Bildung dieser dünnen Hüllmembran nehmen übrigens noch mehr Zellen Theil, wenn erst der Nahrungsdotter ganz von Furchungszellen verdrängt ist (Fig. 87 *D* u. *E*). In diesem Stadium stellt der Keim eine solide Zellenmasse dar, umgeben von der Hüllmembran, welche sich von dem Zellencomplex abhebt (Fig. 87 *E*). Unterhalb der Hüllmembran differenzirt sich jetzt im ganzen Umfang des Embryos eine Lage platter Zellen, welche SCHAUINSLAND als Ecto-



**Fig. 87.** A—H Embryonalentwicklung von *Dist. tereticolle* (nach SCHAUINSLAND).

*D* Darm, *Dz* Dotterzellen, *Ez* Eizelle, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Hm* Hüllmembran, *Kz* Kalottenzelle.

derm anspricht und von welchen er glaubt, dass sie ähnlich wie die Hüllmembran infolge einer Umwachsung der Zellenmasse von einer Seite her entstanden ist. Dann würde also eine epibolische Gastrula vorliegen (Fig. 87 *E* u. *F*).

Die weiteren Veränderungen des Embryos bestehen zunächst darin, dass die Kerne der Ectodermzellen allmählich schwinden und das ganze Ectoderm sich zu einer dünnen Cuticula-ähnlichen Lage umgestaltet, an deren Oberfläche borstenartige Gebilde auftreten (Fig. 87 *H*). — Von den Zellen des Entoderms haben sich eine Anzahl zur Bildung des Darmsackes aneinander gelegt, der etwa die Hälfte des Körpers erfüllt (Fig. 87 *G*). Ein weiterer Theil der Entodermzellen legt sich der Ectodermhaut an, während die übrig bleibenden, zwischen jenen und dem Darm gelegenen Zellen den Character embryonaler Zellen bewahren. Sie stellen die Keimzellen dar, aus denen späterhin die neue Generation hervorgeht. Indem sich auf dem vorliegenden Stadium die Zellen des Ectoderms sowohl, wie diejenigen, welche den Darm bilden, von den dazwischenliegenden gesondert haben, lassen sich die letzteren jetzt als einem dritten Keimblatt, dem Mesoderm, zugehörig betrachten.



Hat der Embryo das geschilderte Stadium erreicht, so durchbricht er die zu einer zarten glashellen Haut gewordene Hüllmembran, der Deckel der Eischale öffnet sich, und der Embryo gelangt nach aussen (Fig. 87 *F* u. *G*). Hier kriecht er lebhaft umher, wobei er sich besonders des Rüssels bedient. Zu einem solchen ist der Vordertheil des Darms umgestaltet worden, indem er sich ein- und ausstülpen lässt. Bei dem in Fig. 87 *H* abgebildeten Embryo ist der Rüssel mitsammt dem vorderen Abschnitt des Körpers eingezogen. Hierdurch kommt eine Art von Trichter zu Stande, welcher von den Chitinborsten umstanden ist.

Die Embryonen anderer Distomeen entwickeln auf den Zellen des Ectoderms Wimpern, mittelst deren sie sich im Wasser fortbewegen (Fig. 88 u. 89 *A*). Die Bildung einer Hüllmembran wurde von SCHAUISLAND bei verschiedenen *Distomum*-Arten beobachtet. Zwei *Distomeen* (*D. cylindraceum* und *mentulatum*) scheinen beim Verlassen der Eischale ausser der Hüllmembran sogar die flimmernde Ectodermsschicht abzuwerfen. Aehnliche Vorgänge werden wir bei Betrachtung der Bandwurmentwicklung wiederfinden. Auf ihre Bedeutung soll dort näher eingegangen werden.

**Weiterer Entwicklungsgang.** Die Distomeenlarve muss, um sich weiter entwickeln zu können, ein anderes Wirthsthier aufsuchen. Die Vorgänge, welche sich bei ihrer Ausbildung abspielen, schildern wir zunächst von *Distomum hepaticum*, dessen Entwicklungsgang uns zumal durch die fortgesetzten Untersuchungen LEUCKARTS, sowie durch diejenigen von THOMAS, bekannt geworden ist.

Die Eier von *Distom. hepaticum* finden sich in Menge in der Gallenblase des von dem Wurm bewohnten Wirthsthiers. Von hier gelangen sie in den Darmcanal, um mit dem Koth nach aussen entleert zu werden. Ihre Entwicklung beginnt erst ausserhalb des Wirthsthiers. War das Ei durch Zufall in Wasser gelangt, so sind damit die günstigen Entwicklungsbedingungen gegeben. Nach etwa 3—6 Wochen verlässt der Embryo das Ei (Schwankungen in der Zeit der Entwicklung

sind durch die höhere oder niedere Temperatur bedingt). Mit Hilfe der ihn dicht bedeckenden Wimpern vermag sich der Embryo oder besser die Larve leicht im Wasser fortzubewegen. Sie besitzt einen x-förmigen Augenfleck (Fig. 89 *A*). Darunter liegt ein Ganglion. Der Darm ist wenig ausgebildet. Zwei Flimmertrichter repräsentiren bereits die Anlage des Excretionssystems. Der übrige Theil des Körpers ist erfüllt von Keimzellen, deren Ursprung wir bereits gelegentlich der Embryonalentwicklung kennen lernten und deren Bedeutung in der Production der weiteren Entwicklungsstadien des *Distomum* besteht.

In dem beschriebenen Zustande kann die Larve bis 8 Stunden lang herumschwimmen, dann geht sie zu Grunde, wenn sie nicht eine Schnecke auffindet, in deren Athemhöhle sie sich einbohrt, wobei ihr nach THOMAS der (auch als Tastorgan gedeutete) Kopfpapfen gute Dienste leisten soll. Als Zwischenwirth von *Dist. hepaticum* ist jetzt mit Sicherheit

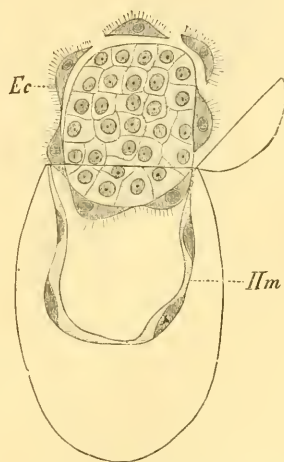


Fig. 88. Aus dem Ei gepresster Embryo von *Dist. globiporum* (nach SCHAUISLAND).

Die Ectodermzellen (*Ec*) sind theilweise abgelöst.

*Hm* Hüllmembran.

*Limnaeus minutus* (s. *truncatulus*) anzusehen, wie die Untersuchungen LEUCKART's gezeigt und diejenigen von THOMAS bestätigt haben. In die Athemböhle oder andere Organe der Schnecke gelangt, wirft die Larve ihr Flimmerkleid ab und scheidet eine Cuticula-ähnliche Hülle um sich aus. Sie wächst jetzt und wird zu einem sackförmigen Körper, den man als Sporocyste anspricht (Fig. 89 B). In ihr vergrößern sich die Keimzellen, und indem sie sich fortgesetzt theilen, liefern sie die Zellenhaufen, welche einer neuen Generation den Ursprung geben. — Die Sporocyste hat ausserdem die Fähigkeit, sich durch Quertheilung zu vermehren. Zu diesem Behufe schnürt sie sich in der Mitte des Körpers durch und liefert zwei neue Sporocysten.



Fig. 89. A—G Entwicklungsgang von *Distomum hepaticum* (nach LEUCKART).  
 A Larve mit Augenfleck (A), dem darunter liegenden Ganglion und Keimzellen (Kz), B junge Sporocyste, mit Keimzellenhaufen im Innern, aus der Athemböhle der Schnecke, C ältere Sporocyste mit jungen Redien, D Redie mit Redien und Keimbällen im Innern, aus der Leber der Schnecke, E Redie mit Cercarien und Keimbällen, aus der Leber der Schnecke. F Freischwimmende Cercarie. G Junger Leberegel aus den Gallengängen des Schafs, mit beginnender Verästelung des Darms.  
 A Augenfleck, D Darm, Dr Drüsenmasse zu beiden Seiten im Körper der Cercarie, Ez Excretionssystem, G Geburtsöffnung der Redie, Kz Keimzellen, N Nervensystem.

Die in den Sporocysten erzeugte Generation besteht wiederum aus sackförmig gestalteten Wesen, die aber höher organisirt sind als die Sporocyste, da sie mit Mund und Darmeanal ausgerüstet sind und da die einzelnen Abschnitte des Körpers, sowie seine Organe besser differenzirt erscheinen (Fig. 89 C). Der Mund ist sogar von einer Art Saugnapf umgeben, welcher das Thier befähigt, sich an den Organen des Wirthes zu fixiren. Ausserdem führt der Schlund Schluckbewegungen aus, und der Darm zeigt sich zu verschiedenen Zeiten mehr oder weniger gefüllt; er funktionirt also. Diese neue Generation hat man mit dem Namen Redien belegt (Fig. 89 D u. E).

Bezüglich des Ursprungs der Redien stehen sich zwei Ansichten gegenüber, indem sie die einen (LEUCKART, SCHWARZE) direct auf die Keimzellen zurückführen, die anderen (WAGENER, BIEHRINGER) ihre Entstehung aus wandständigen Zellen befürworten. Wenn SCHWARZE streng für die eine, BIEHRINGER für die andere Entstehungsweise eintritt, so scheint uns diese Differenz keine grosse, da wir oben gesehen haben, wie die wandständigen und die Keimzellen embryologisch gleichen Ursprungs sind. Eine Differenzirung in bestimmte histologische Elemente scheint dann auch bei einem Theil der Wandzellen noch nicht eingetreten zu sein, und sie können sich deshalb in gleicher Weise weiter entwickeln wie die eigentlichen Keimzellen. Damit stimmt denn auch die Angabe von THOMAS überein, welcher die Redien sowohl von Keimzellen wie von den wandständigen Zellen ableitet. Ist der Vorrath der ersteren verbraucht, so dürften die letzteren an die Reihe kommen.

Bezüglich der Art und Weise, in welcher die Redien (resp. später die Cercarien) entstehen, fasst SCHWARZE diesen Vorgang geradezu als der Eifurchung entsprechend auf. Die einzelne Keimzelle theilt sich und liefert einen Morula-ähnlichen Zellenhaufen, aus welchem schliesslich die Redie (bezw. die Cercarie) hervorgeht. Die Keimzelle entspricht also dem Ei, und es läge dann ein Fall von parthenogenetischer Entwicklung vor (LEUCKART). Der ganze Entwicklungsgang würde somit nicht als Generationswechsel s. str. (Metagenese), sondern als Heterogonie anzusehen sein, worauf schon von GROBBEN (Cestoden Litt. No. 4) hingewiesen worden ist.

Wenn die Redien die gehörige Ausbildung erreicht haben, verlassen sie die Sporocyste, indem sie deren Wandung sprengen. Sie wandern aus der Athemhöhle in die anderen Organe der Schnecke, zumal in die Leber ein. Hier nehmen sie an Grösse zu, und bald lassen sich in ihnen wieder Ballen von Keimzellen erkennen, aus denen abermals Redien von ungefähr der gleichen Gestaltung hervorgehen, wenn die Jahreszeit kalt ist, im Winter also (Fig. 89 E). Fällt dieses Entwicklungsstadium dagegen in die warme Jahreszeit, so bilden sich aus den Keimzellen anders gestaltete Wesen, die geschwänzten Cercarien (Fig. 89 E u. F). Im anderen Falle nehmen die Cercarien erst in den Redien der zweiten Generation ihren Ursprung.

Die Entstehungsweise der Cercarien ist von SCHWARZE (No. 9) eingehend studirt worden. Wie erwähnt findet dieser Forscher darin grosse Uebereinstimmung mit der Bildung des Embryos. Der Morula-ähnliche Zellenhaufen, welcher aus der Keimzelle hervorging, bildet sich in der Weise weiter aus, dass sich eine periphere Zellschicht, eine centrale compacte Zellmasse und eine dazwischen liegende Schicht sondern. Die erstere liefert die Hautschicht, welche als ein metamorphosirtes Epithel anzusehen ist; aus der centralen Masse gehen die Genitalorgane hervor, während die zwischenliegenden Parthien des „Meristems“ die übrigen Organe entstehen lassen. Vor der

centralen Masse ordnet sich eine Anzahl von Zellen in regelmässiger Weise an. Es ist diess die Anlage des Darmes, welcher sich später aushöhlt und sich in die beiden, auf ähnliche Weise entstehenden Darmschenkel fortsetzt. Durch solche regelmässige Anordnung von Zellen wird auch im hinteren Körperabschnitt der centrale Theil des Excretionsapparates gebildet. Mehr peripher entsteht die Anlage des Nervensystems und die Hautmuskelschicht. Der übrig bleibende Theil des Meristems wird zum Parenchymgewebe des Körpers.

Die Cercarie lässt schon einigermassen die Organisation des fertigen *Distomums* erkennen, so einen vorderen und einen auf der Bauchfläche gelegenen Saugnapf (Fig. 89 *F*). Inmitten des ersteren liegt die Mundöffnung, welche in den muskulösen Pharynx und von da in den gegabelten Darm führt. Das Schlundganglion mit den beiden Seitenstämmen und das zweigetheilte Excretionssystem ist vorhanden. An den Hintertheil des Körpers setzt sich aber ein langer muskulöser Schwanz an. In diesem Zustande verlässt die Cercarie die Redie durch die am Vorderende gelegene Geburtsöffnung (Fig. 89 *E*) und sucht ihren Weg nach aussen, indem sie sich mit Hilfe der Saugnäpfe und des Schwanzes durch die Gewebe des Wohnthieres hindurcharbeitet. Nur kurze Zeit währt ihr freies Leben im Wasser. Bald setzt sie sich an Pflanzen fest, die sich am Wasserrand finden. Den Schwanz wirft sie ab und scheidet eine Cyste um sich aus. Dazu dient ihr eine grosse Menge von Drüsenzellen, welche zu beiden Seiten im Cercarienkörper gelegen sind und welche dem Thier ein charakteristisches Aussehen verleihen (Fig. 89 *F*). Diese Drüsen erscheinen an der freien Cercarie als weisse, undurchsichtige Masse. Wenn aber ihr Inhalt bei der Encystirung der Cercarie nach aussen getreten ist, zeigt sich der Körper des jungen Wurmes völlig durchsichtig (Fig. 89 *G*). — Wird die Cyste mit den Pflanzen, an denen sie befestigt ist, von einem Schaf verschlungen, so löst sich die Hülle in dessen Magen, der junge Wurm wird frei und gelangt schliesslich in die Leber, wo er sich im Verlauf von ca. 6 Wochen zum geschlechtsreifen *Distomum hepaticum* ausbildet.

Im Verlaufe ihres Entwicklungsganges zeigen die einzelnen Distomeen grosse Verschiedenheit. Nicht immer verlassen die Embryonen im Freien das Ei. Sie werden von dem Zwischenwirth direct aufgenommen und schlüpfen erst im Darm desselben aus (*Dist. ovocaudatum* nach LEUCKART). Aus den Embryonen braucht sich nicht wie bei *Dist. hepaticum* erst eine Sporocyste und dann aus ihr eine Redie zu entwickeln, sondern sie können sich auch direct zur Redie umbilden. Sporocyste sowohl wie Redie erzeugen in den meisten Fällen sofort Cercarien. Sehr abweichend gestaltet sich die Sporocyste bei *Dist. macrostomum* und *Gasterostomum fimbriatum*. Sie bildet hier schlauchförmige Ausläufer, welche zur Aufnahme der Cercarien dienen. Die als *Leucochloridium* bekannte Sporocyste von *Dist. macrostomum*, welche die Leber und andere Organe von *Succinea amphibia* bewohnt, erreicht einen ausserordentlich grossen Umfang, indem sie ihre Ausläufer bis in die Fühler der Schnecke schickt, wo dieselben infolge ihrer ausserlichen Aehnlichkeit mit Insectenlarven von Vögeln erblickt und aufgefressen werden (ZELLER, HECKERT).<sup>x</sup>

Die in den Keimschläuchen erzeugten Cercarien zeigen eine sehr verschiedenartige Gestaltung. Diess betrifft hauptsächlich ihren Schwanzanhang, wie die in Fig. 90 und 91 abgebildeten, eigenthümlich gestalteten Cercarien erkennen lassen. Die eine von ihnen, *Cercaria setifera*

*Dist. hepaticum* = *Dist. hepaticum* (nicht *Dist. hepaticum*) (nicht *Dist. hepaticum*)

Villot,<sup>1)</sup> eine marine Form, welche einer in *Scrobicularia tenuis* lebenden Sporocyste entstammt, besitzt einen ausserordentlich umfangreichen, mit Borsten besetzten Schwanz. Die andere (Fig. 91) hat sogar zwei Schwänze, die aber beim Schwimmen nach vorn gerichtet werden. Diese Cercarie von *Gasterostomum fimbratum* ist unter dem Namen *Bucephalus polymorphus* bekannt. — Unter Umständen fehlt der Schwanz dem Cercarienstadium gänzlich. Dieser Fall tritt ein, wenn die Cercarien keine Wanderung zu unternehmen haben, sondern in ihrem Wirtsthier so lange verweilen, bis sie mit diesem von einem andern Thier, dem definitiven Wirth, aufgenommen werden. Da sie kein freies Leben durchmachen, brauchen sie auch keine besonderen Bewegungsorgane. Die schwanzlosen Cercarien von *Distomum macrostomum* (erzeugt im *Leucochloridium paradoxum*) gelangen zugleich mit Theilen des Keimschlauchs in den Darm des definitiven Trägers, in dessen Cloake sie geschlechtsreif werden (ZELLER). In der Regel kommt die Cercarie infolge activer Wanderung aus ihrem ersten Zwischenwirth in einen zweiten, der naturgemäss wieder ein Wasserthier ist, sei es abermals eine Schnecke oder ein Wurm, Krebs, Insect, eine Muschel, ein Fisch oder Amphibium. In diesem zweiten Zwischenwirth wirft die Cercarie den Schwanz ab und kapselt sich ein. Zu neuem Leben erwacht der junge Wurm erst dann, wenn sein Träger von einem anderen, gewöhnlich höher stehenden Thier, als Nahrung aufgenommen und verdaut wird. Dadurch löst sich die Cyste, und das junge *Distomum*

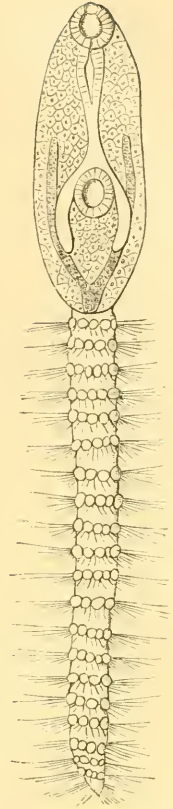


Fig. 90. Cercaria Villoti Monticelli<sup>1)</sup> (nach VILLOT).

erreicht nunmehr das Stadium des geschlechtsreifen Thieres. Dass der zweite Zwischenwirth aber auch ausfallen kann und die Cercarie nach einer Einkapselung im Freien direct in den definitiven Wirth übergeht, haben wir bei *Dist. hepaticum* gesehen. Die mehrfach gemachte Angabe, dass geschwänzte Cercarien direct in den definitiven Träger einwandern könnten (z. B.

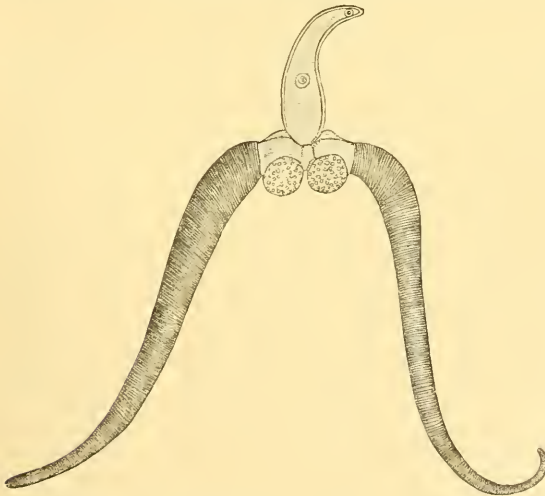


Fig. 91. Cercarie von *Gasterostomum fimbratum* (nach ZIEGLER).

<sup>1)</sup> Die *Cercaria setifera* von VILLOT nennt MONTICELLI *Cercaria Villoti*, da die Bezeichnung *setifera* einer anderen Art zukommt (MONTICELLI: Sulla *Cercaria setifera* Müller. Bolletino di Naturalisti in Napoli Vol. 2. 1888).

die *Cercaria macrocera* von *Dist. cygnoides* in die Harnblase des Frosches), hat sich nicht bestätigt, vielmehr scheinen diese Cercarien stets das Cystenstadium durchlaufen zu müssen.

Ein höchst bemerkenswerthes Verhalten zeigen die Embryonen von *Monostomum mutabile* und *flavum*, zweier Distomeen, die sich in Brust- und Augenhöhlen verschiedener Wasservögel finden. Die Embryonen verlassen bereits im Uterus des Mutterthieres die Eihülle. Diese Distomeen sind also lebendig gebärend. In jedem Embryo liegt bereits ein Redien-ähnliches Wesen (Fig. 92). Der Embryo producirt also hier die neue Generation, noch bevor er Zeit hat, einen Zwischenwirth aufzusuchen und in ihm zur Sporocyste auszuwachsen. Zweifellos dürfte sein, dass der Sprössling aus den Keimzellen des Embryos gebildet wird.

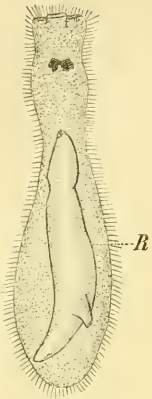


Fig. 92. Embryo von *Monostomum mutabile*, kurz nach dem Ausschlüpfen (nach v. SIEBOLD).  
R Redie.

## 2. Polystomeen.

Die Eier setzen sich auch bei den Polystomeen aus der eigentlichen Eizelle und aus Dotterzellen zusammen (Fig. 93). Ihre Hülle ist gedeckelt und zuweilen mit einem langen, fadenförmigen und gewundenen Fortsatz versehen, der den Eiern zur Befestigung dient [Diplozoon]. Der Entwicklungsgang gestaltet sich hier viel einfacher, indem der Embryo bereits innerhalb der Eihülle ziemlich die Gestalt des Mutterthieres erreicht (*Gyrodactylus*) oder doch nur eine Metamorphose, nicht aber einen Generationswechsel (Heterogonie) durchläuft.

Die ersten Entwicklungsvorgänge wurden nur wenig untersucht. Am besten kennen wir sie (durch ZELLER [No. 16 u. 17]) von *Polystomum*

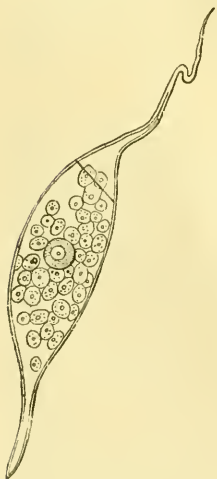


Fig. 93. Ei von *Microcotyle Mormyri*, innerhalb dessen gedeckelter Schale eine Eizelle, umgeben von Dotterzellen liegt (nach LORENZ aus HATSCHEK's Lehrbuch).

*integerrimum*, welches in der Harnblase des Frosches lebt. Seine Eier werden in das Wasser entleert, woselbst bald die Furchung beginnt. Das Resultat derselben ist ein kugeliges Zellenhaufen, welcher später eine längliche Gestalt annimmt und damit schon die Form des Embryos erkennen lässt. An diesem treten bald die Anlagen der Augen, die 16 Häkchen der Haftscheibe, der Hohlraum des Darmes und der Schlundkopf hervor (Fig. 94). Der ausschlüpfende Embryo besitzt zudem fünf Wimperreihen, von denen die drei vordersten der Bauchfläche, die beiden hinteren der Rückenfläche angehören. Dazu kommt noch ein Wimperbesatz vorn am Kopf (Fig. 94). Auf diesem Stadium verlässt der Embryo das Ei und sucht nun eine Froschlarve auf, an deren Kiemen er sich vermittelst der Haken und Saugnäpfe festhält. Hier veröden die Wimperzellen, die dem Thier nicht mehr von Nutzen sind, und die Polystomeenlarve



Fig. 94. Embryo von *Polystomum integerrimum*, kurz nach dem Ausschlüpfen (nach ZELLER).

nähert sich immer mehr der Gestaltung des Mutterthiers. Diese kann es in ausserordentlichen Fällen bereits in der Kiemenhöhle erhalten, in der Regel ist diess aber nicht der Fall, sondern das junge *Polystomum* dringt bei der Rückbildung der Kiemen in die Mundhöhle der Froschlarve ein, durchwandert deren ganzen Darm und gelangt schliesslich von der Cloake aus in die Harnblase, wo es die Geschlechtsreife erreicht.

Als bewimperte Larve verlässt auch das wegen seiner späteren Lebensgewohnheiten merkwürdige *Diplozoon paradoxum* das Ei (ZELLER [No. 18]). Die unter dem Namen *Diporpa* bekannte Larve trägt Saugnäpfe und Haken, mit deren Hilfe sie sich an den Kiemen von Süswasserfischen (*Phoxinus laevis* z. B.) befestigt. Hier kann sie sich Wochen und Monate lang aufhalten, um sich allmählich der Organisation des reifen Thiers zu nähern. Bevor sie diese aber erlangt, ist es nöthig, dass sich das eine Individuum mit einem zweiten verbindet und zwar zu dauerndem Zusammenleben. Diess geschieht in der Weise, dass die Larve mit ihrem Bauchsaugnapf einen zapfenförmigen Auswuchs umgreift, welcher am Rücken des anderen Thieres gelegen ist. Sodann wendet und krümmt das zweite Individuum seinen Körper so, dass es mit seinem Bauchsaugnapf ebenfalls den Rückenzapfen des Genossen zu ergreifen vermag. In dieser Stellung erscheinen beide Thiere fest verwachsen und erreichen so den geschlechtsreifen Zustand. —

Sehr merkwürdig ist der Entwicklungsgang von *Gyrodactylus elegans*, eines ebenfalls an den Kiemen der Fische lebenden *Polystomiden*. Seine Fortpflanzung schliesst sich an die oben geschilderte von *Monostomum* an, indem auch bei ihm der noch im mütterlichen Körper befindliche Embryo bereits wieder einen Embryo in sich trägt; ja, dieser letztere lässt ebenfalls schon die Anlage eines neuen Individuums in sich erkennen, so dass also vier Generationen in einander geschachtelt sind (WAGENER, METSCHNIKOFF). Hier produciren demnach wie bei *Monostomum* die Keimzellen sehr bald die neue Generation; im Uebrigen aber unterscheidet sich dieser Entwicklungsgang principiell nicht von dem der übrigen Trematoden. Um den Grund dieser beschleunigten Production zu verstehen, müsste man die Vorgänge selbst, sowie die Lebensgewohnheiten des Thieres genauer kennen.

### III. Cestoden.

Die Eier der Cestoden zeigen grosse Aehnlichkeit mit denen der Trematoden. Wie diese setzen sie sich aus der eigentlichen Eizelle und einer Anzahl von Dotterzellen zusammen, oder wo die letzteren fehlen, scheint doch eine ihnen entsprechende Nebendottermasse vorhanden zu sein. Umgeben sind die Eier von einer dünnen Eihaut, die zuweilen einen aufklappbaren Deckel besitzt. Die Entwicklung der Eier läuft meistens schon im Uterus des Mutterthiers ab; bei manchen Formen findet sie aber auch erst nach der Ablage des Eies im Freien statt. Im letzteren Falle ist die Hülle stärker ausgebildet.

Die Untersuchungen von E. van BENEDEN u. VILLOT an Taenien und zumal diejenigen von SCHAUINSLAND an *Bothriocephalen* haben gezeigt, dass die Embryonalentwicklung der Cestoden in ganz ähnlicher Weise verläuft wie die der Trematoden.

Nach SCHAUINSLAND vollzieht sich die Entwicklung der *Bothriocephalen* in zweierlei verschiedener Weise, je nachdem sich die Embryonen vor oder nach der Eiablage ausbilden. Die unentwickelt ins

Wasser abgelegten Eier sind dickschalig, gedeckelt und mit einer grossen Anzahl von Dotterzellen versehen. Aus ihnen gehen Larven hervor, die ein dichtes Wimperkleid tragen. Die Eier der zweiten Art sind dünnchalig, ungedeckelt und nur mit relativ wenig Nahrungsmaterial versehen. Die in ihnen enthaltenen Embryonen sind nackt.

Die Embryonalentwicklung der *Bothriocephalen* schliesst sich eng an diejenige der Distomeen an. Die Furchung verläuft in ganz ähnlicher Weise wie dort. Schon frühzeitig differenzieren sich an den beiden Polen des länglichen Keims zwei Zellen, die ihm kalottenförmig aufsitzen. Sie umwachsen ihn dann und bilden eine Hüllmembran um ihn. Darauf sondert sich in der von der Hüllmembran umgebenen kugelförmigen Zellenmasse wiederum eine Zelle, die den Keim zuerst ebenfalls kalottenförmig bedeckt und ihn sodann umwächst. Späterhin erscheint diese Aussenschicht aus mehreren Zellen bestehend. Damit ist das Ectoderm gebildet. Der Embryo besteht jetzt aus einem einschichtigen Ectoderm und einer soliden Entodermmasse (Fig. 95). In der letzteren treten sechs chitinöse Häkchen auf. Hiermit ist die Ausbildung des Embryos vollendet. Derselbe soll allein durch die innere (Entoderm-)Masse repräsentirt werden. Von ihr hebt sich das Ectoderm ab, so dass zwischen beiden ein Spaltraum entsteht. Der Embryo ist nunmehr von zwei Hüllen (ausser der Eihaut) umgeben, dem Ectodermmantel und der Hüllmembran. Auch hierin wiederholen sich die für die Distomeen geschilderten Verhältnisse, und ein Vergleich der Fig. 95 mit Fig. 88 (auf pag. 117) lässt ohne Weiteres die grosse Uebereinstimmung in diesen Entwicklungsstadien der beiden Gruppen erkennen.

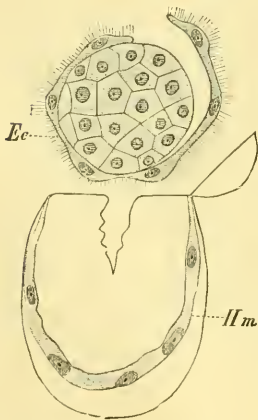


Fig. 95. Aus dem Ei gedrückter Embryo von *Bothriocephalus latus*.

*Ec* Ectoderm, *Hm* Hüllmembran. (Nach SCHAUINSLAND.)

Während die Hüllmembran beim Verlassen des Eies vom Embryo in der Eischale zurückgelassen wird, nimmt er den Ectodermmantel mit sich (Fig. 95). Dieser dient zu activer Bewegung, wenn er bewimpert ist, oder er quillt im Wasser so stark auf, dass er der Larve zugleich als schützende Hülle, sowie zu dem Zweck dient, die Larve dem Gewicht des Wassers ungefähr gleich zu machen und dadurch ihr Flottiren im Wasser zu erleichtern. Wo Wimperhaare vorhanden sind, erscheinen dieselben anfangs nur kurz und nehmen erst allmählich an Länge zu. Bei *Bothriocephalus latus* erreichen die sehr zarten Wimperhaare eine sehr bedeutende Länge. Nachdem die Larve einige Zeit, unter Umständen Tage lang, im Wasser umhergeschwommen ist, entledigt sie sich des Mantels, gleichviel ob derselbe bewimpert ist oder nicht. In manchen Fällen (wie zuweilen auch bei *Bothriocephalus latus*) kann sie den Mantel gleich anfangs mit der Hüllmembran abstreifen. Auch in diesem nackten Zustande vermag die Larve noch eine Zeit lang frei zu leben, geht aber schliesslich zu Grunde, wenn sie keinen geeigneten Wirth findet.

SCHAUINSLAND fasst die Umwachsung des Keims durch die kalottenförmigen Zellen, welche sich in ungefähr gleicher Weise zweimal wiederholt, als eine Epibolie auf. Dementsprechend muss er dann bei der Abwerfung der oberflächlichen Schichten eine vollständige Entfernung des Ectoderms



annehmen. Der Embryo entwickelt sich nur aus dem Entoderm. Als Stütze dieser Ansicht gilt ihm, dass bisher bei den Cestoden sowohl wie bei den Trematoden kein eigentliches Körperepithel gefunden wurde. Diese Thatsache soll dafür sprechen, dass ectodermale Gebilde hier nicht vorhanden sind, eine Ansicht, die auch LEUCKART (No. 8) vertritt. Jedenfalls verdient dann die Entstehung der Cuticula-ähnlichen Hautschicht eine eingehende Untersuchung. Wenn sie, wie zu vermuthen ist, (E. ZIEGLER, SCHWARZE u. a.) durch Umwandlung einer oberflächlichen Zellschicht entsteht, so würde dieses eben dem Körperepithel entsprechen. Die Frage, ob bei der Abstossung der Aussenschicht sämtliches Ectoderm entfernt wird oder doch noch Zellen davon zurückbleiben, dürfte bei der Kleinheit der Eier schwer zu entscheiden sein.

Die Bildung der Larvenhäute bei den Trematoden und Cestoden erinnert in auffälliger Weise an Amnion und Pilidium bei den Nemeritinen. Da ähnliche Vorgänge jedoch bei den Turbellarien nicht auftreten, zu denen die Trematoden und Cestoden auf der einen, die Nemeritinen auf der anderen Seite Beziehungen aufweisen und da die Turbellarien als die ursprünglicheren Formen zu betrachten sind, so haben wir es hier wohl nur mit analogen Vorgängen zu thun.

Die Embryonalentwicklung der Taenien weicht von derjenigen der Bothriaden einermassen ab, führt aber schliesslich zu einem ähnlichen Endresultat wie diese (LEUCKART No. 8, MONIEZ No. 9, E. VAN BENEDEN No. 2). Ein Unterschied wird von Anfang an schon dadurch bedingt, dass das dem Ei mitgegebene Dottermaterial nicht ein so reichliches ist, oder doch nicht in Gestalt gesonderter Zellen auftritt. Bei *Taenia serrata* liegt die Eizelle in diesem Dottermaterial eingebettet. In anderen Fällen scheint der Dotter in noch innigere Beziehung zu der Eizelle zu treten. Doch geht aus den für die einzelnen Formen etwas verschiedenen Angaben der Autoren hervor, dass schon bei den ersten Theilungen des Eies auch hier das Nährmaterial separirt wird. Es sind ein oder mehrere ziemlich umfangreiche, meist körnige Zellen, die zuerst abgeschnürt und dann allmählich verbraucht werden, während sich das übrige Zellenmaterial weiter vermehrt. Bei *Taenia cucumerina* allerdings soll das gesammte Ei durch eine ziemlich reguläre Furchung direct in die embryonale Zellenmasse übergehen (MONIEZ). In der Weiterentwicklung der Taenien können wir die Charaktere wiederfinden, welche wir bei den Bothriaden beobachteten, wenn auch der Gang im Einzelnen ein etwas anderer ist. Auch bei den Taeniaden sondern sich frühzeitig einige Zellen ab, welche den Keim als Hüllmembran umwachsen. Eine zweite Membran kann bei den als Blasenbandwürmer bezeichneten Taenien eine etwas andere Beschaffenheit aufweisen, als wir sie bisher kennen lernten. Sie cuticularisirt, nimmt eine radiärstreifige Beschaffenheit an und bildet so schliesslich eine feste Haut um den von ihr umschlossenen Embryo, welcher in diesem Stadium bereits mit 3 Paaren von Haken ausgerüstet ist. An ihm lässt sich übrigens nach VAN BENEDEN schon früh eine Randschicht von der anders beschaffenen inneren Zellenmasse unterscheiden, wie auch SCHAUINSLAND von kleineren peripheren u. grösseren centralen Zellen spricht. Man ist geneigt, hierbei an eine Differenzirung in die beiden Keimblätter zu denken, obwohl eine solche nach SCHAUINSLAND nicht vorhanden sein soll. Das gesammte Ectoderm ist nach ihm mit den beiden Membranen von der ferneren Antheilnahme am Aufbau des Embryos ausgeschlossen, und dieser besteht nur aus einer gleichartigen Zellenmasse, dem Entoderm.

Dieser Punkt und zumal die Entstehung der Schichtung des Embryos scheint uns dringend erneuter Untersuchung bedürftig.

Die Homologie der Embryonalhüllen von *Bothriocephalen*, *Taenien* und *Distomeen* sehen wir mit SCHAUNSLAND als zweifellos an. Die verschiedenartige Ausbildung der zweiten Membran zu einer Flimmerschicht in dem einen, zu einer Chitinlage im anderen Falle ist durch die Lebensweise der betr. Würmer bedingt. Die einen leben in Thieren, die fortwährend mit dem Wasser in Berührung kommen. In diesem entwickeln sich die abgelegten Eier sehr bald und bedürfen keines besonderen Schutzes. Die anderen bewohnen Landthiere. Ihre Eier gelangen mit der Proglottis ins Freie, und je mehr die bereits entwickelten Embryonen gegen das Austrocknen geschützt sind, desto mehr Aussichten haben sie für die Erhaltung ihrer Existenz. Daher die Ausbildung der Chitinhaut. Hingegen kann bei solchen *Taenien*, welche in wasserbewohnenden Thieren leben, die chitinisirte Embryonalhülle wegfallen und dafür eine dünne Membran eintreten, ähnlich dem flimmerlosen Ectodermmantel mancher *Bothriocephalen* (SCHAUNSLAND No. 12).

Die weitere Entwicklung des sechshakigen Embryos (Fig. 96 A) erfolgt erst, nachdem derselbe in einen Zwischenwirth eingewandert ist. Diess kann entweder direct geschehen, wenn der Embryo, wie bei den *Bothriaden* eine frei schwärmende Larve darstellt und so ohne Weiteres in ein Wasserthier einwandert, oder die Embryonen gelangen auf passivem Wege, noch von der Eihülle umschlossen, in den Zwischenwirth. Das geht meistens auf die Weise vor sich, dass das Bandwurmglied, welches an Pflanzen umherkriecht, zugleich mit der Nahrung aufgenommen wird. Im Magen wird die Proglottis verdaut, die Eier werden dadurch frei, ihre Hülle platzt, und die Embryonen finden sich nunmehr im Innern des Darmcanals. Hier verharren sie nicht lange, sondern dringen mittelst bohrender Bewegungen ihrer Häkchen in die Darmwand ein. Dabei scheinen sie ins Innere der Blutgefässe zu gelangen und werden wohl durch den Blutstrom weiter fortgeführt, um schliesslich in verschiedenen Organen, sehr oft in der Leber, zuweilen im Gehirn, in der Muskulatur u. s. f. ihren definitiven Wohnsitz zu nehmen. Dort beginnt bald ein energisches Wachsthum, welches zugleich verbunden ist mit einer Wucherung des umgebenden Gewebes, so dass dieses eine Hülle um den eingedrungenen Fremdkörper bildet. Letzterer wirft nunmehr die Haken ab, an seiner Oberfläche tritt eine ziemlich dicke Cuticula auf, und unterhalb derselben differenziren sich Rings- u. Längsmuskelfasern. Auf diese folgt nach innen eine bindegewebsartige Rindenschicht, welche sich von dem centralen parenchymatösen Gewebe unterscheidet. (Fig. 96 B.) Letzteres lässt bald Lücken erkennen, in denen eine wässrige Flüssigkeit auftritt. Dadurch, dass diese Lücken in einander fliessen, kommt schliesslich ein weiter mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum im Innern des Körpers zu Stande. Damit hat die Entwicklung des Bandwurms das Stadium erreicht, welches man als Finne, Blasenwurm oder *Cysticercusblase* bezeichnet. Dasselbe wurde der Sporocyste der Trematoden verglichen, obwohl es mit ihr weder im Bau noch in Bezug auf seine Weiterentwicklung besondere Aehnlichkeit aufweist.

Nur in seltenen Fällen scheint die Bildung des Hohlraums in der Finne in sehr reducirtem Maassstabe zu erfolgen oder ganz zu unterbleiben. So ist es z. B. nach LEUCKART der Fall bei den in der Lunge von Krähen und in der Leibeshöhle von *Lacerta vivipara* aufgefundenen Finnen (*Pietocystis*

variabilis und *P. Dithyridium* Diesing). Bei ihnen zeigt sich der ganze Körper von einer continuirlichen Binde substanz erfüllt.

In ähnlicher Weise wie bei dem Bandwurm selbst ist das Excretionssystem des Blasenwurms organisirt. Es setzt sich aus Capillaren zusammen, die mit Flimmertrichtern im Gewebe ihren Ursprung nehmen und in grössere Stämme einmünden. Letztere vereinigen sich zu den Hauptstämmen, die am Hinterende zu einem kurzen Schlauch zusammenfliessen können und dort nach aussen münden (G. WAGENER, LEUCKART).

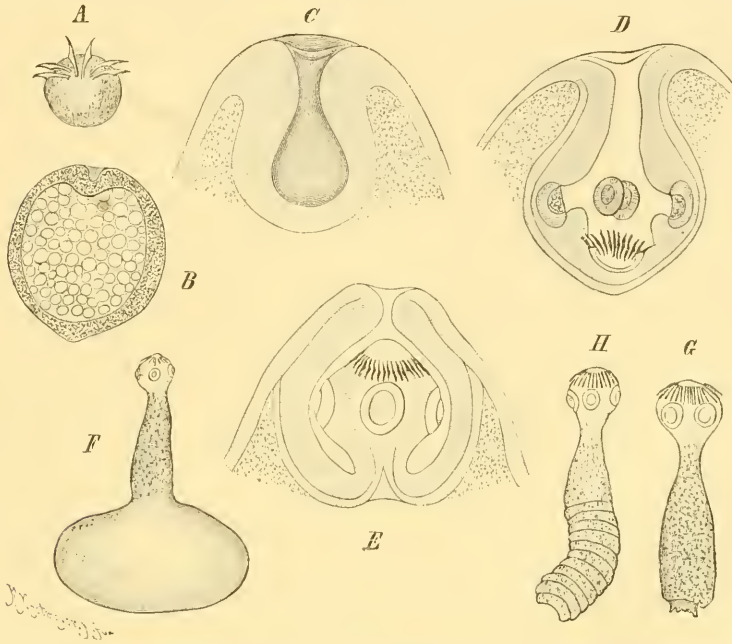


Fig. 96. A—H Entwicklung des Bandwurms vom Embryo bis zum Scolex. (Nach LEUCKART.)

A Sechshakiger Embryo. B Finne von *Taenia saginata*. C—E Kopfzapfen der Finne (*Cysticereus pisiformis*) von *Taenia serrata*. C Vor der Anlage der Saugnäpfe und Haken, D mit der Anlage von Saugnäpfen und Haken, E im umgestülpten Zustande. F Ausgestülpter Kopfzapfen mit anhängender Blase von *Taenia solium*. G Scolex von *Taenia serrata* mit Resten der abgefallenen Blase. H Junger Bandwurm (*T. serrata*), der das Scolexstadium erst vor Kurzem verlassen hat und an dem deshalb nur erst wenige Glieder vorhanden sind.

In dem geschilderten Zustande kann die Finne längere oder kürzere Zeit verharren, vermag aber dabei ihren Umfang zu vergrössern. Die *Echinococcus*-Finne, welche mehrere Monate auf einem solchen Stadium stehen bleibt, erreicht in dieser Zeit ungefähr die Grösse einer Wallnuss, kann sich aber bekanntlich noch bedeutend vergrössern; die von *Taenia coenurus* wächst binnen fünf Wochen zu Erbsengrösse heran. Die meisten Finnen erreichen im Verlauf von ungefähr drei Wochen den Durchmesser von etwa 1 mm. Sodann macht sich am vorderen Pole eine rege Zellwucherung bemerkbar. Dieselbe wächst in Form eines Zapfens nach innen vor (Fig. 96 B u. C). Der Zellwucherung entspricht an der Aussenfläche der Blase eine grubenförmige Einsenkung, die mit dem Wachsthum des Zapfens an Tiefe zunimmt. Das Ganze stellt die Anlage des Bandwurmkopfes (Scolex) dar, der demnach als Einstülpung der

Blasenwand seine Entstehung nimmt (Fig. 96 *B—F*). Es scheint, dass der Mangel an Platz, welchem der Blasenwurm infolge seiner Lebensweise unterworfen ist, sich derart geltend machte, dass der Scolex nicht als Anhang am Körper entsteht, wie es am natürlichsten schiene, sondern in einer Einstülpung der Blase gebildet und erst später nach aussen vorgestülpt wird.

Als grubige Vertiefungen der Seitenwandung des Zapfenhohlraums legen sich die Saugnäpfe an und auf seinem Grunde bilden sich die Haken des Bandwurmkopfes (Fig. 96 *D*). Dieser ist nunmehr im Negativ völlig ausgebildet vorhanden. Seine definitive Gestaltung erhält er dadurch, dass er, mit dem untersten Theile, dem späteren Rostrum beginnend, sich völlig umkräpelt (Fig. 96 *E*) und nach aussen vorstülpt (Fig. 96 *F*). Dann erscheint er als Ausstülpung der Blase, und diese hängt seinem Hinterende an (Fig. 96 *F*).

Ehe sich die letzteren Entwicklungsvorgänge, sowie die Umbildung zum Bandwurm völlig vollziehen können, ist es nöthig, dass der *Cysticercus* in ein anderes Thier gelangt. Diess geschieht dadurch, dass sein Träger oder Theile desselben von dem definitiven Wirth des Bandwurms genossen werden. Im Magen des Endwirthes verliert der Scolex seine Schwanzblase, indem diese verdaut wird. In Fig. 96 *G* sieht man noch geringe Reste der Blase dem soeben frei gewordenen Scolex anhängen. Dieser begiebt sich meistens weiter nach rückwärts im Darm, senkt seinen Haftapparat in dessen Schleimhaut ein und indem sich an ihm eine Gliederung bemerkbar macht, wird er zum eigentlichen Bandwurm (Fig. 96 *H*). Für gewöhnlich soll nur der unmittelbar am Kopf ansitzende Halstheil des Scolex in den definitiven Wurm hinübergenommen werden, während alles Uebrige zerfällt. LEUCKART beobachtete solche Jugendstadien von *Taenia solium*, die sich im Darm ihres Trägers frei bewegten, indem sie ihre Saugnäpfe armartig vorstreckten und wieder verkürzten. Sie waren nicht mehr so langgestreckt, wie diess nach ihrer Ausstülpung aus der Finne der Fall ist (vgl. Fig. 96 *F*), sondern zeigten nur einen kurzen stummelförmigen Anhang. — Die Bildung der Glieder erfolgt in der Weise, dass das Endglied das älteste ist und die jüngsten sich immer in der Nähe des Kopfes einschieben. Gliederbildung und Wachsthum verlaufen so rasch, dass der Bandwurm bald eine bedeutende Länge erhält und die hinteren Glieder sich aus dem Verbands lösen. Sie gelangen mit dem Koth des Thieres nach aussen, wo sie langsam umherkriechend angetroffen werden.

In den jüngeren Proglottiden ist von dem Genitalapparat noch nichts zu bemerken. Derselbe entsteht aus dem gewissermassen noch auf embryonaler Stufe verharrenden Parenchymgewebe im centralen Theil der Proglottis, indem sich hier eine dichtere Anhäufung der Zellen bemerkbar macht. Diese anfangs rundliche Zellmasse streckt sich später in die Länge und differenzirt sich in der Weise, dass sich an ihr drei in der Längsaxe des Wurmes gelegene Zellenstränge unterscheiden lassen. F. SCHMIDT, der die betr. Verhältnisse an *Bothriocephalus latus* untersuchte, fand, dass aus diesen drei Strängen der Leitungsapparat hervorgeht, welcher demnach früher angelegt wird als die Keimdrüsen. Infolge einer reichlichen Zellvermehrung wachsen die Stränge weiter aus und der am ehesten differenzirte ventrale wird zur Vagina, der dorsale zum Vas deferens und die dazwischen liegende umfangreiche Zellmasse zum Uterus. An Proglottiden von *Bothriocephalus*, die ungefähr 50 cm hinter dem Kopf liegen, sind die Leitungsapparate mit der Körperbedeckung in Verbindung getreten, und die

Geschlechtsöffnungen zu erkennen. Etwa 10 cm hinter dem Kopf erscheint die Genitalanlage nur als dunkler Längsstreifen in der Mittellinie der Glieder. Die Keimdrüsen und Dotterstöcke entstehen ebenfalls aus dem Parenchymgewebe, unabhängig vom Leitungsapparat, mit dem sie sich erst durch Stränge von Parenchymzellen verbinden, welche sodann ausgehöhlt werden.

**Allgemeines.** Der Entwicklungsgang der Cestoden hat verschiedene Deutung gefunden. Die ältere, durch STEENSTRUP begründete Auffassung betrachtet ihn als echten Generationswechsel. Indem sie den Scolex auf ungeschlechtlichem Wege aus der Finne hervorsprossen und ihn selbst dann durch Theilung in die Proglottiden zerfallen lässt, folgen nach dieser Auffassung auf eine geschlechtliche Generation, deren Product der Embryo (Blasenwurm) ist, je zwei ungeschlechtliche. Dagegen wurde mit Rücksicht auf den Umstand, dass allem Anschein nach die Continuität des Individuums gewahrt bleibt, in neuerer Zeit der Entwicklungsgang des Bandwurms als Metamorphose aufgefasst (GROBEN No. 4, CLAUS No. 3). Für diese Ansicht sprechen verschiedene sehr einfache organisirte Bandwürmer, wie Archigetes, und ein in der Leibeshöhle von Cyclops lebender Bandwurm (LEUCKART No. 7 und A. GRUBER No. 5). Diese Cestoden scheinen den definitiven Zustand zu erreichen, ohne erst das typische Cysticercusstadium durchzumachen. Der letztere wird direct zum geschlechtsreifen Thier, der erstere wandelt sich aus dem Embryo einfach dadurch zum Geschlechtsthier um, dass sich sein Körper in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt sondert, wodurch der Wurm ein Cercarien-ähnliches Aussehen gewinnt (LEUCKART No. 7). Betrachtet man den hinteren Abschnitt des Körpers als der Blase äquivalent, so würde dieser Bandwurm schon im Cysticercuszustande die Geschlechtsreife erlangen.

Wie Archigetes repräsentirt auch der ungegliederte und mit einfachem Geschlechtsapparat versehene Caryophyllaeus zeitlebens ein Stadium, welches dem Scolex anderer Bandwürmer sammt einem dazugehörigen Gliede gleichwerthig ist. Demnach würde die Entwicklung des Embryos zum Scolex einer Metamorphose entsprechen, wobei allerdings zu bemerken ist, dass hier mit der Blase Theile des Körpers abgestossen werden, welche anfangs den Körper des ganzen Individuums darstellten. Aehnlich verhält sich aber auch die Entstehung der Nemertine aus dem Pilidium und des Seesterns aus der Bipinnaria, ohne dass wir diese Vorgänge als Generationswechsel bezeichnen.

Bezüglich des zweiten Vorgangs der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, nämlich der Theilung in die Proglottiden, sind solche Fälle besonders bemerkenswerth, in welchen wie bei einigen Acanthobothrien und Echinobothrien die Proglottiden nach der Ablösung längere Zeit fortzuleben vermögen und sich um das Mehrfache ihres Volumens vergrößern. Sie gewähren den Eindruck, als ob man es mit selbstständig lebenden, etwa Distomeen-ähnlichen Individuen zu thun habe. Doch muss man wohl auch hier an die erste Entstehung der Cestoden denken und auf solche Formen zurückgehen, welche wie Caryophyllaeus und Amphiptyches den Genitalapparat nur in der Einzahl aufweisen. Sie dürften durch Uebergangsformen wie Amphilina (vgl. weiter unten pag. 130) auf Trematoden-ähnliche Formen zurückzuführen sein. Anfangs war der Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden, später trat er in der Mehrzahl auf, und dieses Verhalten führte aus Nützlichkeitsgründen zur Ablösung einzelner Glieder des Körpers. Die Liguliden können uns hier vielleicht einen Anhaltspunkt geben. Wenn auch die Verhältnisse, welche wir bei ihnen finden, als rückgebildete anzusehen sind, so können sie doch als Rückkehr zu einem früheren Verhalten angesehen werden. Bei den Liguliden

wiederholen sich die Genitalorgane im Körper, ohne dass eine äusserliche Gliederung des letzteren eintritt. Das ganze Thier entspricht also einem Individuum mit segmentaler Anordnung der Organe und nicht einem Thierstock. Die Genitalorgane selbst stimmen mit denjenigen der äusserlich gegliederten Cestoden überein, und es scheint deshalb, als ob wir hier ein Verhalten vor uns haben, welches einem ursprünglicheren Stadium der Cestoden entspricht.

Obgleich nach dem Vorhergehenden der Entwicklungsgang der Bandwürmer als Metamorphose aufzufassen wäre, ist es doch zweifellos, dass er bei einigen Formen einen echten Generationswechsel darstellt. Dies gilt von den Formen, bei welchen mehr als ein Scolex in der Finne entsteht. Die Finne von *Taenia coenurus* erzeugt eine grosse Anzahl von Bandwurmköpfen (an 500) in ihrem Innern, und im Blasenwurm von *Taenia echinococcus* entstehen sogar Tochterblasen, die ihrerseits Bandwurmköpfen den Ursprung geben. Hier, wo der Embryo viele Individuen aus sich hervorgehen lässt, von denen jedes die Organisation des Bandwurms erhält, kann nur von einem Generationswechsel die Rede sein. Die Köpfe entstehen durch Knospung in der Finne, sie wachsen zu den gegliederten Würmern heran und producieren die Geschlechtsstoffe. Es wechselt also in diesem Fall eine geschlechtliche mit einer ungeschlechtlichen Generation ab. Noch complicirter gestalten sich die Verhältnisse, wenn sich eine Generation von Tochterblasen einschleibt, die an der Mutterblase knospen und sodann erst in sich die Köpfe entstehen lassen. —

Zum Schluss weisen wir nochmals auf die Beziehungen zwischen Cestoden und Trematoden hin. Neben anderen anatomischen Characteren ist es besonders der Bau des Genitalapparats, welcher beide Gruppen einander sehr nahe bringt. Hier wie dort tragen Dotterstöcke neben den eigentlichen Keimstücken zur Production der Eier bei, die sich dementsprechend aus zweierlei Zellen zusammensetzen. Auch die Entwicklung verläuft in homologer Weise und zeigt vor Allem eine grosse Uebereinstimmung in der Bildung der Embryonalhüllen. Bei Betrachtung der weiteren Stadien des Entwicklungscyclus werden wir durch Formen, wie sie *Archigetes* (siehe oben pag. 129), der als geschlechtsreife *cysticercoide* Larve aufgefasst werden muss, darbietet, auf den Vergleich des *Cysticercois*-Stadiums der Cestoden mit der *Cercarie* der Trematoden geführt, wobei der Schwanzanhang der *Cercarie* dem blasenförmigen Hinterende des *Cysticercois* gleichzusetzen ist (CLAUS). Bei einer solchen Auffassung müssen wir die *Sporocysten* und *Redien* als secundär eingeschobene Glieder des Entwicklungs-Cyclus betrachten. Sie stellen uns im Wesentlichen parthenogenetisch sich fortpflanzende Larvenformen dar, bei denen die Organisation und Gestalt der *Cercarie* secundär eine Abänderung und theilweise Rückbildung erfahren hat. Bei den meisten Cestoden muss demnach die Entwicklung vom Ei bis zum ausgebildeten Bandwurm als eine einfache Metamorphose betrachtet werden und nur bei den *Echinococcus*blasen ist ein Generationswechsel zu erkennen, indem hier die Jugendformen (*Cysticercois*-Stadien) die Fähigkeit besitzen, sich durch Knospung zu vermehren. Die Entwicklung der Trematoden hingegen zeigt sich unter dem Bilde einer Heterogonie, bei welcher in den Entwicklungscyclus mehrere Generationen parthenogenetisch sich fortpflanzender Larvenformen eingeschoben sind.

Für die nahe Verwandtschaft von Trematoden und Cestoden spricht ausser der anatomischen und embryologischen Uebereinstimmung das Vorhandensein einer Form, *Amphilina foliacea*, die in ihrer äusseren Gestalt eher den Trematoden gleicht und ihnen auch früher (unter dem Namen *Mono-*

stomum foliaceum Rud.) zugehört wurde, die aber infolge des Fehlens eines Darmcanals und nach dem Bau der Genitalorgane zu den Cestoden gestellt werden muss (G. WAGENER No. 15). Ihr Körper ist von blattförmiger Gestalt, der Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden. Die Embryonalentwicklung verläuft wie bei Trematoden u. Cestoden (SALENSKY No. 11). Das Ei setzt sich aus einer Eizelle u. den Dotterzellen zusammen. Es wird eine Embryonalhülle gebildet, die der Embryo durchbricht. Dieser selbst ist mit 10 Haken bewaffnet, ähnlich denen der Bandwurmembrionen.

Was die Herleitung der Trematoden betrifft, so sind dieselben auf freilebende Turbellarien-ähnliche Plathelminthen zurückzuführen, welche sich einem parasitischen Leben anbequemen.

## Litteratur.

### I. Turbellarien.

1. Agassiz, A. *On the young stages of a few Annelids. Annals of the Lyceum of Natural history of New-York. Vol. III. 1867.*
2. Chun, C. *Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Würmern und Cölenteraten. Biolog. Centralblatt. II. Bd. 1882—83.*
3. Goette, A. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882 und 1884.*
4. Goette, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der marinen Dendrocoelen. Zoolog. Anzeiger 5. Bd. 1882.*
5. Graff, L. von. *Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida. Leipzig. 1882.*
6. Hallez, P. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'institut zool. de Lille. Fasc. II. 1879.*
7. Hallez, P. *Embryogénie des dendrocoeles d'eau douce. Paris 1887.*
8. Jijima, J. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocoelen (Tricladen). Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 40. Bd. 1884.*
9. Kowalevsky, A. *Ueber Coeloplana Metschnikowii. Zool. Anzeiger 1880.*
10. Korotneff, A. *Ctenoplana Kowalevskii. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 43. Bd. 1886.*
11. Keferstein, W. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abhandl. der Kgl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen. 14. Bd. 1868.*
12. Lang, A. *Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. 3. Bd. 1882.*
13. Lang, A. *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. XI. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
14. Metschnikoff, E. *Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien. Notizen der neurrussischen Gesellsch. der Naturforscher. 5. Bd. 1877.*
15. Metschnikoff, E. *Die Embryologie von Planaria polychroa. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 38. Bd. 1883.*
16. Metschnikoff, E. *Vergleichend embryologische Studien. Ueber die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 42. Bd. 1885.*
17. Müller, Joh. *Ueber eine eigenthümliche Wurmlarve aus der Classe der Turbellarien und aus der Familie der Planarien. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1850.*
18. Müller, Joh. *Ueber verschiedene Formen von Scethieren. Ebenda. 1854.*
19. Salensky, W. *Die Entwicklung von Enterostomum. Protokolle der Naturforsch. Freunde zu Kasan. 1872—73.*
20. Selenka, E. *Zoologische Studien. II. Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig. 1881.*

### II. Trematoden.

1. Biehringer, J. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. 7. Bd. 1885.*
2. Heckert, G. *Leucochloridium paradoxum, Monographische Darstellung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macrostomum. Bibliotheca zoologica. Heft 4. 1889.*
3. Leuckart, R. *Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Archiv für Naturgesch. 48. Bd. 1882.*
4. Leuckart, R. *Zoolog. Anzeiger 1882 und Zoolog. Wandtafeln, Tafel 33 mit Text.*

5. Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen. 2. Auflage.*
6. Linstow, O. v. *Helminthologische Studien. Archiv f. Naturgeschichte. 48. Bd. 1882.*
7. Lorenz, L. *Ueber die Organisation der Gattung Axine und Microcotyle. Arb. des Zool. Inst. Univ. Wien. 1. Bd. 1878.*
8. Schauinsland, H. *Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschrift. 16. Bd. 1883.*
9. Schwarze, W. *Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
10. Siebold, Th. v. *Helminthologische Beiträge. Arch. f. Naturgesch. 1. Bd. 1835.*
11. Thomas, A. P. *The life history of the liver-fluke. (Distomum hepaticum.) Quarterly Journal of microscopical science. Vol. 23. 1883.*
12. Villot, M. A. *Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins. Annales des sciences nat. VI<sup>e</sup> série. Zool. T. 8.*
13. Wagener, R. G. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem 1857.*
14. Wagener, R. G. *Helminthologische Bemerkungen. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 1858.*
15. Wagener, R. G. *Ueber Gyrodactylus elegans v. Nordm. Archiv für Anat. u. Phys. 1860.*
16. Zeller, E. *Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum. Zeitschr. für wiss. Zoologie. 22. Bd. 1872.*
17. Zeller, E. *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Polystomeen. Ebenda. 27. Bd. 1876.*
18. Zeller, E. *Untersuchungen über die Entwicklung des Diplozoon paradoxum. Ebenda. 22. Bd. 1872.*
19. Zeller, E. *Ueber Leucochloridium paradoxum und die weitere Entwicklung seiner Distomenbrut. Ebenda. 24. Bd. 1874.*
20. Ziegler, E. *Bucephalus u. Gasterostomum. Ebenda. 39. Bd. 1883.*

### III. Cestoden.

1. Beneden, E. van. *Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Arch. d. Biologie. T. 2. 1881.*
2. Beneden, P. van. *Les vers Cestoides considérés sous le rapport physiologique etc. Bull. de l'Académie des Sc. Bruxelles. T. XVII. 1850.*
3. Claus, C. *Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. Wiener klinische Wochenschrift. 1889. Nr. 36 und 37.*
4. Grobben, C. *Dolichum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden. Arb. aus dem Wiener zool. Institut. T. IV. 1882.*
5. Gruber, A. *Ein neuer Cestodenwirth. Zool. Anzeiger. 1. Bd. 1879.*
6. Leuckart, R. *Die Blasenwürmer und ihre Entwicklung. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Cysticerculusleber. Giessen. 1856.*
7. Leuckart, R. *Archigetes Sieboldi, eine geschlechtsreife Cestodenname. Mit Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Bandwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*
8. Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen. II. Auflage. 1879—1886.*
9. Moniez, R. *Mémoires sur les Cestodes. I<sup>ère</sup> partie. Travaux de l'institut zoologique de Lille etc. T. III. 1881.*
10. Moniez, R. *Essai monographique sur les Cysticerques. Ebenda. 1880.*
11. Salensky, W. *Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina foliacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*
12. Schauinsland, H. *Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jenaische Zeitschr. 19. Bd. 1886.*
13. Schmidt, F. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 46. Bd. 1888.*
14. Wagener, G. *Die Entwicklung der Cestoden, nach eigenen Untersuchungen. Breslau. 1854.*
15. Wagener, G. *Enthelminthica Nr. V. Ueber Amphilina foliacea mihi, etc. Archiv f. Naturgeschichte. 24. Jahrg. 1858.*



## V. Capitel.

# ORTHONECTIDEN UND DICYEMIDEN.

Die Dicyemiden wurden schon 1839 durch KROHN, die Orthonectiden in den 60er Jahren durch KEFERSTEIN und MAC INTOSH entdeckt. Mehrmals waren sie dann Gegenstand der Untersuchung (v. KÖLLIKER, G. WAGENER), doch wurde Eingehenderes über ihren Bau und ihre Entwicklung erst in neuerer Zeit bekannt. Für die letztere Abtheilung dieser höchst einfach gebauten, parasitisch lebenden Wesen ist diess hauptsächlich den Bemühungen von A. GIARD, METSCHNIKOFF und JULIN zu danken, während die Dicyemiden zumal von E. VAN BENEDEN und WHITMAN eingehend untersucht wurden.

### I. Orthonectiden.

Systematik: Es sind nur 2 Arten bekannt:

- 1) *Rhopalura Giardii* Metschn. (*Rh. ophiocomae* Giard, *Intoshia gigas* Giard) aus *Amphiura squamata*.
- 2) *Rhopalura Intoshii* Metschn (wahrscheinlich synonym mit *Intoshia Linei* und *Leptoplanae* Giard) aus *Nemertes lacteus*.

Die in Turbellarien, Nemertinen und Ophiuren parasitisch lebenden Orthonectiden zeigen einen auffallenden Geschlechtsdimorphismus. Männchen und Weibchen sind sowohl an Gestalt wie an Grösse verschieden (Fig. 97 *A* u. *B*). Die Organisation ist eine sehr einfache. Die Weibchen setzen sich einzig aus einer peripheren Zellschicht und einer centralen Zellenmasse zusammen (Fig. 96 *A*). An der Oberfläche sind sie mit Wimperhaaren bedeckt. Ihre Gestalt ist spindelförmig. Doch unterscheidet man zwei Formen, solche, deren Körper drehrund ist (*formes cylindriques* von JULIN) und andere mit abgeplattetem Körper (*formes aplaties*). Beide Formen lassen eine Art von Segmentirung äusserlich am Körper erkennen. Aus dem Körper der Ophiure (*Amphiura squamata*), in der sie lebten, scheinen sie auszuwandern, um einen neuen Wirth aufzusuchen. In der Leibeshöhle desselben, wieder einer *Amphiura*, setzt sich ihr Lebenslauf in verschiedener Weise fort. Die abgeplatteten Weibchen sollen nach JULIN in eine Anzahl von Theilstücken zerfallen, deren jedes aus mehreren centralen und peripheren

Zellen zusammengesetzt ist. Diese bewimperten Sprösslinge wachsen zu den „Plasmodienschläuchen“ METSCHNIKOFF's (No.6) aus. Diess sind schlauchförmige Gebilde, welche aus einer granulierten Masse bestehen und in

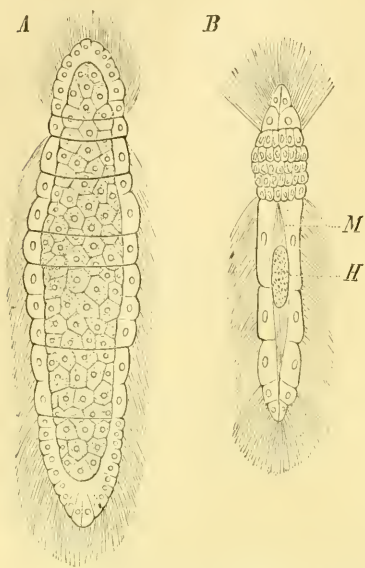


Fig. 97. *A* Cylindrisches Weibchen, *B* Männchen von *Rhopalura Giardii* (nach JULIN).

*H* Hoden, *M* Muskelfasern.

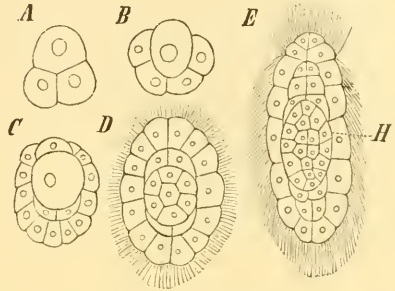
grösserer Anzahl innerhalb der Leibeshöhle von *Amphiura* und *Nemertes* liegen. In ihnen enthaltene centrale Zellen sind als Eier aufzufassen und liefern (wohl infolge einer Art von parthenogenetischer Fortpflanzung) die beiderlei Formen der Weibchen. — Die cylindrischen Weibchen stossen in dem neuen Wirth ihre centralen Zellen d. h. die Eier aus, und diese entwickeln sich zu Individuen, welche von den geschilderten Weibchen in ihrer Gestaltung ziemlich abweichen. Es sind die Männchen der *Rhopalura Giardii*, die nach JULIN nur von den cylindrischen Weibchen hervorgebracht werden. — Während sich der Körper der Weibchen äusserlich in 9 Ringe gliedert, lässt der der Männchen nur 6 solcher Ringe erkennen (Fig. 97 *B*). Der zweite Ring ist wie bei den Weibchen wimperlos. Die 5 Zellreihen, welche ihn bilden, enthalten eigenthümliche stark lichtbrechende Körper. Im Innern des Thieres differenzirt sich ein ovales, sackförmiges Organ von körnigem Aussehen. Von ihm ziehen

feine Stränge nach vorn und hinten im Körper, die als Muskelfasern gedeutet werden. Das Organ selbst entspricht dem Hoden; es erweist sich angefüllt mit Spermatozoen. Letztere zeigen das typische Aussehen geschwänzter Samenfäden (METSCHNIKOFF).

In welcher Weise die Befruchtung stattfindet, wurde bisher nicht beobachtet. JULIN sah, dass sich die oberflächlichen Zellen der Männchen löstren und dadurch die Spermatozoen frei wurden. Da sich Männchen und Weibchen frei im Wasser herumtummeln, so ist es möglich, dass die Samenfäden in's Innere der Weibchen eindringen, um hier die Eier zu befruchten. Die weiblichen Eier entwickeln sich im Innern des „Plasmodiumschlauchs“, die männlichen frei in der Leibeshöhle der *Amphiura*. In Bezug auf die Embryonalentwicklung gehen die Angaben der Autoren weit auseinander.

Entwicklung der Männchen. Nach JULIN entsteht als Ergebniss der inäqualen Furchung eine epibolische Gastrula (vgl. die Fig. 98 *A* u. *B*), deren inneres Blatt anfangs nur durch eine grössere Zelle dargestellt wird. Von dieser trennen sich später nach oben und unten Zellen ab (Fig. 98 *C*). Während die grosse centrale Zelle, indem sie sich später vielfach theilt, zur Anlage des Hodens wird (Fig. 98 *D* u. *E*) entstehen aus den früher von ihr abgelösten Zellen, welche ihr anfangs kalottenförmig aufsitzen, die Muskelfasern. Indem die charakteristische Theilung der Körperoberfläche in Ringe eintritt, der zweite Ring die Wimperung verliert und in ihm die stark lichtbrechenden Körper entstehen, nimmt die Larve den Typus des fertigen Thieres an.

Nach METSCHNIKOFF findet eine Epibolie nicht statt, sondern es entsteht ein solider Haufen ziemlich gleich grosser Zellen, aus denen sich später die äussere Schicht und die Genitalanlage differenzieren. Dagegen beschrieb auch GIARD in seiner ersten Mittheilung die Bildung einer epibolischen Gastrula.



**Fig. 98.** A—E Entwicklungsstadien des Männchens von *Rhopalura Giardii* (nach JULIN). H Hoden.

Entwicklung der Weibchen. Die ersten Furchungsstadien sind nicht bekannt. Nach JULIN erfolgt auch hier die Bildung einer epibolischen Gastrula, deren Entoderm aber schon früh aus einer grösseren Anzahl von Zellen besteht. Von diesen soll sich eine periphere Schicht zu einer Lage cylindrischer Zellen differenzieren, welche, unter dem Ectoderm gelegen, die centrale Masse polyedrischer Zellen umgibt. Wenn sich der Embryo in die Länge gestreckt und die Bewimperung erhalten hat, zeigt er eine grosse Aehnlichkeit mit den Embryonen der Distomeen und Bothrioccephalen. Die äusserste seiner drei Zellschichten würde dann der Hüllmembran entsprechen. Aus der zweiten Zelllage, die sich später abplattet, soll nach JULIN ein System äusserst zarter Muskelfäden hervorgehen, welches sich beim ausgebildeten Weibchen unter dem Ectoderm findet.

Nach GIARD und METSCHNIKOFF soll in der Entwicklung der Weibchen eine reguläre Blastula auftreten, aus der sich die beiden Keimblätter möglicherweise in Folge einer Delamination bilden.

Die obige Darstellung des Lebens- und Entwicklungsgangs der Orthonectiden beruht nicht durchaus auf sicheren Beobachtungen, sondern es wurden vielfache Lücken in diesen durch Wahrscheinlichkeitsschlüsse der Autoren ergänzt. Wir hielten uns hier hauptsächlich an die Darstellung von JULIN, weil seine Arbeit die vollständigste ist und auf denen von GIARD u. METSCHNIKOFF basirt.

## II. Dicyemiden.

**Systematik:** van BENEDEN unterscheidet 4 Genera: *Dicyema*, *Dicyemella*, *Dicyemina* und *Dicyemopsis*, welche auf vier Cephalopodengenera: *Octopus*, *Eledone*, *Sepia* und *Sepiola* vertheilt sind. Sie finden sich in den Anhängen der Kiemenvenen. WHITMAN nimmt nur 2 Genera: *Dicyema* (mit 8 Zellen im Kopfabschnitt) und *Dicyemeneea* (mit 9 Zellen im Kopfabschnitt) an.

Der Körper der Dicyemiden ist langgestreckt. Er besteht aus einer äusseren flimmernden Zellenlage und einer einzigen grossen axialen Zelle, welche von jener umgeben wird (Fig. 99 D). Am Vorderende hat

sich die äussere Zellenlage insofern etwas differenzirt, als sie hier eine Art von Kappe bildet. Im Uebrigen sind die Zellen ziemlich gleichartig.

Ein gewisser Unterschied der Individuen macht sich in der Art und Weise ihrer Fortpflanzung geltend. Die letztere besteht darin, dass in der axialen Zelle Embryonen gebildet werden. Diese sind aber an Gestalt verschieden, und zwar unterscheidet man wurmförmige und infusorienförmige (rhomboide) Embryonen (Fig. 99 u. 100). Beide entstehen in verschiedenen Individuen, die nach VAN BENEDEN schon durch ihre äussere Form kenntlich sind. Die nematogenen Individuen sind länger und schlanker, die rhombogenen kürzer und gedrungen.

Nach WHITMAN sollen ausser den Formen, welche nur wurmförmige Embryonen hervorbringen und welche er als primäre Nematogene bezeichnet, auch solche vorkommen, in denen anfangs infusorienförmige und später noch wurmförmige Embryonen erzeugt werden (secundäre Nematogene).

Entwicklung der wurmförmigen Embryonen. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass die Zellen, welche die erste Anlage der Fortpflanzungsproducte darstellen und welche den Genitalzellen anderer Metazoen entsprechen, durch Theilung der axialen Zelle des Mutterthiers ihren Ursprung nehmen. Nur sind die Producte dieses Theilungsvorgangs nicht gleichwerthig, auch bleiben die neugebildeten Zellen in der

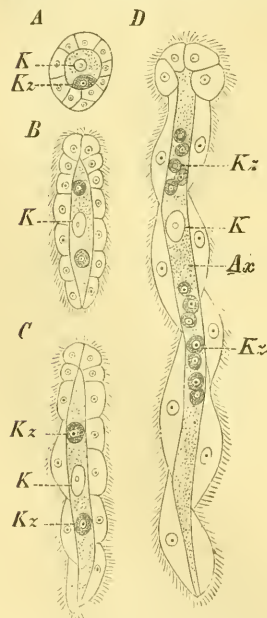


Fig. 99. A—D Entwicklungsstadien des wurmförmigen Embryos von *Dicyema*.

A Von *Dicyemeneaeledones* (nach WHITMAN), B—D von *Dicyema typus* (nach E. VAN BENEDEN).

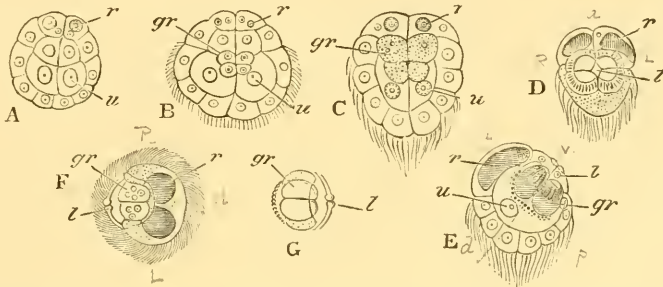
Ax Axiale Zelle, K Kern der axialen Zelle, Kz Keimzellen.

Axenzelle liegen (Fig. 99), wodurch der Eindruck einer endogenen Zellvermehrung hervorgerufen wird. Die Production der Keimzellen beginnt sehr früh, denn schon bei Embryonen sieht man hinter dem Kern der axialen Zelle innerhalb der letzteren eine neue Zelle, die erste Keimzelle, sich differenziren (Fig. 99 A), und bald entsteht im vorderen Abschnitt eine zweite (Fig. 99 B u. C). Ihre Kerne sind sehr wahrscheinlicher Weise durch Theilung aus dem Kern der Axenzelle hervorgegangen. Weiterhin bleibt der letztere an der Bildung neuer Kerne völlig unbetheiligt. Er scheint nur noch den sonstigen Functionen der Zelle vorzustehen. Die beiden Keimzellen hingegen beginnen sich durch Theilung zu vermehren und liefern bald eine grössere Anzahl von Genitalzellen, aus denen später die Embryonen hervorgehen.

Die Entwicklung der Keimzellen, die schliesslich in grosser Menge innerhalb der Axialzelle des Mutterthiers vorhanden sind, verläuft an Ort und Stelle nach Art der Eifurchung. Wie bei den *Orthonectiden* wird auch hier eine epibolische Gastrula gebildet, nur dass deren innere grosse Zelle ungetheilt bleibt. Sie wird zur Axenzelle. Indem sie sich in die Länge streckt, nimmt der Embryo die wurmförmige Gestalt an, welche ihm den Namen gegeben hat (Fig. 99 B u. C). Diese Embryonen sind nicht wesentlich verschieden von dem ausgebildeten Thier, und dessen Gestalt wird bald angenommen, indem die geringen Differenzirungen

an der äusseren Körperschicht, sowie am Kopftheil erfolgen und die Längsstreckung eine stärkere wird (Fig. 99 *C u. D*). Schon sehr früh beginnt dann die Bildung neuer Keime in der Axenzelle und zwar bereits dann, wenn der Embryo noch innerhalb des Mutterthiers verweilt. Die geschilderten Vorgänge gelten demnach für solche, im Innern des Mutterthiers befindliche Embryonen (Fig. 99 *A—D*). Wenn dieselben ihre Reife erlangt haben, durchbrechen sie die Aussenschicht des Mutterthiers, verbleiben aber in den Venenanhängen des Cephalopoden, wo sie noch bedeutend wachsen und weitere Embryonen erzeugen.

**Bau und Entwicklung der infusorienförmigen Embryonen.** Die infusorienförmigen weichen von den wurmförmigen Embryonen in der Gestaltung sehr stark ab. Von kurzer, gedrungener Gestalt weisen sie dazu im Innern noch mannigfache Differenzirungen auf (Fig. 100 *D—F*). Beim Schwimmen ist das breitere Ende des



**Fig. 100.** *A—G* Infusorienförmige Embryonen und ihre Entwicklung.

*A—D* Von *Dicyema typus*, *E—G* von *Dicyemella Wageneri* (nach VAN BENEDEN aus BALFOUR'S Handbuch). *A—C* Entwicklungsstadien. *D* Embryo von der Ventralseite, *E* von der Seite, *F* von vorn gesehen; *G* die „Urne“ isolirt.

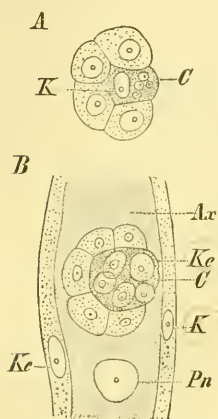
*gr* Granulirte Inhaltzellen der Urne, *l* deren Deckel, *u* die Schale, welche den Boden der Urne bildet; *r* stark lichtbrechende Körper am Vorderende des Embryos.

Embryos nach vorn gerichtet. Während das Vorderende nackt ist, erscheint der übrige Körper bewimpert (Fig. 100 *C u. D*). Der ganze Embryo ist bilateral gestaltet, indem man sowohl zwei Seitentheile, wie eine Bauchseite von der Rückenseite unterscheiden kann. Vorn und mehr dorsal liegen zwei stark lichtbrechende Körper (Fig. 100 *D*, *r*), von ihnen etwas nach hinten und mehr ventral gelagert das von VAN BENEDEN als Urne bezeichnete Organ. Dieses eigenthümliche Organ, dessen Function noch nicht klar gestellt ist, setzt sich aus einer schalenförmigen Hülle, einem granulierten Inhaltkörper und einem Deckel zusammen. Die Schale ist mit ihrer Höhlung nach der Bauchseite gerichtet (Fig. 100 *F*). Sie besteht aus zwei Theilen und dadurch, dass an ihrem freien Rande kleine kommaförmige Körperchen eingelagert sind, erhält dieser ein gestreiftes Ansehen (Fig. 100 *G*). Ihren Inhalt bilden vier neben einander liegende, ungefähr gleich grosse Zellen, die körnig erscheinen. Der Deckel endlich, welcher dem ventralen Theile der Urne entspricht, besteht wiederum aus vier Zellen, die sich da, wo sie alle vier aneinander stossen, zur Bildung eines Deckelknopfes vereinigen (Fig. 100 *D—G*, *l*). Im Innern der Urne bemerkte VAN BENEDEN zuweilen eine Flimmerung, welche er den granulierten Zellen zuschrieb. —

Die Entstehung des infusorienförmigen Embryos, wiewohl auf den ersten Blick recht verschieden von derjenigen des wurmförmigen Em-

bryos, lässt sich doch vielleicht auf diese zurückführen. Sie verläuft in der Axenzelle der rhombogenen Individuen, jedoch nicht direct, sondern eingeleitet durch einen vorbereitenden Vorgang (WHITMAN).

Neben dem Kern der Axenzelle treten zwei neue Zellen auf, deren Kerne aller Wahrscheinlichkeit nach von dem Kern der axialen Zelle abstammen. Diese beiden Zellen vermehren sich bald, aber nicht so stark wie bei der Bildung der wurmförmigen Embryonen. Sie überschreiten nie die Zahl 8, oft sind nur wenige vorhanden. Ehe die betreffenden Zellen sich weiter entwickeln, machen sie einen Process durch, welchen WHITMAN mit der Bildung der Richtungskörper bei den Eiern der Metazoen vergleicht. Infolge eines Theilungsvorgangs soll aus ihnen ein beträchtlicher Theil des Kernes ausgeschieden werden, der als „Paranucleus“ in der Axenzelle noch lange zu erkennen ist (Fig. 101 B).



**Fig. 101.** *A* „Infusorigener Embryo“ (nach VAN BENEDEN), *B* derselbe, in der axialen Zelle (*Ax*) des rhombogenen Individuums liegend (nach WHITMAN).

*A* Von *Dicyema typus*, *B* von *Dicyemenea eleodones*.

*C* Die centrale Zelle des „infusorigenen Embryos“, welche bereits neue Keimzellen erzeugt hat; *K* Kern der centralen Zelle, *Kc* Kerne der Aussenschicht des rhombogenen Individuums, *Pn* Paranucleus.

Auf der rechten Seite der Fig. 101, *B* sind die Bezeichnungen *K* und *Kc* verwechselt: *Kc* ist hier der Kern der centralen, *K* der Kern einer peripheren Zelle.

Darauf erfolgt eine Furchung der Zellen und als deren Resultat die Bildung von Zellenhaufen, welche ganz das Aussehen einer epibolischen Gastrula mit centraler Zelle besitzen. Solche Stadien wurden schon von VAN BENEDEN beobachtet (Fig. 101 *A*). Sie gleichen ganz denen, welche bei der Entwicklung der wurmförmigen Embryonen auftreten. WHITMAN vergleicht sie auch direct mit diesen und betrachtet sie als besondere Individuen, welche sehr früh in die Fortpflanzung eintreten. In ihrer centralen Zelle bilden sich nämlich sehr bald neue Zellen aus (Fig. 101 *A* u. *B*), welche später den infusorienförmigen Embryonen den Ursprung geben. WHITMAN bezeichnet diese Gastrulastadien deshalb als Infusorigene. Verglichen mit der nematogenen Entwicklungsreihe würden die Gastrulastadien den wurmförmigen Embryonen entsprechen, welche auch schon sehr früh, wie wir sahen, in sich die Embryonen entstehen lassen.

Aus der centralen Zelle (*cellule germigène* VAN BENEDEN's) der an Umfang zunehmenden Gastrulastadien gehen verschiedene Generationen von Keimzellen hervor, welche sie rosettenförmig umlagern<sup>1)</sup>. Die grösseren dieser Zellen liefern die infusorienförmigen Embryonen. Die kleineren sollen sich später wiederholt theilen, und es sollen aus ihnen wurmförmige Embryonen hervorgehen, wenn nach der Ausbildung der infusoriformen Embryonen die rhombogenen Individuen in die zweite

<sup>1)</sup> Die centrale Zelle selbst ist als homolog der Axenzelle bei den wurmförmigen Embryonen zu betrachten.

Phase ihrer Entwicklung getreten sind (secundäre Nematogene nach WHITMAN).

Die Bildung des infusoriformen Embryos aus der Keimzelle beginnt wieder mit einem Furchungsprocess, dessen Resultat eine epibolische Gastrula ist (E. VAN BENEDEN). Doch treten hier in deren Innern bald mehrere Zellen auf, zunächst vier grosse (Fig. 100 *A, u*). Von ihnen werden zwei zur Schale und zwei zum Deckel der Urne, während vier kleinere Zellen, die später entstehen, die 4 granulirten Inhaltzellen der Urne liefern (Fig. 100 *B* und *C, gr*). Unterdessen sind auch die beiden stark lichtbrechenden Körper in der Aussenschicht des Embryos aufgetreten (Fig. 100 *A—D, r*), und dessen hinterer Abschnitt hat sich mit Wimpern bedeckt. Während die zur Urne werdenden Embryonalzellen anfangs nur nebeneinander gelegen sind, verändern sie später ihre Stellung so, dass die granulirten Zellen oben und unten von dem Deckel und der Schale der Urne umfasst werden.

Ueber die Bedeutung der infusorienförmigen Embryonen ist Sicheres noch nicht bekannt. Aus der Thatsache, dass man sie tagelang lebend in Seewasser halten konnte (E. VAN BENEDEN), glaubte man entnehmen zu dürfen, diese Formen seien dazu bestimmt, die Art von einem Cephalopodenindividuum auf ein anderes zu übertragen. In diesem angelangt, würden sie zu einer Form auswachsen, die ähnlich dem wurmförmigen Embryo neue Keime producirt. — Neben dieser Ansicht macht sich noch eine zweite geltend, welche den infusorienförmigen Embryo dem Männchen der Orthonectiden vergleicht. VAN BENEDEN ist geneigt, in dem granulirten und flimmernden Inhalt der Urne das Homologon des Hodens der Orthonectidenmännchen zu sehen. WHITMAN beobachtete mehrmals das Eindringen infusoriformer Embryonen in nematogene Individuen, welches vielleicht auf einen Befruchtungsvorgang zurückzuführen ist.

An die Dicyemiden schliessen sich die von VAN BENEDEN (No. 2) beobachteten Heterocyemiden (*Conocyema* und *Microcyema*) an, die ebenfalls in den Venenanhängen von *Octopus* und *Sepia* leben. Ihre Gestalt ist insofern verschieden von derjenigen der Dicyemiden, als sie bei Weitem nicht deren Länge erreichen und am Vorderende warzenförmige Gebilde vorhanden sind, die sich ausstrecken und einziehen lassen. Nematogene und rhombogene Individuen werden auch hier unterschieden. Wenn auch die wurmförmigen Embryonen etwas von denen der eigentlichen Dicyemiden abweichen, so entwickeln sie sich im Ganzen ähnlich wie jene. Die infusorienförmigen Embryonen von *Conocyema* gleichen denen der Dicyemiden.

### Allgemeines.

In Bau und Entwicklung der Orthonectiden und Dicyemiden finden sich so viele gemeinsame Züge, dass wir nicht an der Verwandtschaft beider Gruppen zweifeln können. Schwieriger gestalten sich dagegen ihre Beziehungen zu anderen Abtheilungen des Thierreichs. Im Hinblick darauf, dass sie sich nur aus zwei Keimblättern zusammensetzen sollen, versuchte man aus ihnen eine neue Abtheilung des Thierreichs zu gründen, die der Mesozoen, welche zwischen Protozoen und Metazoen einzuschieben wäre (E. VAN BENEDEN, JULIN). Da es nur parasitische Formen sind, welche wir vor uns haben, scheint uns eine solche Deutung mindestens gewagt und diejenige mehr plausibel, welche in diesen einfach gebauten Thieren durch Parasitismus rückgebildete Plattwürmer sieht (LEUKART, METSCHNIKOFF, WHITMAN).

Auf die Aehnlichkeit der Orthonectidenweibchen mit den Embryonen der Distomeen wurde schon oben hingewiesen. Die Annahme, dass solche Embryonen Geschlechtsreife erlangt haben, hat nichts Unwahrscheinliches an sich, da solche Fälle im Thierreich auch sonst noch bekannt sind. So ist *Dinophilus* offenbar als eine geschlechtsreif gewordene Annelidenlarve zu betrachten, und diese Form eignet sich auch insofern hier zur Vergleichung, als ihre Männchen ungefähr auf den Zustand der Orthonectiden und Dicyemiden herabgesunken sind (vgl. weiter unten pag. 209). Des Darms u. der übrigen höheren Organisation verlustig gegangen, weisen sie im Innern des Körpers nur noch einen geräumigen Hodensack auf, ähnlich den Männchen der Orthonectiden, die allerdings auf noch etwas tieferer Stufe stehen.

Betrachten wir die Orthonectiden und Dicyemiden als degenerierte Formen, so würden die Orthonectiden mit ihrer centralen Zellenmasse die höhere Stufe darstellen, während die Dicyemiden, bei denen nur noch eine centrale Zelle vorhanden ist, noch mehr zurückgebildet sind. Auch bei ihnen erscheint übrigens das Innere mehrzellig, sobald die Bildung der Keimzellen mit der Theilung der axialen Zelle beginnt.

### Litteratur.

#### I. Orthonectiden.

1. Braun, M. *Die Orthonectiden. Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde.* 2. Bd. 1887.
2. Giard, A. *Les Orthonectida, classe nouvelle du phylum des vermes. Journ. de l'anatomie et de la physiol. norm. et path.* 1879.
3. Mac Intosh. *A monograph of the british annelids. Part. I. The Nemerteans. London. 1874. (Ray Society.)*
4. Julin Ch. *Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie.* T. 3. 1882.
5. Keferstein. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Scephalanarien von St. Malo. Abhandl. der Kgl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen.* 14. Bd. 1868.
6. Metschnikoff, E. *Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. für wiss. Zool.* 35. Bd. 1881.
7. Spengel, J. W. *Die Orthonectiden. Biolog. Centralblatt.* 1. Bd. 1881—82.

#### II. Dicyemiden.

1. Beneden, E. van. *Recherches sur les Dicyemides survivants actuels d'un embranchement des mésozoaires. Bruxelles.* 1876.
2. Beneden, E. van. *Contribution à l'histoire des Dicyemides. Arch. de Biologie.* T. 3. 1882.
3. Braun, M. *Ueber Dicyemiden. Zusammenfassender Bericht. Centralblatt für Bakt. u. Parasitenkunde.* 2. Bd. 1887.
4. Kölliker, A. v. *Ueber Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden. 2. Bericht der zool. Anstalt in Würzburg.* 1849.
5. Krohn, A. *Ueber das Vorkommen von Entozoen in den Venenanhängen der Cephalopoden. Froviep's „Neue Notizen“.* 11. Bd.
6. Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen.* 2. Auflage.
7. Wagener, G. *Ueber Dicyema Köllikeri. Arch. f. Anat. u. Phys.* 1857.
8. Whitman, C. O. *A contribution to the embryology, life-history and classification of the Dicyemids. Mittheil. der zool. Station zu Neapel.* 4. Bd. 1883.



## VI. Capitel.

# NEMERTINEN.

Die Nemertinen legen ihre von Gallerthüllen umgebenen Eier einzeln oder zu grösseren Laichmassen zusammengeballt ab. Die Befruchtung scheint sowohl ausserhalb wie innerhalb des weiblichen Körpers stattfinden zu können. Im letzteren Falle dringen die Spermatozoen durch die Ausführungsgänge der weiblichen Geschlechtsorgane (Eiersäckchen) in diese ein. Bei manchen Formen (*Monopora vivipara*) entwickeln sich die Eier hier bis zur Reife des Embryos. — Die Entwicklung findet auf directem Wege oder durch eine Metamorphose statt. Die letztere ist verschiedener Natur, je nachdem eine von der späteren Gestaltung des Thieres ganz abweichende, frei schwärmende Larve oder nur eine Larvenform gebildet wird, welche sich nicht wesentlich von dem jungen Thier unterscheidet, dieses aber doch erst in sich entstehen lässt. Im ersteren Falle spricht man im Hinblick auf die Form der Larve von einer Pilidiumlarve, im letzteren Fall von einer Entwicklung nach dem Desor'schen Typus, so bezeichnet nach seinem Entdecker.

### I. Entwicklung durch die Pilidiumlarve.

Infolge der äqualen Furchung geht aus dem Ei von *Lineus lacteus* eine reguläre Blastula hervor. Dieselbe verliert ihre regelmässige Gestaltung, indem die Zellen der unteren Hälfte an Umfang bedeutend zunehmen und zugleich auch eine Abplattung an der unteren Seite der Blastula erfolgt. (Fig. 102 A.) Aeusseres und inneres Keim-

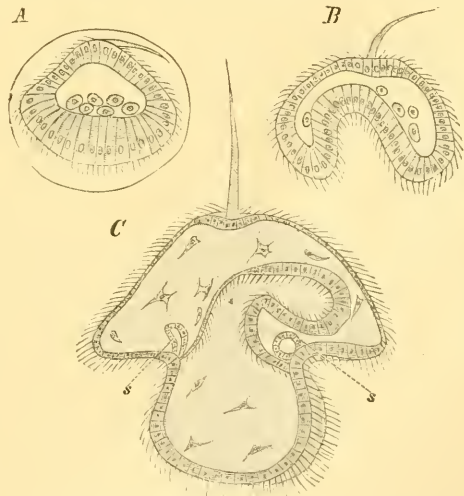


Fig. 102. A—C Blastula, Gastrula und Pilidium von *Lineus lacteus* (nach METSCHNIKOFF).

C Nach zwei Figuren METSCHNIKOFF's combinirt. s Ectodermeinstülpungen, die später als Kopf- und Rumpfscheiben den Darm umwachsen.

blatt lassen sich schon jetzt an der Blastula unterscheiden, indem die Zellen des Ectoderms kleiner, diejenigen des Entoderms grösser sind. Und auch das mittlere Keimblatt ist bereits in seiner Anlage vorhanden: In der Furchungshöhle, dem Entoderm angelagert, findet sich eine Anzahl von Zellen (Fig. 102 *A*), die allem Anschein nach vom Entoderm aus ihren Ursprung nehmen (METSCHNIKOFF No. 21) und sich später als mesenchymatische Wanderzellen erweisen (Fig. 102 *B* u. *C*), wie sie in entsprechender Weise auch bei der Entwicklung nach dem Desor'schen Typus entstehen.

Nachdem sich die Blastula an ihrer Oberfläche mit Wimpern bedeckt, ihre charakteristische Gestaltung angenommen und eine starke Geissel an ihrem Scheitel erhalten hat (Fig. 102), kann sie die Eihülle durchbrechen, um frei umherzuschwärmen. Häufiger aber gelangt die Larve erst nach erfolgter Invagination als Gastrula nach aussen. Letztere vollzieht sich, indem sich das schon vorgebildete Entoderm gleichmässig nach innen einstülpt (Fig. 102 *B*). Der Blastoporus ist kreisförmig, die ganze Larve zeigt eine radiäre Gestaltung. Das ändert sich aber bald, indem sich der Blastoporus etwas in die Länge zieht, oval wird, während der Urdarm sich zur Seite neigt und mit seinem blinden Ende allmählich immer mehr gegen die eine Wand vorwächst (Fig. 102 *B*). Damit ist die Gestaltung der Larve zu einer bilateral symmetrischen geworden. Ihre definitive Form, d. h. diejenige, welche ihr Entdecker, JOH. MÜLLER, als Pilidium bezeichnete, nimmt die Larve an, indem jederseits vom Blastoporus ein Lappen nach unten vorwächst (Fig. 102 *C* u. 103). Sie besteht also jetzt aus einem oberen glockenförmigen Theil, den wir als Schirm ansprechen, und den beiden nach unten herabhängenden Seitenlappen. Zwischen den beiden letzteren, an der Unterseite des Schirmes, liegt die weite Mundöffnung (Fig. 102 *C* und 103). Sie führt in den Oesophagus, welcher einer Ectodermeinstülpung entspricht, während das eigentliche Entoderm durch den hinteren Darmsack repräsentirt ist (Fig. 102 *C*). Der Larvendarm, dessen Zellen mit Wimpern versehen sind, bleibt blind geschlossen.

In ähnlicher Weise wie die Turbellariularven ist das Pilidium von einer in sich zurücklaufenden Wimperschnur umzogen, welche die Peripherie des Schirmes und den Rand der Seitenlappen umsäumt. Sie zeichnet sich durch längere Cilien vor der übrigen Bewimperung des Körpers aus (Fig. 102 *C* u. 103). Die schon oben erwähnte, besonders starke Geissel entspringt in einer Einsenkung am Scheitel, welcher eine Verdickung des Ectoderms entspricht. Diese letztere hat man mit der Scheitelplatte der Trochophoralarven der Anneliden verglichen (vgl. unten pag. 175).

Aehnlich wie bei der Anneliden-Trochophora gehen von der Scheitelplatte zwei Muskelstränge aus, die auch Nervenfasern zu enthalten scheinen (SALENSKY, 25). In dem Vorhandensein dieser Stränge läge aber nicht die einzige Uebereinstimmung mit den Annelidenlarven, sondern nach SALENSKY wird die Wimperschnur auch von einem Nervenstrang begleitet, welcher dem Ringnerven im Wimperkranz der Trochophora entsprechen würde. Dieser Nervenstrang, welcher sich aus Nervenfasern und Ganglienzellen zusammensetzt, soll sogar eine reichere histologische Differenzirung aufweisen als der Ringnerv der Annelidenlarven. Wo der Nervenstrang aus den Seitenlappen in den Schirm übergeht, bildet er gangliöse Anschwellungen, welche SALENSKY als Centralorgane des Nervensystems deutet.

Das Innere der Larve, zwischen Ectoderm und Entoderm, ist von einer gelatinösen Masse erfüllt, in welcher sich die mannigfach gestal-

teten Mesenchymzellen eingelagert finden. (Fig. 102.) Dieselben liefern zunächst die Muskelstränge, welche die Larve in regelmässiger Verteilung durchziehen und gehen später zum Theil in die mesodermatischen Elemente (Bindegewebe, Muskulatur etc.) des ausgebildeten Thieres über (BÜTSCHLI, No. 2).

Die Pildien verschiedener Nemertinen weichen in der Gestalt von einander ab, indem die oben geschilderte typische Form mehr oder weniger deutlich zur Ausbildung gelangt. Anstatt der Geissel

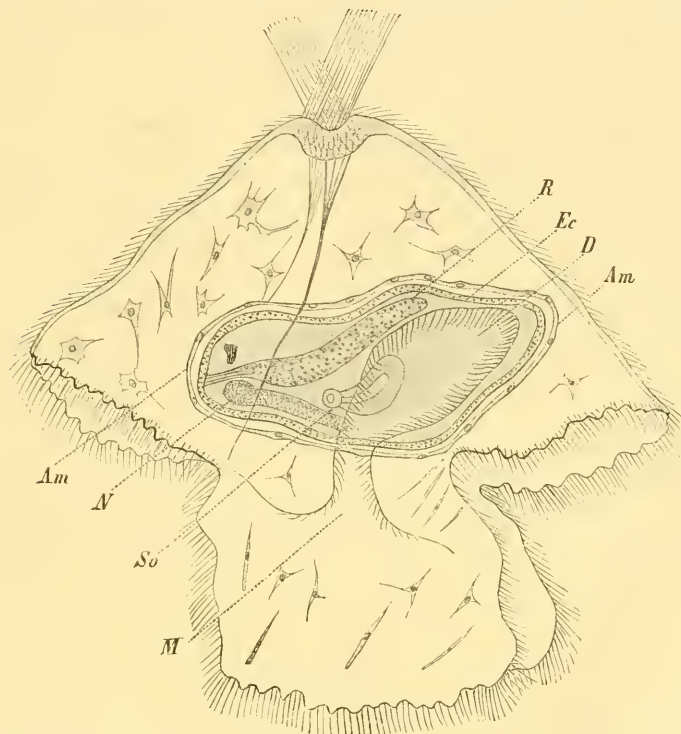


Fig. 103. *Pilidium gyrans* mit entwickeltem Wurm im Innern (combinirt nach zwei Figuren BÜTSCHLI's).

*Am* Amnion, *D* Darm des Pilidium, *Ec* Ectoderm des Wurms, *M* Mund des Pilidiums, *N* Nervensystem-Anlage, *R* Rüssel, *So* Seitenorgan.

trägt *Pilidium gyrans* einen Wimperschopf am Scheitel (Fig. 103). Bei dem *Pilidium auriculatum* (LEUCKART und PAGENSTECHER) sind die beiden Seitenlappen nur sehr wenig ausgebildet, und das von WILSON beschriebene *Pilidium brachiatum*, welches dem *P. auriculatum* ähnelt, besitzt ausser den beiden, ebenfalls wenig ausgebildeten Seitenlappen, noch drei Paar anderer Lappen, die durch Einbuchtungen des Schirmandes zu Stande gekommen sind.

Eine ganz abweichende Gestaltung zeigt das durch FEWKES (No. 5) bei Newport aufgefundene *Pilidium recurvatum*, welche durch das Fehlen der Seitenlappen, die seitliche Umkrümmung des oberen Theiles und das Vorhandensein eines Wimperreifens am Hinterende eine auffallende Aehnlichkeit mit der Tornarialarve des *Balanoglossus* erhält. Uebrigens soll sich nach FEWKES auch die Metamorphose dieser Larve in anderer Weise als sonst bei den Pildien vollziehen. Während diese noch nach der Reife



des Wurms in ihrer Totalität erhalten bleiben und vom Wurm in diesem Zustande verlassen werden, soll hier das zusammengesunkene Pilidium nach dem Austritt der Nemertine deren hinterem Körpertheil anhängen, um hier allmählich resorbirt zu werden, in ähnlicher Weise wie die Pluteuslarve in den Körper des jungen Seeigels einbezogen wird.

Nachdem GEGENBAUR die Ansicht ausgesprochen hatte, dass sich im Innern des Pilidiums ein neues Thier entwickeln möge, wurde diese Vermuthung durch KROHN dahin präcisirt, dass aus dem Pilidium regelmässig eine junge Nemertine hervorgehe. LEUCKART und PAGENSTECHEK konnten diese Auffassung zur Gewissheit erheben, indem sie die Entwicklung der Nemertine im Innern des Pilidiums verfolgten (No. 18). Die sich hierbei abspielenden Vorgänge wurden dann von METSCHNIKOFF (No. 19) und BÜTSCHLI (No. 2) in's Klare gestellt.

Die Bildung der Nemertine im Pilidium wird dadurch eingeleitet, dass in der Umgebung des Mundes vier grubenförmige Einsenkungen des Ectoderms auftreten. Von aussen bieten dieselben das Ansehen kreisrunder Saugnäpfe, als welche sie auch seinerzeit von JOH. MÜLLER gedeutet wurden. Wenn die Einsenkungen tiefer werden, gestalten sie sich sackförmig (Fig. 102 C), und ihre gegen den Larvendarm hin gerichtete Wand ist weit dicker, als die nach aussen zu gelegene. Die weiteren Veränderungen der Einstülpungen bestehen darin, dass sie sich vom Ectoderm abschneiden, sich bedeutend ausdehnen und den Larvendarm umwachsen (Fig. 104 A u. B). Sie haben jetzt mehr Scheibenform angenommen. Da wo sie aufeinander treffen, verschmelzen die einzelnen Scheiben, und ihr dickeres, nach innen gerichtetes Blatt liefert die oberflächliche Schicht des Nemertinenkörpers, während das dünne Aussenblatt eine Hülle um denselben bildet, welche man als Amnion bezeichnet (Fig. 103 Am). Dasselbe löst sich aus seiner Verbindung mit dem Wurmkörper und umgibt ihn als zarte Membran. Das vordere

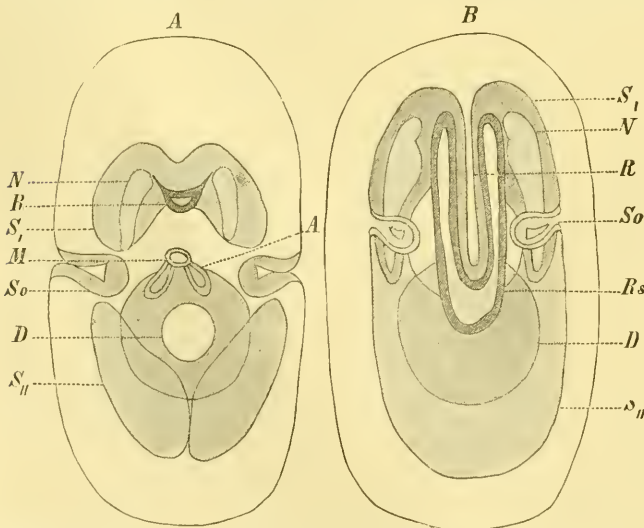


Fig. 104. Schemata, um die Bildung der Nemertine zu zeigen (nach SALENSKY).

A Ausstülpungen des Oesophagus, (von HUBBRECHT als Anlage von Nephridien gedeutet), D Darm, M Mund, N Anlage des Nervensystems, R Rüssel, Rs Rüsselscheide, S, Kopf-scheiben, S', Rumpfscheiben, So Seitenorgane.

Scheibenpaar liefert den Kopf der Nemertine (bis zu den Seitenspalten), während das hintere das Ectoderm des übrigen Körpers aus sich hervorgehen lässt. (Fig. 104 A u. B.) Dementsprechend bezeichnet man auch die vorderen Scheiben, welche übrigens zuerst verschmelzen, als

Kopf-, die hinteren als Rumpfscheiben. Die Vereinigung der vorderen mit den hinteren Scheiben erfolgt erst dann, wenn sie unter sich völlig verwachsen sind. An der Stelle, wo die beiden Kopfscheiben zuerst zusammenstossen, bildet sich eine Einstülpung, die Anlage des Rüssels, welche bald weit nach hinten vorwächst (Fig. 104 *A* u. *B*, *R*).

Ueber die Lage des jungen Wurms im Pilidium giebt die Fig. 103 Aufschluss. Der Larvendarm wird ganz ins Innere des Wurms aufgenommen. Einstweilen durchbricht der Oesophagus noch mit breiter Mündung den Wurmkörper, bis er später mit dem Ectoderm des Wurmes verschmilzt und im Verhältniss weiter nach vorn verlagert wird.

In ähnlicher Weise wie die Körperscheiben sollen nach HUBRECHT und SALENSKY die Seitenorgane ihren Ursprung nehmen. Sie entstehen als zwei Einstülpungen der Pilidiumwand, seitlich vom Oesophagus, wachsen gegen die Körperscheiben vor (Fig. 104 *A*, *So*) und lösen sich schliesslich aus ihrem Zusammenhange mit dem primären Ectoderm des Pilidiums, um dafür mit demjenigen der Körperscheiben zu verschmelzen (Fig. 104 *B*). Sie sollen also direct als Theile des Pilidiums angelegt werden.

Das Nervensystem des jungen Wurms erscheint in Form zweier Ectodermverdickungen, die im Bereich des vorderen Scheibenpaares zu beiden Seiten der Rüsseleinstülpung entstehen (Fig. 104 *N*). An dieser Stelle differenziren sich die Ectodermzellen in mehrere Schichten, deren obere die Körperhaut und die darunter liegenden Ganglienzellen, deren untere die Punktsubstanz liefern soll. Die vorderen verdickten Theile der Anlagen entsprechen dem Gehirn, ihre Verlängerungen nach hinten den Lateralnervstämmen (Fig. 104 *A* u. *B*). Mit der Scheitelplatte der Larve würde demnach die Anlage des centralen Nervensystems nichts zu thun haben.

Noch bevor sich die Scheiben vom Ectoderm loslösten, legten sich Mesenchymzellen an ihr inneres Blatt an, und da sich solche auch in der Umgebung des Larvendarms fanden, so wurde eine grössere Anzahl von ihnen in's Innere des Wurms eingeschlossen (BÜTSCHLI, SALENSKY). Entsprechend der getrennten Anlage von Kopf- und Rumpfteil, ist auch die Anlage des Mesoderms eine zweifache. Einmal bildet sich an den beiden Kopfscheiben je eine Anhäufung von Mesenchymzellen, sowie eine ebensolche an der Spitze der Rüsseleinstülpung. Von ihr war nicht zu entscheiden, ob sie von jenen her stammt. Sodann hat jede Rumpfscheibe ihre besondere Mesenchymlicht, die ebenfalls durch Zusammenhäufung von Mesenchymzellen entstanden ist. So wird also der vordere und hintere Körpertheil der Nemertine ganz getrennt angelegt. — Das Mesenchym des Rumpfes soll sich nach SALENSKY in zwei Blätter spalten, von denen sich das eine als splanchnisches Blatt dem Darm, das andere als somatisches Blatt der Körperwand anlegt. So käme also eine Art von Cölo<sup>m</sup> zu Stande, welches freilich später wieder rückgebildet und in kleine Lückenräume zerfällt wird, indem die Zellen beider Blätter Fortsätze aussenden und sich mit einander verbinden. — Im Kopf wird der Theil des Mesoderms, welcher den Kopfscheiben anliegt, zur Muskulatur des Kopfes, während die am Rüssel gelegene Schicht sich spaltet und zwar in eine dem Rüssel anliegende Zellschicht und in eine zweite, welche die Rüsseltasche bildet. Sonach würde auch der Hohlraum der Rüsseltasche als Abschnitt eines Cöloms erscheinen. (SALENSKY). Rüssel und Rüsseltasche erreichen ihre spätere bedeutende Länge, indem sie nach hinten fortwachsen (Fig. 104 *B*).

Ist die Ausbildung des Wurms so weit vorgeschritten, so durchbricht er Amnion und Pilidium und bewegt sich, wohl mit Hilfe seiner

Wimperbedeckung, frei im Wasser umher. Noch fehlt ihm auf diesem Stadium der After, der erst später entsteht. In einigen Fällen besitzt er Augenflecke, in anderen fehlen dieselben.

## 2. Entwicklung nach dem Desor'schen Typus.

Die genaueren Kenntnisse über den als Desor'schen Typus bezeichneten Entwicklungsmodus verdanken wir besonders J. BARROIS (No. 1). In neuerer Zeit hat HUBRECHT diese Untersuchungen wieder aufgenommen. (No. 9—11.)

Wie bei der Pilidiumentwicklung entsteht auch hier eine anfangs radiäre, später bilateral symmetrische Invaginationsgastrula. In ihr sollen nach HUBRECHT sowohl vom Ectoderm, wie vom Entoderm aus Zellen in das Blastocöl einwandern, die Mesenchymzellen. (Fig. 106.) An der

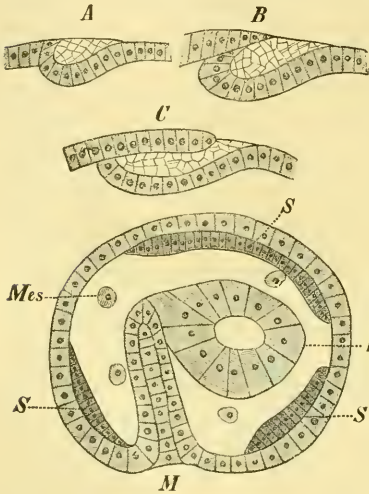


Fig. 105. A—C Bildung der Körperplatten durch Einstülpung bei *Lineus obscurus* (nach J. BARROIS).

Fig. 106. Schnitt eines Embryos von *Lineus obscurus* (nach HUBRECHT).

D Darm, M Mund, der aber wie der Oesophagus durch Zellen verschlossen ist, Mes Mesenchymzellen, S Scheiben, die später das Ectoderm des Wurms bilden.

ventralen Fläche des Ectoderms fand BARROIS vor und hinter dem Munde je ein Paar von Einstülpungen. Er sah, wie diese Einstülpungen durch das darüber hinweg wuchernde Ectoderm geschlossen und ihr Boden schliesslich aus dem Zusammenhange mit dem übrigen Ectoderm gelöst wurde. (Fig. 105 A—C.) Dadurch entstanden unter dem letzteren vier Zellenplatten, welche den Kopf- und Rumpfscheiben im Pilidium entsprechen, von ihnen aber dadurch sich unterscheiden, dass sie nicht zweischichtig sind, sondern nur aus einer Zellenlage bestehen. (Fig. 106.) Wenn sie späterhin den Embryondarm umwachsen und mit einander verschmelzen, so kommt also nur eine Zellschicht zu Stande, die Körperwand. Das Amnion fehlt. (Fig. 107 B.) Natürlich ist der Körper dann noch von der Larvenhaut, dem ursprünglichen Ectoderm umgeben. Da, wo die Kopfscheiben zusammenstossen, entsteht der Rüssel als eine solide, sich erst später aushöhlende Vorwucherung des Ectoderms nach innen. (Fig. 107 C.)

HUBRECHT beschreibt ausser den vier von BARROIS gefundenen noch eine fünfte Platte secundären Ectoderms. (Fig 106 S.) Sie soll sich am Rücken des Embryos, aber auf andere Weise als die vier mehr ventral gelegenen Platten, nämlich durch Delamination bilden. HUBRECHT leitet die Oberhaut des jungen Nemertinen aus der Verschmelzung dieser fünf Platten her.

In seiner Schilderung von der Entstehungsweise des Rüssels weicht HUBRECHT ebenfalls von BARROIS u. SALENSKY ab. Diese leiten ihn vom secundären Ectoderm her, nach HUBRECHT soll er aber vom primären Ectoderm aus entstehen und sich erst später von diesem loslösen, um mit dem

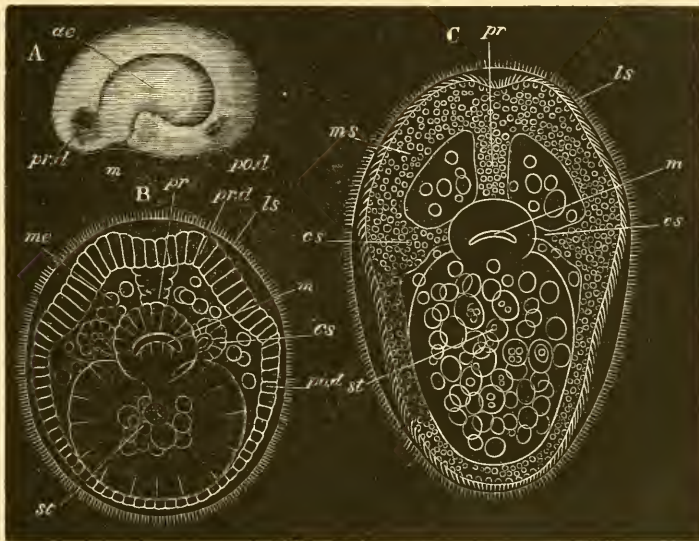


Fig. 107. A—C. A Gastrulastadium von *Lineus obscurus*, von der Seite gesehen. B u. C ältere *Lineus*-Embryonen, von der Bauchfläche gesehen (nach BARROIS aus BALFOUR's Handbuch).

ae Archenteron, es Seitenorgan, ls Larvenhaut, m Mund, me u. ms Mesenchym, prd Kopf, pod Rumpfscheiben, pr Rüssel, st Magen.

secundären Ectoderm zu verschmelzen. Wenn man bedenkt, dass die Seitenorgane nach den übereinstimmenden Angaben von HUBRECHT u. SALENSKY aus dem primären Ectoderm ihren Ursprung nehmen, so liess sich eine solche Entstehungsweise des Rüssels vielleicht erklärlich finden. Freilich stimmt dazu wenig, dass beim *Pilidium* der Rüssel aus dem secundären Ectoderm hervorgeht. *Pilidium* repräsentirt offenbar den ursprünglicheren Zustand, und deshalb muss man auch bei ihm in Bezug auf die Bildungsweise der Organe das primitivere Verhalten erwarten. Für die als Sinnesorgane aufzufassenden Seitenspalten lässt sich leichter annehmen, dass sie schon der Larve zukamen, während diess für den Rüssel wenig wahrscheinlich ist.

Die Angabe von BARROIS, dass die Mesenchymzellen sich von den Körperscheiben loslösen, scheint einer neuen Präcisirung bedürftig. Die Entstehung dieser Zellen beim *Pilidium* lernten wir oben kennen. Im Kopftheil des Embryos legen sie sich dem Rüssel (als dessen Muskulatur) an und ordnen sich in seiner Umgebung zu der Rüsselscheide. Auch hierin weicht HUBRECHT von SALENSKY ab, indem er die Rüsseltasche als Ueberrest des Blastocöls betrachtet, während SALENSKY sie durch Spaltung einer Mesenchymlage (als eine Art von Cölo) entstehen lässt. Als Reste des Blastocöls sieht HUBRECHT auch die Blutlacunen und Hohlräume der Gefässe an, deren Wandungen wie auch die Körpermuskulatur mesenchymatischer Natur sind. Desgleichen leitet er vom Mesenchym die Anlage des Nervensystems her, eine Angabe, welche von SALENSKY durchaus in Zweifel gezogen wird, da dieser Forscher bei der *Pilidium*entwicklung das Nervensystem als ectodermaler

Natur erkannte, was ja auch mit der gewöhnlichen Entstehungsweise dieses Organsystems übereinstimmt. Dagegen ist HUBRECHT geneigt, die Genitalorgane, welche schon früh auftreten, vom Ectoderm herzuleiten.

Während Rüssel und Rüsseltasche bedeutend nach hinten weiter gewachsen sind, haben sich auffällige Veränderungen mit dem Darm vollzogen. Wie beim *Pilidium* besteht derselbe aus einem weiteren hinteren u. einem engeren vorderen Abschnitt, obwohl hier auch der letztere entodermaler Natur sein soll. Infolge einer Zellenwucherung schliesst sich der vordere Abschnitt (Fig. 106), höhlt sich aber später wieder aus, und sein Lumen communicirt dann sowohl mit dem Darm-lumen, wie mit der Aussenwelt. Also liegt der definitive Mund doch an der Stelle des Blastoporus. Ungefähr zur Zeit, da der Schluss des Blastoporus erfolgt, durchbricht der flimmernde Embryo die ebenfalls mit Wimperhaaren bedeckte Embryonalhülle und die Eihaut, um sich im Freien weiter zu entwickeln.

Als bläschenförmige Bildungen entsteht nach HUBRECHT vom Oesophagus, also vom Entoderm aus (denn er soll ja entodermaler Natur sein), die paarige Anlage zweier Nephridien (?), welche sich erst später mit der Aussenwelt in Verbindung setzen würden. Bei der Entwicklung aus dem *Pilidium* finden sich die entsprechenden Gebilde am Vorderdarm (Fig. 104 A), der hier ectodermaler Natur ist.

### 3. Directe Entwicklung.

Einen Uebergang der indirecten zur directen Entwicklung bietet die von DIECK untersuchte Nemertine, *Cephalothrix galatheae* dar. Hier entsteht als Resultat der ziemlich regelmässig verlaufenden Furchung eine bewimperte Blastula. Eine weite schüsselförmige Einsenkung, welche an derselben auftritt, ist DIECK geneigt, als einen Anklang an die *Pilidium*form zu betrachten, indem die Ränder der Einsenkung, weiter auswachsend, die Seitenlappen des *Pilidiums* ergeben würden. Aber weit mehr als diese äussere Gestaltung des Embryos erinnert ein sich später vollziehender Vorgang an den indirecten Entwicklungsgang anderer Nemertinen. Nachdem sich der Embryo in die Länge gestreckt und schon mehr Wurmform angenommen hat, beginnt er die ihn bedeckende Wimperzellenschicht abzustossen, unter der dann sofort ein neues Wimperkleid zur Ausbildung gelangt. Offenbar wird auch hier wie beim DESOR'schen Typus und beim *Pilidium* unter einer Larvenhaut die neue Körperdecke des Wurms gebildet, nur dass eine bedeutende Vereinfachung des Entwicklungsmodus stattgefunden hat. Es werden nicht mehr infolge von Einstülpungen der Larvenhaut besondere Platten gebildet, welche sich vergrössernd zur Bildung der neuen Körperdecke zusammentreten, sondern die letztere spaltet sich direct von der Larvenhaut ab. Dieser Process spielt sich an der freilebenden Larve ab, denn schon längere Zeit vorher hat der Embryo die Eihülle durchbrochen. Bereits bei seinem Freiwerden weist er am Vorder- und Hinterende starke Cilien auf (Fig. 108), welche ebenfalls als Reminiscenz an das *Pilidium*stadium erscheinen.

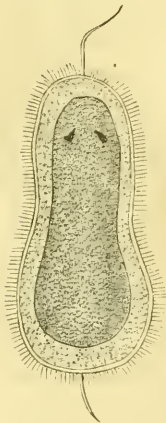


Fig. 108.  
Soeben ausgeschlüpfter Embryo von *Cephalothrix galatheae* (nach DIECK).



Starke Cilien oder Cilienbüschel an den Körperenden der Embryonen treten sogar noch bei solchen Formen auf, deren Entwicklung eine ganz directe geworden ist (*Amphiporus*, *Tetrastemma*, *Malacobdella*) und bei denen sich sonstige Anklänge an die indirecte Entwicklung nicht mehr finden, offenbar ein Hinweis darauf, dass die Entwicklung durch bewimperte, freischwimmende Larvenformen der ursprüngliche, die directe hingegen der abgeleitete Entwicklungsmodus ist.

Furchung und Keimblätterbildung scheint bei den sich direct entwickelnden Formen nicht immer in gleicher Weise zu verlaufen, wie wir sie bisher kennen lernten. Bei *Monopora vivipara* allerdings entsteht nach einer unregelmässig verlaufenden Furchung aus der Blastula eine Invaginationsgastrula (Salensky), andere Formen hingegen (*Amphiporus lactifloreus*, *Polia carcinophila*, *Tetrastemma varicolor*) sollen eine Delaminationsgastrula besitzen (BARROIS, HOFFMANN). Die Schicht lang prismatischer Zellen, welche die Blastula bildet, spaltet sich in eine äussere und innere Lage. Die erstere entspricht dem Ectoderm, während die letztere wiederum in eine Doppelschicht zerfällt, das nach aussen hin gelegene Mesoderm und das innere Entoderm. Bei *Tetrastemma* vollzieht sich die Differenzirung dieser Zellschichten an einer soliden Zellenmasse, und es bleibt im Centrum noch ein Rest von Zellen zurück, die nur als Nahrungsmaterial verwendet werden. Auch bei *Malacobdella* soll der Keim eine solide Zellenmasse darstellen. Von ihr hebt sich das Ectoderm ab. In die dadurch gebildete Höhle wandern von der inneren Zellenmasse aus einzelne Zellen ein, die das mittlere Keimblatt bilden. Die übrigen Zellen entsprechen dem Entoderm und ordnen sich schliesslich zu einem Darmepithel an, welches zur Bildung von Mund und After mit dem Ectoderm verschmilzt. Damit ist die Embryonalentwicklung vollendet. Der bewimperte Embryo gelangt nach aussen, um sich direct zur Nemertine auszubilden (HOFFMANN).

Die Entstehung der einzelnen Organe bei den sich direct entwickelnden Nemertinen ist in neuerer Zeit von SALENSKY (No. 24) an *Monopora* studirt worden. Dieselbe entspricht im Wesentlichen dem, was wir schon bei dem indirecten Entwicklungsgange kennen lernten. Am vorderen Körperende entsteht in Form zweier Ectodermverdickungen das Centralnervensystem, das sich bald aus seinem Zusammenhange mit dem Ectoderm löst. Die Anlage der beiden Gehirnganglien wächst nach hinten in die zwei Seitennerven aus.

In der Nähe der Ganglienanlagen entsteht sowohl der Rüssel wie der Oesophagus, beide als knospenförmige Verdickungen des Ectoderms und beide von sehr ähnlichem Aussehen. Der Rüssel ist bei dieser Form auch im ausgebildeten Thier dem Oesophagus sehr genähert, wodurch sich das Verhalten der Anlagen beider Organe erklärt. Der über dem Oesophagus gelegene Rüssel mündet mit diesem in ein gemeinsames Atrium. Trotzdem dürften aber hier kaum Beziehungen zwischen Oesophagus und Rüssel zu suchen sein, wie HOFFMANN und BALFOUR vermutheten, sondern das Verhalten von *Monopora* ist wohl viel eher secundärer Natur. Der anfangs am vorderen Körperende gelegene Rüssel trat erst später mit dem Oesophagus in Verbindung, indem er nach hinten rückte. Uebrigens ist diese Verbindung eine sehr lose, indem sich Rüsseltasche und Oesophagus nicht eigentlich vereinigen, sondern vielmehr getrennt von einander in das gemeinsame Atrium münden. —

Im weiteren Verlauf der Entwicklung höhlt sich die Anlage des Oesophagus aus und verbindet sich mit dem Darm. Letzterer stellt nach Verschluss des Blastoporus einen geschlossenen Sack dar. In dessen Lumen wandern die Entodermzellen ein, indem sie es dadurch ganz erfüllen. Später

ordnen sie sich zu einem Epithel, und dann verbindet sich auch der Oesophagus mit der Darmwand. Später wird der After gebildet.

Der Rüssel wird auch hier von Ectoderm und Mesoderm zusammengesetzt, welches letztere die Umhüllung der ectodermalen Einstülpung, sowie die Rüsselscheide aus sich hervorgehen lässt. — Für eine Bildung der Leibeshöhle durch Spaltung des mittleren Keimblatts tritt SALENSKY auch bei *Monopora* ein. Schon vor dem Auftreten der Leibeshöhle sollen zwei laterale und ein dorsales Blutgefäß gebildet sein, entsprechend dem Verhalten des ausgebildeten Thiers. Allem Anschein nach verdanken sie ihren Ursprung den inneren Theilen des Mesoderms, da sie in der Nähe des Darms gelegen sind.

Ueber die Anlage des Genitalsystems finden wir bei SALENSKY keine Angaben.

### Allgemeines.

Wir müssen zum Schluss noch einmal darauf hinweisen, wie eng sich die verschiedenen Entwicklungsarten der Nemertinen an einander anschliessen. Im *Pilidium* entsteht der Wurm, indem dessen Ectoderm vier bläschenförmige Einstülpungen bildet, welche Scheibenform annehmen und, den Larvendarm umwachsend, sich zur Körperhaut des Wurmes vereinigen. Da die Scheiben, ihrer Entstehung entsprechend, zweischichtig sind, ist die von der inneren Lage gebildete Körperhaut des Wurms noch von einer Hülle (Amnion), der äusseren Lage der Scheiben umgeben. Die Larve selbst geht zu Grunde. — Beim DESOR'schen Typus sind die ebenfalls aus dem Ectoderm der Larve hervorgehenden Scheiben von Anfang an nur einschichtig; es fällt also das Amnion weg, während die Entwicklungsvorgänge im Uebrigen ganz ähnlich verlaufen. Schliesslich werden die Scheiben überhaupt nicht mehr gebildet. Als Anklang an die frühere Entwicklungsweise hebt sich aber die äussere Ectodermlage von dem Embryo ab und wird abgeworfen (Cephalothrix). Zudem trägt der Embryo, ähnlich dem *Pilidium*, steife Cilien. Diess ist auch noch der Fall bei denjenigen Embryonen, die sich ganz direct in den Wurm umwandeln, ohne dass ihre Ectodermbedeckung noch wesentliche Veränderungen durchmacht.

Demnach erscheint das *Pilidium* als der ältere Entwicklungstypus, von dem sich die anderen ableiten, indem sie sich zugleich vereinfachen. Aber auch die *Pilidium*entwicklung kann nicht die ursprüngliche Form sein. Die Entstehung des Wurms im Innern der Larve ist ein secundärer, wohl durch Anpassung an die Lebensverhältnisse entstandener Vorgang. Ursprünglich wandelte sich gewiss die Larve direct in den Wurm um, so wie es beispielsweise bei *Turbellarien* und *Anneliden* der Fall ist. Sollten sich die Angaben von FEWKES (No. 5) bewahrheiten, so könnten diejenigen Formen, bei denen das *Pilidium* vom Wurmkörper resorbiert werden soll, noch am ehesten einen Aufschluss über den ursprünglichen Entwicklungsmodus geben (vgl. pag. 143).

Die Gestalt der Nemertinenlarve weist, abgesehen von der *Tornaria*-ähnlichen Form (FEWKES), auf zweierlei Beziehungen hin. Die einen gelten den *Turbellarien*. Die Uebereinstimmung ist ohne Weiteres klar, wenn man die GOETTE'sche *Stylochaslarve* ins Auge fasst (Fig. 80 pag. 109). Diese Larve zeigt die beiden typischen Seitenlappen des *Pilidiums*. Wie sie auf die MÜLLER'sche Larve bezogen werden kann, wurde bei der Behandlung der *Turbellarien* gezeigt. Vorsicht bei der Vergleichung von Larvenformen scheint freilich geboten, und zumal im vorliegenden Falle, wo

die ersten Entwicklungsstadien in beiden Gruppen stark von einander abweichen. So könnte man geneigt sein, die Aehnlichkeit in der äusseren Form für eine zufällige zu halten, besässen nicht auch die ausgebildeten Thiere vielfache übereinstimmende Züge in ihrer Organisation.

Ebenso wie den Turbellarienlarven nähert sich das Pilidium der Trochophora der Anneliden (vgl. pag. 175). Mit ihr hat es den Besitz der Scheitelplatte, der von dieser ausstrahlenden Stränge und des Ringnerven gemein, welcher unter dem Wimperapparat hinzieht. Die Scheitelplatte giebt freilich hier nicht, wie bei den Anneliden, dem Schlundganglion seinen Ursprung, denn sie geht ja mit dem Pilidium verloren. Schon aus diesem Grunde scheint es nicht statthaft, das Gehirn der Nemertinen ohne weiteres mit demjenigen der Anneliden zu homologisiren. Abgesehen davon entstehen die Lateralnerven der Nemertinen durch Auswachsen des Gehirnganglions, welches bereits aus seinem Zusammenhange mit dem Ectoderm gelöst ist, während die Bauchganglienreihe der Anneliden durch fortschreitende Differenzirung des Ectoderms ihren Ursprung zu nehmen scheint.

Das Nervensystem der Nemertinen schliesst sich am nächsten demjenigen der Plattwürmer und zumal der Turbellarien an, mit denen die Nemertinen auch sonst gemeinsame Züge aufweisen, so die gleichmässige Bewimperung der ganzen Körperoberfläche, das Körperparenchym, die Seitenorgane. Von besonderem Werth für die Vergleichung beider Gruppen scheint uns aber die Gestaltung des Rüssels zu sein. Der Rüssel, am vorderen Körperende gelegen und offenbar durch Umwandlung desselben zum Tastorgan entstanden und ins Innere des Körpers einbezogen, weist in beiden Gruppen eine zu übereinstimmende Bauart und Lage auf, um nicht zum Vergleich herauszufordern.

Andere Verhältnisse scheiden die Nemertinen von den Turbellarien. Der Darm besitzt eine Afteröffnung, die allen Plattwürmern fehlt. Das Vorhandensein eines differenzirten Blutgefässsystems weist auf eine höhere Organisationsstufe der Nemertinen hin. Die Genitalorgane sind ganz abweichend von denen der Plathelminthen gestaltet, während diejenigen der Turbellarien, Trematoden und Cestoden im Bau grosse Uebereinstimmung zeigen. In der Lagerung der Geschlechtsorgane lässt sich eine segmentale Anordnung erkennen. Ob die Andeutungen einer Segmentirung, wie sie durch das Auftreten von Septen, welche den Darm einschnüren, sowie durch die mehrfachen Ausmündungen des Wassergefässsystems gegeben sind, eine höhere Bedeutung haben, lässt sich beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse noch nicht sagen. Was wir bisher vom Excretionssystem kennen gelernt haben (v. KENNEL und OUDEMANS), berechtigt uns weder, darin einen höheren Organisationsgrad zu erblicken, noch die Nemertinen den Plathelminthen zu nähern, obwohl das Vorhandensein zweier Längsstämme auf letztere hindeuten könnte. Die Nemertinen ganz von den Plathelminthen zu trennen und sie den segmentirten Würmern zu nähern, wie es schon geschehen ist, scheint bei ihren mannigfachen Beziehungen zu den Turbellarien nicht berechtigt, obwohl ihre Organisation eine weit höhere ist als die der letzteren. Weit strenger würden Turbellarien und Nemertinen zu scheiden sein, wenn sich die über Segmentirung des Körpers und Auftreten einer echten Leibeshöhle gemachten Angaben bewahrheiteten.

Schliesslich können wir eine Auffassung hier nicht unerwähnt lassen, welche die Nemertinen zu den Vertebraten in Beziehung setzt. HUBRECHT, der Vertreter dieser Ansicht, vergleicht den von ihm gefundenen dorsalen Nervenstrang dem Centralnervensystem der Wirbelthiere. Die Gehirnganglien der Nemertinen sollen der Ganglienreihe der Gehirnnerven bei den Vertebraten, die Seitennerven den bei den Wirbelthieren so constant auftretenden

Nervi laterales entsprechen. In der Chorda sieht HUBRECHT die umgewandelte Rüsselscheide, während der Rüssel selbst als Rest in der Hypophyse zu erkennen wäre. Für letztere Ansicht findet HUBRECHT eine Stütze darin, dass der Rüssel bei einigen Nemertinen in der Nähe des Oesophagus ausmündet und bei Tetrastemma auch aus der Wand des Oesophagus hervorgehen soll (HOFFMANN No. 7). Vorläufig haben diese Ausführungen nur den Werth einer blossen Hypothese.

### Litteratur.

1. Barrois, Jules. *Mémoire sur l'embryogénie des Nemertes. Annales des sciences nat. Ge série. Zoologie T. 6. 1877.*
2. Bütschli, O. *Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 39, I. 1873.*
3. Desor, E. *Embryologie von Nemertes. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1848.*
4. Dieck, G. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 8. Bd. 1874.*
5. Fewkes, J. W. *On the development of certain worm larvae. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College in Cambridge, Mass. Vol. 11. 1883—85.*
6. Gegenbaur, C. *Bemerkungen über Pilidium, Actinotrocha und Appendicularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.*
7. Hoffmann, C. K. *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen I. Zur Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma varicolor Oerst. Niederländisches Archiv f. Zoologie. 3. Bd. 1876—77.*
8. Hoffmann, C. K. *Zur Anatomie u. Ontogenie von Malacobdella. Ebenda. 4. Bd. 1877—78.*
9. Hubrecht, A. A. W. *Proeve eener ontwikkelingsgeschiedenis van Lineus obscurus Barrois. Prys verhandeling met goud bekroond en uitgegeven door het provinciaal Utrechtsch genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Utrecht 1885. (Uns lagen nur die beiden folgenden Mittheilungen des Verfassers vor, welche dasselbe Thema behandeln.)*
10. Hubrecht, A. A. W. *Contributions to the embryology of the Nemertea. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 26. 1886.*
11. Hubrecht, A. A. W. *Zur Embryologie der Nemertinen. Zool. Anzeiger. Jahrg. 8. 1885.*
12. Hubrecht, A. A. W. *On the ancestral form of the Chordata. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 23. 1883.*
13. Hubrecht, A. A. W. *Relations of the Nemertea to the Vertebrata. Ebenda. Vol. 27. 1887.*
14. Hubrecht, A. A. W. *Report on the Nemertea, collected by H. M. S. Challenger. Vol. 19. 1887.*
15. Mac Intosh, W. C. *A monograph of the british Annelids. Part. I. The Nemerteans (Ray Society). 1874.*
16. Kennel, J. von. *Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. Arbeiten des Würzburger zool. Instituts. 4. Bd. 1877—78.*
17. Krohn, A. *Ueber Pilidium und Actinotrocha. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1858.*
18. Leuckart, R. u. Pagenstecher, A. *Untersuchungen über niedere Seethiere. Ebenda. 1858.*
19. Metschnikoff, E. *Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg VIIe sér. T. 14. 1869.*
20. Metschnikoff, E. *Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*
21. Müller, Joh. *Fortsetzung des Berichts über einige Thierformen der Nordsee. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847.*
22. Müller, Joh. *Ueber verschiedene Formen von Seethieren. Ebenda. 1854.*
23. Oudemans, A. C. *The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea. Quart. Journ. of micr. science. Vol. 25. 1885.*
24. Salensky, W. *Recherches sur le développement de Monopora (Borlasia) vivipara Uljan. Archives de Biologie. T. 5. 1884.*
25. Salensky, W. *Bau und Metamorphose des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.*
26. Wilson, E. B. *On a new form of Pilidium. Stud. of the biological laboratory of the John Hopkins university. Baltimore. Vol. II. 1882.*

## VII. Capitel.

# NEMATHELMINTHEN.

Systematik: I) Nematoden s. str.

II) Gordiiden.

### I. Nematoden s. str.

#### Embryonalentwicklung.

Die Ablage der meist ovalen, zuweilen kugligen Eier geschieht bei den Nematoden zu sehr verschiedener Zeit. Zuweilen werden die Eier schon sehr früh abgelegt, ehe noch die Furchung beginnt, und sie sind dann von einer dicken Schale umgeben (*Ascaris lumbricoides*, *Trichocephalus dispar*), während andere dünnschalige Eier ihre Entwicklung bereits im Innern des mütterlichen Körpers beginnen (*Dochmius* u. a.) oder sogar dieselbe hier ziemlich weit fortsetzen (*Oxyuris vermicularis* u. a.). Noch andere Nematoden, wie z. B. *Trichina spiralis* und einige *Ascaris*-Arten sind lebendiggebärend. Die Embryonalentwicklung ist, wenn auch leider nicht vollständig, von einer Anzahl Formen bekannt geworden. So weit daraus ersichtlich, scheint die Furchung im Ganzen in ziemlich übereinstimmender Weise zu verlaufen. Sie ist eine totale, ziemlich äquale und führt zur Bildung einer Blastula, die allerdings ziemlich verschiedenartig gestaltet sein kann. Sie kann die Form eines blossen, von GOETTE als Sterroblastula bezeichneten Zellenhaufens haben (*Rhabditis nigrovenosa*) oder eine wirkliche Blase mit allerdings nur sehr wenig umfangreicher Höhlung darstellen (*Ascaris megaloccephala*) oder endlich in Form einer zweischichtigen Zellenplatte erscheinen (*Cucullanus elegans*).

Schon frühzeitig sind an dem sich furchenden Ei die Anlagen der Keimblätter sowohl, wie die Differenzirung der verschiedenen Körpergegenden zu erkennen (GOETTE, HALLEZ). Schon durch die erste Theilung wird das Ei in eine ectodermale und entodermal-mesodermale Hälfte zerlegt. Bei *Rhabditis nigrovenosa* lässt sich nach GOETTE schon zu dieser Zeit die ventrale und dorsale Seite, das Vorder- und Hinterende des Embryos unterscheiden. Das Ento-Mesoderm zerfällt zunächst in zwei Blastomeren. Die ectodermale Kugel aber sendet dorsal einen Fortsatz über jene beiden hinaus (Fig. 109 A), und hier lagert sich dann eine neu entstehende Ectodermkugel an. Bei der weiteren Theilung des Ectoderms, sowie des Ento-Mesoderms schieben sich die Elemente des ersteren über die des letzteren

immer mehr hinüber und kommen so im Ganzen mehr dorsal zu liegen (Fig. 109 *B*). Zwei nebeneinander gelegene Zellen an dem vorherigen Ectoderm pol bezeichnen in späteren Stadien das Schwanzende des Embryos (Fig. 110 *A* u. *B*), während entgegengesetzt das Kopffende gelegen ist.

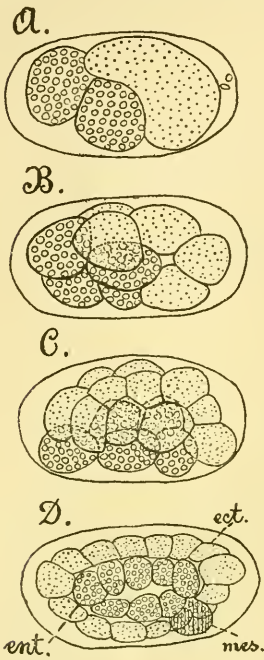


Fig. 109. *A—D* Furchungsstadien und Keimblätterbildung von *Rhabditis nigrovenosa* (nach GOETTE). *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm.

von HALLEZ beobachteten Formen, sowie bei *Rhabditis nigrovenosa* ist der Blastoporus lang schlitzförmig (Fig. 110 *B*, *bl*). Bei dem letztgenannten Nematoden entsteht die Gastrula durch stärkere Vermehrung der Ectodermzellen und epibolische Umwachsung des Ento-Mesoderms (Fig. 109 *B—D*), wobei ein langer Spalt, eben der Blastoporus, an der ventralen Seite übrig bleibt (Fig. 110 *B*), der sich später von hinten nach vorn allmählich schliesst. Ein Uebergang zwischen der Invaginationsgastrula und derjenigen durch Epibolie kommt nach HALLEZ bei *Oxysona* vor.

Bezüglich einiger Daten der noch wenig aufgeklärten späteren Embryonalentwicklung müssen wir uns vor Allen an die Angaben von GOETTE über *Rhabditis nigrovenosa* halten. Nach ihm erfolgt, wenn die Umwachsung schon weit vorgeschritten ist, die Bildung des Mesoderms durch Herausdrängen zweier Zellen aus dem Verbinde des Ento-Mesoderms am hinteren Ende des Embryos (Fig. 109 *D*). Es liegt nahe, diese beiden Zellen mit den Urmesodermzellen der Anneliden zu vergleichen, zumal sie sich nach vornhin vermehren und dann zwei neben dem Entoderm liegende Zellenreihen darstellen, ähnlich den Mesodermstreifen der

Während GOETTE die Trennung des Mesoderms vom Entoderm erst später eintreten lässt, findet dieselbe nach HALLEZ (bei *Ascaris* und *Rhabditis acetii*) schon im achtzelligen Stadium statt, in welchem sich zwei Mesodermzellen von zwei Entodermzellen abschnüren. Im Stadium von 24 Zellen ist die Blastula mit wenig umfangreicher Furchungshöhle gebildet, deren dorsalen Theil die Ectodermzellen, deren ventralen Theil die ento- und mesodermalen Zellen ausmachen.

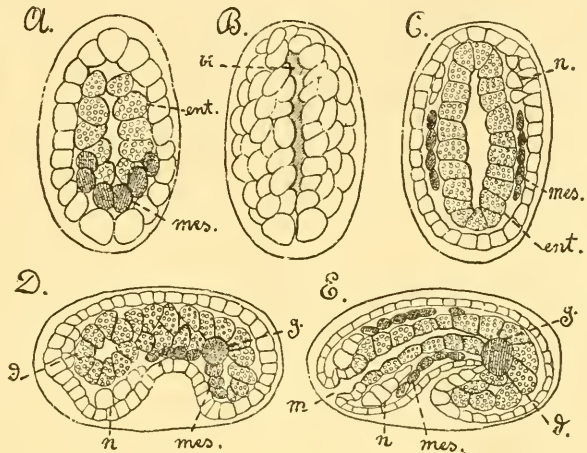
Die Gastrulation vollzieht sich in verschiedener Weise, je nach der Gestaltung der Blastula. Bei *Ascaris megaloccephala* bildet sich eine Invaginationsgastrula, deren Urdarm freilich sehr flach ist, entsprechend der Form der dickwandigen Blastula (HALLEZ). In eigenthümlicher Weise verläuft der Gastrulationsprocess bei *Cucullanus elegans*, wie durch BÜTSCHLI gezeigt wurde. Bei dieser Form ist das Blastulastadium, wie erwähnt, durch eine zweischichtige Zellenplatte repräsentirt. Diese Gestalt geht aber bald verloren, indem die Zellen der einen Schicht sich rascher vermehren als die der anderen und dadurch eine Krümmung nach der Seite der letzteren erfolgt. Es wird schliesslich eine Art von Rohr gebildet, welches einen langgestreckten Spalt an der einen Seite aufweist. Dieser entspricht dem Blastoporus der eigenthümlich gestalteten Gastrula. Auch bei den

Anneliden (Fig. 111 *A* u. *C*). Doch ist ihre weitere Ausbildung eine andere als dort, indem sich später einzelne Zellen von ihnen ablösen und sich an verschiedenen Stellen zwischen Darm und Körperwand anlagern, ohne ein Cöloim im Sinne der Anneliden entstehen zu lassen (vgl. pag. 176).

Der Embryo, der bis jetzt eine ovale Gestalt besass, ändert dieselbe insofern, als er sich nach der Ventralseite einkrümmt (Fig. 110 *D*) und sich mehr in die Länge streckt. Dabei sind die Gestaltungsverhältnisse des Entoderms ins Auge zu fassen. Dasselbe bildet anfangs zwei Zellschichten, zwischen denen nur ein schmales Lumen vorhanden ist (Fig. 110 *A* u. *C*).

**Fig. 110.** *A—E*  
Verschiedene Entwicklungsstadien von *Rhabditis nigrovenosa* (nach GOETTE).

*b*! Blastoporus, *d*  
Darmcanal, *ent* Entoderm, *g* Genitalanlage, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems.



Letzteres verschwindet bald in den hinteren Parthieen des Entoderms, und nunmehr lagern sich die Zellen in einer Reihe hintereinander (Fig. 110 *D*). Nur im vorderen Theil bleibt das Lumen erhalten, und hier bildet eine Einsenkung des Ectoderms, welche mit dem Entoderm verschmilzt, die Anlage des Vorderdarms (Fig. 110 *D* u. *E*). Der Mund liegt an derselben Stelle, wo der letzte Rest des von hinten nach vorn zum Schluss gekommenen spaltförmigen Blastoporus zu bemerken war. Im übrigen Theil des Darmes bildet sich noch später wieder durch Spaltung des Ectoderms ein Lumen aus (Fig. 110 *E*). Das hintere Ende der Entodermzellen soll nach den Angaben von GOETTE und HALLEZ mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters verschmelzen, ohne dass eine Einsenkung des Ectoderms zu bemerken ist, während STRUBELL (No. 10) eine solche vorhanden sein lässt. — Durch Verdickung des Ectoderms in der Umgebung des Mundes entsteht das Centralnervensystem (Fig. 110 *C* u. *D*, *n*), und zwar sollen sich die dorsalen und ventralen Theile des Schlundringes früher aus der Verbindung mit dem Ectoderm lösen, als seine Seitentheile (GANIN). Der ventrale Längsnerv scheint aus einer paarigen Anlage hervorzugehen, welches Verhalten zu einer Vergleichung mit den ventralen Längsstämmen der Plathelminthen geführt hat. Zugleich war man in Verfolgung dieses Gedankens geneigt, den dorsalen Längsstamm auf die dorsalen Nerven der Plathelminthen zurückzuführen und deren Lateralnerven mit den beiden Nerven der Seitenlinien bei den Nematoden zu vergleichen. Doch muss bemerkt werden, dass das thatsächlich vorliegende Material keine Sicherheit für diese Vergleiche bietet. — Wenig Sicheres ist auch über die weiteren Veränderungen des Mesoderms bekannt. Die Mesoderm-

*n*!

zellen vermehren sich reichlich, lösen sich von den beiden Zellreihen ab und wandern nach verschiedenen Seiten hin. Sie drängen sich auch zwischen die Anlagen des Nervensystems und die Haut ein, indem sie dadurch beide von einander trennen (Fig. 110 *E*). Schliesslich bildet das Mesoderm eine ziemlich gleichmässige Schicht zwischen Darm und Oberhaut, so dass die anfängliche bilaterale Anordnung damit verschwindet. Wichtig wäre es, über die Bildung der Leibeshöhle bei den Nematoden Genaueres zu erfahren.

Besser bekannt ist die Entstehung der Geschlechtsorgane, die in ihren Anfangsstadien für beide Geschlechter die gleiche ist. In den nur erst aus wenigen Zellen bestehenden Mesodermstreifen zeichnet sich eine dieser Zellen durch ganz besonderen Umfang aus (Fig. 110 *D* u. *E*, *g*). Sie repräsentirt die Anlage der Genitalorgane. Bei *Rhabditis* entwickelt sich aus ihr durch Theilung ein Zellenstrang, dessen einzelne Zellen sich weiter theilen und schliesslich zu den Geschlechtsproducten werden (GOETTE), während sich andere Nematoden in dieser Beziehung abweichend verhalten. Zwar vermehrt sich die ursprüngliche Zelle hier auch, aber die Protoplasmaleiber der neu entstehenden Zellen trennen sich nicht von einander, sondern es wird ein Syncytium mit vielen Kernen gebildet. Die anfangs schlauchförmige Geschlechtsanlage wächst und differenzirt sich später in Keimdrüsen und Leitungsapparat. Während in den ersteren die kernhaltige Protoplasmamasse als Keimlager bestehen bleibt, bildet sich in dem letzteren ein peripheres Epithel heraus (ANT. SCHNEIDER).

Die Gestalt des reifen Embryos gleicht zwar im Grossen und Ganzen schon derjenigen des Nematoden, doch hat sie, zumal bei den parasitischen Formen noch mancherlei Veränderungen durchzumachen, ehe sie die ausgebildete Form erreicht. Dazu sind oft mehrfache Häutungen erforderlich. In einigen Fällen besitzt der Embryo provisorische Organe, welche als Anpassungen an seinen Entwicklungsgang erscheinen. So findet sich bei *Spiroptera obtusa* und *Cucullanus elegans* ein Bohrzahn am Mundrande, und die Larve des letztgenannten Wurmes läuft in ein langes pfriemenförmiges Hinterende aus, während der ausgebildete Wurm einen auffallend stumpfen Hintertheil besitzt.

### Die postembryonale Entwicklung.

Der postembryonale Entwicklungsgang gestaltet sich bei den parasitischen Nematoden sehr verschieden. Am einfachsten erscheint er dann, wenn die Eier des Nematoden von seinem Wohnort, also etwa aus dem Darm des Wirthes mit dessen Koth nach aussen gelangen und dann von einem anderen Thier derselben Art mit der Nahrung wieder aufgenommen werden. Die Eier können dabei an den einzelnen Punkten dieser Wanderung schon verschieden weit entwickelt sein, jedenfalls aber wird ihre Hülle erst im Darmcanal des neuen Trägers zerstört, und der Embryo findet nun hier sogleich die ihm zusagenden Lebensbedingungen. Eine solche directe Uebertragung der Eier in den Darm des Wirthes beobachtete LEUCKART bei *Trichocephalus affinis* und *Heterakis vesicularis*.

Etwas weniger einfach gestalten sich die Verhältnisse dann, wenn die nur von einer dünnen Schale umgebenen Eier ihre Embryonen schon im Freien entlassen. Diese leben dann in feuchter Erde oder Wasser ganz nach Art der beständig frei lebenden Nematoden und ernähren sich wie diese. Ueberhaupt gleichen sie den Angehörigen der Gattung



Rhabditis so stark, dass sie von ihnen nicht zu unterscheiden sind (LEUCKART). Der Wurm erreicht während des freien Lebens eine gewisse Grösse und Ausbildung. Erst wenn er dann in den Körper seines Wirthes gelangt, werden die zum freien Leben nöthigen Organe zurückgebildet, und er passt sich nunmehr der parasitischen Lebensweise an. So ist es beispielsweise bei *Dochmius trigonocephalus* und *duodenalis* der Fall. Die Rhabditis-ähnlichen Larven dieser Würmer machen im Freien mehrere Häutungen durch, werden dann mit dem Trinkwasser vom Hund bezgl. vom Menschen aufgenommen und erhalten hier infolge abermaliger Verwandlungen die scharfe Mundbewaffnung, welche ihnen im ausgebildeten Zustande eigen ist. — Einigermassen abweichend gestaltet sich der Entwicklungsgang bei den Mermithiden, die man als nicht geschlechtsreife Formen in Insectenlarven antrifft. Diesen Wohnort verlassen sie nach längerer Zeit des Aufenthalts, indem sie die Körperwand durchbrechen, und halten sich dann in der feuchten Erde auf. Hier häuten sie sich und wandeln sich zu geschlechtsreifen Thieren um. Diese begatten sich, legen ihre Eier in die Erde ab, und die aus denselben entwickelten jungen Würmer wandern nunmehr wieder in Insectenlarven ein, die von *Mermis albicans* z. B. in junge Raupen.

Der soeben für mehrere Nematoden geschilderte Entwicklungsgang, bei welchem die Würmer ein Rhabditis-Stadium durchlaufen, dürfte derjenigen Form am nächsten stehen, unter welcher der Parasitismus bei den Nematoden entstanden ist, d. h. es begab sich ein mehr oder weniger weit ausgebildeter Wurm in den Körper eines anderen Thieres, oder hängte sich zunächst nur an diesem fest, um sich von seinen Säften zu nähren. Erst allmählich wurde der Parasitismus ein ständiger, und gerade die Nematoden bieten alle Uebergänge von einem nur theilweise bis zu einem ausschliesslich parasitischen Leben, welches am Ende zu totaler Umgestaltung der Körperform führt. Eine solche Umgestaltung extremster Form erfährt die früher von ANT. SCHNEIDER und neuerdings von LEUCKART (No. 7) genauer untersuchte *Sphaerularia bombi*. Dieser Wurm erscheint im ausgebildeten Zustand als ein dicker, höckeriger Schlauch, welcher in der Leibeshöhle weiblicher Hummeln liegt. An ihm hängt ein winziges Würmchen, welches sich erst bei genauer Betrachtung als Nematode zu erkennen giebt. Der ganze Schlauch aber ist dadurch entstanden, dass sich die Vagina jenes Würmchens nach aussen vorstülpte und, enorm wachsend, den übrigen Geschlechtsapparat in sich aufnahm. Das ganze Thier stellt jetzt, mit Ausnahme des kleinen anhängenden Würmchens nur noch einen mit Geschlechtsproducten erfüllten Sack dar. In ihm entwickeln sich die Eier. Die jungen Würmer gelangen in die Leibeshöhle der Hummel und von da nach aussen, wo sie die Geschlechtsreife erlangen. Sie begatten sich im Freien, und wahrscheinlich wandern die befruchteten Weibchen in die Hummeln ein, wenn diese ihre Winterquartiere am Boden aufsuchen. Dann beginnt die merkwürdige Umgestaltung der Weibchen.

Einen Uebergang zu *Sphaerularia* bildet das von LEUCKART entdeckte *Atractonema gibbosum*, bei welchem zwar ebenfalls eine Vorstülpung der Vagina stattfindet, jedoch keinen grösseren Umfang erhält, als etwa den des Wurms selbst. Als bruchsackartiger Körper hängt sie dem Wurm an. Der Darm des letzteren wird rückgebildet, so dass auch hier die Ernährung wohl durch Endosmose stattfindet. — Der Entwicklungsgang von *Atractonema* ähnelt dem der *Sphaerularia*.

Die Eier gelangen in die Leibeshöhle des Wirths und die jungen Würmer begeben sich von hier nach aussen, wo sie sich zu geschlechtsreifen Thieren ausbilden und begatten. Die befruchteten Weibchen dringen in die Larven einer Gallmücke, *Cecidomya pini*, ein, woselbst sie ihre weitere Ausbildung durchmachen.

Dem Entwicklungsgange der beiden zuletzt betrachteten Formen lässt sich derjenige des Rüben-Nematoden, *Heterodera Schachtii*, anschliessen. An den Seitenwurzeln der Zuckerrübe finden sich oftmals Anschwellungen, welche einen kuglig gestalteten, mit Eiern erfüllten Wurm enthalten, der sich durch seine Entwicklung als Nematode zu erkennen giebt. Die Eier dieses Wurmes entwickeln sich schon in seinem Innern und gelangen in einem am Hinterende der Mutter fest-sitzenden schleimigen Brutsack, welcher von deren Genitalgängen aus-geschieden wurde. Von hier treten dann die Larven nach aussen über und machen eine etwas verschiedenartige Entwicklung durch, je nachdem ein männliches oder weibliches Thier aus ihnen hervorgeht. Das mit einem stiletähnlichen Gebilde am Pharynx versehene Weibchen bohrt sich in eine Rübenwurzel ein, häutet sich hier und saugt eine so bedeutende Nahrungsmenge ein, dass es zu einer plumpen Gestalt anschwillt und dadurch die Epidermis der Wurzel zum Platzen bringt. So tritt das Hinterende des Weibchens hervor und wahrscheinlich erfolgt erst zu dieser Zeit die Begattung (STRUBEL).

Wohl die stärkste Umbildung, die ein Nematode erfährt, zeigt das ebenfalls von LEUCKART (No. 7) aufgefundene *Allantonema mirabile*, ein Wurm von wurstförmiger gedrungener Gestalt, welcher in der Leibeshöhle eines Rüsselkäfers (*Hylobius pini*) lebt. Aehnlichkeit mit einem Nematoden ist weder äusserlich noch im Innern an diesem darmlosen Gebilde zu erkennen, abgerechnet die Gestaltung des Geschlechtsapparats und seiner Producte. Jener soll zwittrig sein, und es soll eine Selbstbefruchtung stattfinden. Die Eier entwickeln sich im Uterus zu jungen Nematoden, welche in die Leibeshöhle des Wirthes und später durch dessen Darm nach aussen gelangen. Die Larven leben längere Zeit frei, wozu sie ihre Organisation befähigt. Sie bilden sich zu männlichen und weiblichen Thieren aus, welche sich begatten und befruchtete Eier ablegen. Diese entwickeln sich im Freien, und es geht aus ihnen eine Generation *Rhabditis*-ähnlicher Nematoden hervor. Letztere wandern höchst wahrscheinlicher Weise in die Larven der Rüsselkäfer ein und gestalten sich hier zu der oben beschriebenen *Allantonema*-Form um. Hier tritt also die Complication des Entwicklungsanges hinzu, dass derselbe zwei verschieden gestaltete Generationen umfasst, von denen die eine zeitlebens frei, die andere jedoch zum Theil parasitisch lebt. Dieses Verhalten entspricht dem schon längst als Heterogenie bekannten Entwicklungsgange der *Rhabditis nigrovenosa*, nur dass bei dieser keine so wesentliche Umgestaltung der parasitisch lebenden Generation stattfindet. In der Lunge des Frosches lebt die gewöhnlich als *Ascaris nigrovenosa* bezeichnete hermaphroditische Form. Sie bringt die Eier hervor, deren Entwicklung wir oben geschildert haben. Die Eier entwickeln sich schon im Mutterthier und gelangen aus diesem in die Lunge des Frosches. Von da kommen die Embryonen in den Darm und mit dem Koth nach aussen. Hier bilden sie sich zu männlichen und weiblichen Thieren der eigentlichen *Rhabditis*-Form aus. Nach deren Begattung entwickeln sich im Innern des Weibchens einige Junge, welche dessen Körper verlassen, nachdem

sie sich von seinem Inhalt ernährt haben. Diese jungen Würmer zeigen ebenfalls Rhabditiform und verlieren sie erst, nachdem sie wieder in die Lunge eines Frosches eingewandert sind, wo sie sich zu der hermaphroditischen Form umwandeln. Entsprechend gestaltet sich auch nach LEUCKART'S Entdeckung der Entwicklungsgang von *Rhabdonema strongyloides*, dessen bisher als *Anguillula intestinalis* bezeichnete hermaphroditische Form im Darm des Menschen lebt, während die getrenntgeschlechtige Rhabditis-Form (*Rhabditis stercoralis*) sich im Freien findet.

Ebenfalls einen sehr hohen Grad der Anpassung an das parasitische Leben verrathen diejenigen Formen, welche zur Erreichung ihrer völligen Ausbildung in zwei verschiedenen Wirthsthieren schmarotzen müssen. Diess gilt z. B. für *Cucullanus elegans*, welcher sich im Darm des Barsches findet. Die Jungen dieses viviparen Nematoden gelangen aus dem Darm des Wirthes ins Wasser, wo sie mehrere Wochen lang frei leben können, bis sie ein passendes Wirthsthier auffinden. Dieses ist nicht der Barsch, wie man vermuthen sollte, sondern die Würmer wandern in *Cyclops* ein, indem sie erst durch den Mund in den Darm und dann in die Leibeshöhle des Krebses eindringen. Hier machen sie verschiedene Formveränderungen durch, erreichen aber ihre definitive Gestalt erst, nachdem der *Cyclops*, welcher sie beherbergt, von einem Barsch verschlungen wurde und sie in dessen Darm die Freiheit erlangten. Sie werden hier bald geschlechtsreif und bringen wieder Junge hervor, die denselben Entwicklungsgang durchmachen. Ganz gleiche Entwicklungsweise scheint ein im menschlichen Körper schmarotzender Nematode, *Dracunculus medinensis*, zu haben. *Dracunculus* lebt im Unterhautbindegewebe und verusacht durch sein Andrängen gegen die Haut eine Geschwulst und schliesslich einen Abscess, durch welchen er nach aussen zu treten vermag. So können auch die in unzähliger Menge im Wurm vorhandenen Embryonen nach aussen gelangen. Beim Baden des von der Krankheit Befallenen kommen sie auch ins Wasser und wandern wie die Larven des *Cucullanus* in *Cyclopiden* ein, nur dass sie direct durch dessen Körperbedeckung in sein Inneres dringen. Mit dem Trinkwasser wahrscheinlich werden diese inficirten *Cyclopiden* von den Bewohnern jener Gegenden aufgenommen.

Einen sehr ähnlichen Entwicklungsgang wie die beiden zuletzt betrachteten Formen hat *Spiroptera obtusa*, nur ist derselbe insofern dem parasitischen Leben noch mehr angepasst, als die Eier dieses Wurms sich nicht zu freiem Leben entwickeln, sondern direct von einem Zwischenwirth aufgenommen werden. *Spiroptera obtusa* lebt im Darm der Maus. Mit dem Koth gelangen die Eier, in denen schon die Embryonen entwickelt sind, nach aussen. Sie werden von *Tenebrio*-larven, welche die Kothballen benagen, aufgenommen. In deren Magen schlüpfen die Embryonen aus, durchbrechen die Darmwand und kapseln sich im Fettkörper des Mehlwurms ein. Wenn eine Maus dann den Mehlwurm frisst, so inficirt sie sich mit der *Spiroptera*, und dieseer wacht in ihrem Darm zu neuem Leben, wird geschlechtsreif und pflanzt sich fort.

Mit am vollkommensten dem parasitischen Leben angepasst erscheint der Entwicklungsgang von *Trichina spiralis*, insofern dieser Nematode seinen gesammten Lebenslauf innerhalb des Körpers zweier Wirthe vollendet. Von anderen Nematoden weicht seine Entwicklungsweise dadurch ab, dass die im Darm des Trägers von dem geschlechtsreifen Weibchen geborenen Jungen nicht nach aussen gelangen,

sondern die Darmwand durchbrechen und in die Muskeln verschiedener Körpertheile des Wirthes einwandern, um sich nach genügendem Wachsthum einzukapseln. Um die Muskeltrichine zu neuem Leben zu erwecken und ihrer Geschlechtsreife entgegen zu führen, ist es nöthig, dass das inficirte Muskelfleisch von einem anderen Individuum verzehrt wird. In dessen Darm erreichen dann die Trichinen ihre völlige Ausbildung und pflanzen sich fort (LEUCKART).

## II. Gordiiden.

Ueber die Entwicklung der Gordiiden sind die Mittheilungen noch wenig eingehend.

Die Eier werden nicht einzeln abgelegt, sondern zu grösseren Ballen oder Schnüren vereinigt, indem während der Ablage eine zähe Masse über die schon von einer Schale umgebenen Eier ergossen wird. Die Masse erhärtet im Wasser. Da die Eierschnüre schwerer als das Wasser sind, sinken sie zu Boden und verbleiben hier, bis ihre Embryonalentwicklung vollendet ist. Diese beginnt erst nach der Ablage der Eier und nimmt ziemlich lange Zeit, nach MEISSNER ca. einen Monat und mehr in Anspruch. Bezüglich der ersten Entwicklungsstadien stimmen die Angaben der Autoren (VILLOT und CAMERANO, No. 11 u. 16) nicht überein. Nach CAMERANO ist die Furchung eine inäquale und führt zur Bildung einer zweischichtigen Zellplatte, welche sich in ganz ähnlicher Weise, wie dies oben (pag. 154) für *Cucullanus* angegeben wurde, durch Umbiegen der Ränder zu einer Gastrula mit langem spaltförmigen Blastoporus umgestalten soll. Letzterer schliesst sich, ganz wie dort, von hinten nach vorn. So weit reichen die Beobachtungen von CAMERANO an *Gordius Villoti*, und es scheint, als wenn sich die von VILLOT für *Gordius aquaticus* gegebenen Bilder auf CAMERANO'S Beobachtungen beziehen liessen. VILLOT beschreibt die Furchung als regulär. Es entsteht ein solider Zellenhaufen, der sich nach weiterer Vermehrung der Zellen in eine centrale Zellenmasse und eine periphere Schicht spalten soll (VILLOT). Der bis jetzt kuglige Embryo streckt sich etwas in die Länge, und am einen Ende entsteht nun eine tiefe Einsenkung. In dieser legt sich der Kopf des Embryos in der Weise an, dass er später nach aussen umgestülpt werden kann. Der Kopf setzt sich aus einem dickeren Basaltheil und einem schlanken Rüssel zusammen. Ersterer trägt drei Kränze von je sechs Stacheln, letzterer drei lange feste Stilette, so dass der Embryo stark bewaffnet erscheint.

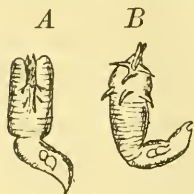


Fig. 111. A u. B Zwei Larven von *Gordius subbifurcus* mit eingezogenem und ausgestülptem Rüssel (nach MEISSNER).

Zur Zeit des Ausschlüpfens wird der Kopf mit seiner Bewaffnung vorgestülpt (Fig. 111 B), kann aber auch jederzeit wie vorher zurückgezogen werden (Fig. 111 A). Unterdessen hat sich der Darmcanal gebildet, der von der Mundöffnung an der Spitze des Rüssels bis zu dem etwas vor dem Körperende gelegenen After führt. An der Rüsselbasis mündet der Ausführungsgang eines auffällig umfangreichen Drüsencomplexes in den Oesophagus. Aeusserlich zeigt der Embryo ein geringeltes Aussehen (Fig. 111).

Der frei gewordene Embryo lebt als Larve eine Zeit lang frei im Wasser und dringt dann mit Hülfe seiner scharfen Bewaffnung durch die Haut ins Innere von *Chironomus*larven ein, wie von *VILLOT* beobachtet wurde. Dieser Forscher stellt *MEISSNER*'s Befund (No. 13), dass auch *Ephemereden*larven sich mit *Gordius*larven inficirten, als blosser Ausnahmefälle hin. Vom Gewebe der *Chironomus*larve wird der Parasit mit einer Hülle umgeben und verbleibt hier so lange, bis die Larve zufällig von einem Fisch verschlungen wird (*VILLOT* No. 16). In dessen Darm frei geworden, durchsetzt die *Gordius*larve die Darmwand und kapselt sich abermals ein. An diesem Ort verharrt sie dann längere Zeit, ohne sich wesentlich zu verändern, schliesslich (zu Beginn des Frühjahrs) kehrt sie aber in den Darm zurück, verlässt diesen mit dem Koth und nimmt dann allmählich die Gestalt des ausgebildeten Wurmes an, indem die Kopfbewaffnung verloren geht, die Ringelung der Körperoberfläche sich ausgleicht und die Geschlechtsorgane zur Ausbildung gelangen. Gleichzeitig erleidet der Darm eine theilweise Rückbildung, und der Mund kommt zum Verschluss. — Sichergestellt scheint es übrigens keineswegs, ob der Entwicklungsgang der geschilderte ist, oder ob nicht das Leben in nur einem Wirthe den *Gordius* schon zur Weiterentwicklung befähigt (*VILLOT* No. 17).

Ausser in Fische kann die *Gordius*larve auch in Frösche, Insecten, Spinnen und Kruster gelangen, obwohl nach *VILLOT* die Fische ihre häufigsten Wirthe sein sollen. Auch in Landinsecten, z. B. in Käfern und Heuschrecken, werden die Gordien bekanntlich öfters gefunden, ohne dass über das Zustandekommen der Infection bei diesen Thieren Genaueres bekannt wäre. Bei Raubinsecten lässt sie sich durch Verschlingen inficirter Insectenlarven erklären. Wenn die Gordien in solchen Landthieren besondere Grösse und Ausbildung zeigen, so ist diess dadurch erklärlich, dass ihnen so lange die Gelegenheit fehlte, ins Wasser, den Ort ihrer definitiven Ausbildung, zu gelangen.

### Allgemeines.

Es muss hier noch mit einem Worte der systematischen Stellung von *Gordius* gedacht werden. *VEJDOVSKY* hat sich neuerdings wieder der schon in früherer Zeit geltenden Auffassung zugewendet, dass die Gordiiden viel eher zu den Anneliden als zu den Nematoden Beziehungen aufweisen und vielleicht sogar als degenerirte Gliederwürmer anzusehen seien (No. 14 u. 15). Zu dieser Auffassung geben ausser der segmentartigen Anordnung der Ovarien besonders die Bildungsverhältnisse der Leibeshöhle Anlass. Letztere soll nach *VEJDOVSKY* wenigstens an ihrer somatischen Wand von einem deutlichen Epithel begrenzt und der Darm bezgl. die Genitalorgane sollen durch Mesenterien mit der Leibeswand verbunden sein. *VILLOT* stellt das Vorhandensein der Mesenterien in Abrede und bezieht das von *VEJDOVSKY* gesehene Epithel auf eine Art von Mesenchymgewebe, welches in jugendlichen Stadien der Ausbildung einen grossen Theil des Raumes zwischen Darm und Körperwand erfüllt. Demnach ist die Leibeshöhle der Gordiiden, wie diejenige der Nematoden, einerseits von der Muskulatur der Körperwand, die aus jenem Gewebe hervorgeht, und andererseits von der entodermalen Darmwand selbst begrenzt. An letzterer konnte auch *VEJDOVSKY* kein bekleidendes Epithel erkennen, was er allerdings durch die starke Rückbildung des Darmes erklärt. Doch stellt auch *v. LINSTOW* neuerdings das Vorhandensein eines die Leibeswand bekleidenden Epithels in Abrede (No. 12), und *CAMERANO* spricht sich infolge der von ihm beobachteten ersten Entwicklung der Gordiiden für ihre Zugehörigkeit zu den Nemathelminthen aus (No. 11). Immerhin

unterscheiden sich die Gordiiden durch das eigenartige Verhalten ihrer Genitalorgane und die Abweichungen in anderen Organsystemen, zumal des in einen Bauchstrang auslaufenden Nervenrings, von den Nematoden und können diesen als besondere Abtheilung gegenübergestellt werden. Es muss hier wiederholt werden, was schon bei Behandlung der Nematoden ausgesprochen wurde, dass für die Beurtheilung der Stellung dieser Abtheilung vor Allem eine bessere Kenntniss der Entstehungs- und Umbildungsweise ihres mittleren Keimblattes erwünscht wäre.

Für die Stellung der Nemathelminthen im System giebt die Entwicklungsgeschichte keinen rechten Anhalt, und es ist bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse kaum möglich, dieselbe zu präcisiren. Es lässt sich nicht entscheiden, ob sie Beziehungen zu den Plathelminthen oder Nematoden auf der einen Seite und solche zu den Anneliden auf der anderen Seite haben. Aus dem Bau der ausgebildeten Thiere scheint hervorzugehen, dass Anklänge an die Organisation der Echinoderes und Gastrotrichen vorhanden sind. Letztere aber sind wohl zweifellos mit den Rotatorien verwandt, so dass sich hiermit Beziehungen der Nemathelminthen zu der Trochophora ergeben würden (vgl. pag. 170).

Noch dunkler als die Stellung der Nemathelminthen ist die der Acanthocephalen. Wenn wir diese nicht, wie üblich, mit den Nemathelminthen behandelten, so geschah diess aus dem Grunde, weil ihre Zusammenstellung mit dieser Abtheilung nur auf Gründen rein äusserlicher Natur beruht und weder durch ihre Organisation noch durch die Art ihrer Entwicklung bedingt ist. Selbst die Körpermuskulatur, welche man gewöhnlich zur Vergleichung beider Gruppen benützte, scheint weder in ihrer Anordnung noch in ihrem Bau bei Nemathelminthen und Acanthocephalen gleichartig zu sein (SÄFFTIGEN, KÖHLER [Acanthocephalen, Litt. No. 6 u. 3]).

#### Litteratur.

1. Bütschli, O. *Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
2. Ganin, M. *Ueber die Embryonalentwicklung von Pelodera teres.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1878. (Auszug)
3. Goette, A. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. II. Rhabditis nigrovirens.* Leipzig. 1882.
4. Hallez, P. *Recherches sur l'embryogénie de quelques Nématodes.* Paris. 1885.
5. Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen.* Leipzig. 1876.
6. Leuckart, R. *Ueber Trichina spiralis.* Leipzig. 1866.
7. Leuckart, R. *Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden.* Abhandl. der Kgl. sächs. Akad. Wiss. 13. Bd. 1887.
8. Schneider, Ant. *Monographie der Nematoden.* Berlin. 1866.
9. Siebold, Th. v. *Beiträge zur Naturgeschichte der Mermithen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 5. Bd. 1854.
10. Strubell, A. *Unters. über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden, Heterodera Schachtii.* Bibliotheca zoologica. H. 2. 1888.
11. Camerano, L. *I primi momenti della evoluzione dei Gordii.* Mem. Real. Acad. Scienz. Torino. Ser. 2. T. 40. 1889.
12. Linstow, O. v. *Ueber die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius tolosanus.* Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1889.
13. Meissner, G. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.
14. Vejdovsky, F. *Zur Morphologie der Gordiiden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.
15. Vejdovsky, F. *Studien über Gordiiden.* Ebenda. 46. Bd. 1888.
16. Villot, A. *Monographie des Dragonceaux.* Arch. de Zool. exp. et gén. T. 3. 1874.
17. Villot, A. *Novelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens.* Ann. sc. nat. 6e sér. Zool. T. 11. 1881.
18. Villot, A. *Sur l'anatomie des Gordiens.* Ebenda. 7e sér. T. 2. 1887.
19. Villot, A. *Sur le développement et la détermination spécifique des Gordiens vivants à l'état libre.* Zool. Anz. 10. Bd. 1887.

## VIII. Capitel.

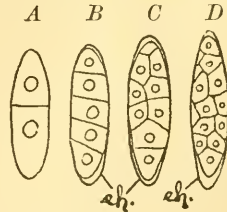
# ACANTHOCEPHALEN.

Die Eier der Acanthocephalen lösen sich von dem Ovarium ab und fallen als hüllenlose, gewöhnlich spindelförmig gestaltete Zellen in den Innenraum des weiblichen Körpers. Hier werden sie befruchtet. Nachdem diess geschehen ist, umgiebt sich das Ei mit einer zarten durchsichtigen Membran, und sodann beginnt die Furchung. Wenn diese (bei *Echinorhynchus gigas*) bis zur Bildung von zwölf Blastomeren fortgeschritten ist, entsteht unter der ersten Hülle, die sich weit vom Ei abgehoben hat, eine zweite Membran, zu welcher im Laufe der Entwicklung noch zwei weitere Schutzhüllen hinzukommen, so dass deren schliesslich vier vorhanden sind. Diess gilt für *Echinorhynchus gigas* (Fig. 113 A). Gewöhnlich bilden sich drei solcher Embryonalhüllen, von denen die mittlere durch Anlagerung bräunlich gefärbter Concremente eine ziemliche Dicke und Festigkeit erhält. Diese Gebilde sind deshalb besonders bemerkenswerth, weil sie erst während der Furchung entstehen, also nicht als Eihäute, sondern als eine Art von Embryonalhüllen zu betrachten sind, doch scheint ihnen keine zellige Structur zuzukommen. Sie erinnern an die bei den Taeniaden auftretenden Embryonalhüllen, welche ebenfalls eine ziemlich bedeutende Festigkeit erlangen können.

Während der Bildung der Embryonalhüllen hat die Furchung ihren Fortgang genommen.<sup>1)</sup> Sie ist inäqual und verläuft nach LEUCKART bei

**Fig. 112.** A—D Vier Furchungsstadien von *Echinorhynchus proteus* (nach LEUCKART).

*eh* Erste Embryonalhaut.



*Ech. proteus* und *angustatus* so, dass das spindelförmige Ei senkrecht zur Längsaxe in eine Reihe nicht ganz gleicher Zellen zerlegt wird (Fig. 112 A u. B). Nach der Fünftheilung werden die Blastomeren auch

<sup>1)</sup> Wir halten uns hier ausser an die älteren Beobachtungen von GREEFF, und besonders von LEUCKART, an die neueren Untersuchungen von KAISER über *Echinorhynchus gigas*, die allerdings bisher nur vorläufig und ohne Abbildungen mitgetheilt wurden, aber doch einen Ueberblick über die Entwicklung dieser Formen gewinnen lassen.

in der Richtung der Längsaxe getheilt, und es kommt eine ziemlich regellose Lagerung der Furchungskugeln zu Stande (Fig. 112 *C* u. *D*). Als Resultat der Furchung stellt sich eine epibolische Gastrula dar (KAISER), deren äussere Lage aus einer grossen Anzahl polyedrischer Zellen gebildet wird, während die innere Schicht aus weit umfangreicheren Zellen besteht und im Centrum einen Dotterrest umschliesst. Schon auf diesem Stadium erhält der Embryo seine Bewehrung. Zwischen je vier zusammenstossenden Ectodermzellen entsteht als Absonderungsproduct derselben ein nach hinten zu gebogenes Häkchen, welches in den von dem Embryo und der innersten Schutzhülle begrenzten Raum vorragt. Der ganze Körper eines Embryos von *Ech. gigas* ist mit kleinen Stacheln besetzt, und am Vorderende finden sich ausserdem fünf grössere Haken (Fig. 113 *A*). Das Vorderende des Körpers, an dem sie sitzen, lässt sich trichterförmig einziehen. Bei *Ech. angustatus* erscheint dasselbe abgestumpft, und an der so gebildeten Scheibe sitzen jedesmal 5—6 Haken (Fig. 113 *B*). Auch sie kann in ähnlicher Weise wie bei *Ech. gigas* nach innen eingezogen werden.

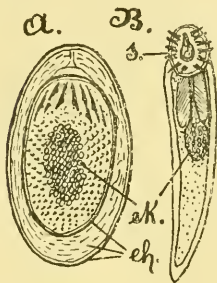


Fig. 113. *A* Embryo von *Echinorhynchus gigas* in den Embryonalhäuten (*eh*). *B* Larve von *Echinorhynchus angustatus* mit der die Bewaffnung tragenden Scheibe (*s*) am Vorderende (nach LEUCKART), *ek* Embryonalkern.

Nachdem der centrale Dotter völlig aufgebraucht ist, beginnt ein von KAISER als Histolyse bezeichneter Vorgang. Derselbe besteht darin, dass die Abgrenzung der Zellen gegen einander schwindet, die Zellkörper zusammenfliessen und die Zellkerne nach der Mitte des Embryonalleibes rücken, wo sie sich zu dem von LEUCKART als Embryonalkern bezeichneten Gebilde zusammenhäufen. Uebrigens sind auch an dem Syncytium noch zweierlei Schichten zu unterscheiden, eine äussere zähe und eine innere weniger consistente, die den Embryonalkern umschliesst. Schon LEUCKART zeigte, wie aus diesem centralen Theil des Embryos später der grösste Theil des Wurmes hervorgeht. Uebrigens verglich er ihn auch mit einem rudimentären Darm und wies darauf hin, wie der solide Körper, welchen er bei *Ech. angustatus* zwischen Kopfscheibe und Embryonalkern liegen fand (Fig. 113 *B*), dann als ein rudimentärer Pharynx aufgefasst werden könnte. Diese Auffassung schien befriedigend wegen der Zurückführung der des Darmes entbehrenden Acanthocephalen auf andere Würmer (Nematoden).

In der Beschaffenheit, wie sie oben beschrieben wurde, werden die von ihrer festen Hülle umgebenen Embryonen durch den complicirten Mechanismus des Leistungsapparates nach aussen entfernt. Jetzt befinden sie sich im Darmcanal des Wirthes, eines Fisches im Falle von *Ech. angustatus* und proteus, des Schweines im Falle von *Ech. gigas*, und gelangen nun mit dem Koth dieser Thiere ins Freie. Die Embryonen der letzteren Form werden gelegentlich der Nahrungsaufnahme von den Larven der *Cetonia aurata* verschluckt, während diejenigen der



beiden erstgenannten Würmer in ähnlicher Weise von *Asellus aquaticus* und *Gammarus pulex* aufgenommen werden. Im Magen des neuen Wirthes erweichen die Hüllen des Embryos, und er wird frei, um alsbald in die Darmwand einzudringen und entweder hier (*Ech. gigas* und *angustatus*) oder in der Leibeshöhle des Wirthes zur Ruhe zu kommen. Die Larve von *Ech. angustatus* gelangt später ebenfalls, aber auf mehr passive Weise infolge ihres starken Wachstums und des Durchbrechens der Darmmuskulatur in die Leibeshöhle. Hier findet sich (bei *Gammarus pulex*) auch das Jugendstadium von *Ech. polymorphus*, welcher als ausgebildeter Wurm im Darm der Ente und anderer Wasservögel lebt (GREEFF).

Die weitere Entwicklung der Larve ist infolge der im Innern sich vollziehenden Bildungsvorgänge mit einer Umgestaltung der äusseren Körperform verbunden. Bei *Ech. gigas* schwillt die mittlere Parthie des Körpers stark an, sobald sich die Larve in der Darmmuskulatur des Zwischenwirthes festgesetzt hat. Die Entwicklungsvorgänge gehen vom centralen Theil, dem sog. Embryonalkern aus, denn dieser ist es, welcher das Bildungsmaterial enthält. Nach LEUCKART's Beobachtung soll er sich in vier hintereinander liegende Zellgruppen differenziren (Fig. 114 A).

Von diesen vier Gruppen nimmt bald die hinterste einen grösseren Umfang an, indem sie eine peripherische Schicht aussendet, welche sich nach vorn und hinten ausbreitet und die anderen drei Gruppen, mit Ausnahme der vordersten umschliesst (Fig. 114 A). Der *Echinorhynchus* baut sich nun grösstentheils aus jenen Zellgruppen auf. Es soll nämlich deren vorderste den Rüssel, die zweite das Ganglion, die dritte, welche sich bald in zwei theilt, die Geschlechtsdrüsen und die vierte endlich deren Ausführungsgänge liefern. Die Zellschicht, welche die Gruppen umgiebt, spaltet sich später in zwei Lagen, welche von LEUCKART als dem somatischen und splanchnischen Blatt des Mesodermis entsprechend behandelt werden. Beim Fehlen des Darmes würde das splanchnische Blatt nur in dem sog. Ligament und der Rüsselscheide, welche beiden Gebilde aus ihm hervorgingen, zum Ausdruck kommen. Das somatische Blatt würde, nachdem es sich von jenem weiter entfernt und die Leibeshöhle dazwischen gelassen hatte, die Körpermuskulatur bilden, während die Oberhaut direct aus der Larvenhaut hervorgeht. Nur die Cuticula der Larve wird abgeworfen, wenn die genügend fortgeschrittenen inneren Bildungsvorgänge diess gestatten. Es entsteht dann eine neue Cuticula. Während dieser Vorgänge haben sich auch die einzelnen Abtheilungen des „Embryonalkerns“ bedeutend vergrössert und sind dadurch in ihrem Umfang demjenigen der Larve wieder etwas näher gekommen (Fig. 114 B). Es tritt gleichzeitig die Differenzirung und Ausbildung der einzelnen Organe ein.

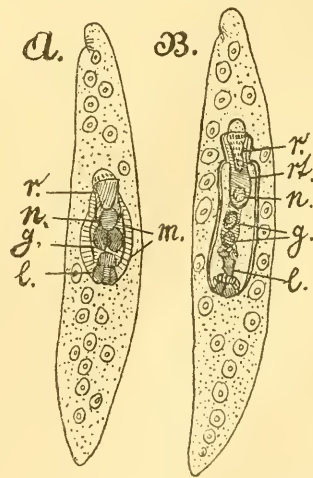


Fig. 114. A u. B Zwei Larven von *Echinorhynchus proteus*, in denen der „Embryonalkern“ bereits seine Umwandlung durchmacht.

r Rüssel, *rt* Rüsseltasche, *n* Ganglion, *g* Anlage der Genitaldrüsen; *l* Leitungswege des Genitalsystems, *m* die Zellschichten, welche zur Bildung der Muskulatur bestimmt sind.

(Nach LEUCKART.)

Aus der vorstehenden Darstellung, welche in den Hauptzügen die Befunde LEUCKART's enthält, ergibt sich, dass der grösste Theil des Wurmes aus jener schon mehrfach erwähnten centralen Masse hervorgeht, in welche sich zu Beginn der Entwicklung die Kerne zurückziehen sollen. Damit stimmen im Allgemeinen auch die neueren Angaben KAISER's überein. Da es scheint, als wenn von ihm infolge der verbesserten Methoden einige Vorgänge genauer erkannt werden konnten und da dieselben höchst eigenthümlicher Natur sind, so soll auf seine Beobachtungen hier noch eingegangen werden, obwohl es schwer ist, aus der noch nicht von Abbildungen begleiteten kurzen Mittheilung ein anschauliches Bild der complicirten Vorgänge zu gewinnen.

Nachdem sich die Larve von *Ech. gigas* in der Darmwand festgesetzt hat und der mittlere Theil ihres Körpers stark angeschwollen ist, sollen sich nach einander einzelne Gruppen von Zellen ablösen, sich mit Zellplasma umgeben und dadurch zu den Bildungszellen der definitiven Haken des Rüssels werden. Die Zellengruppen rücken nach vorn und vereinigen sich schliesslich zur Bildung des Rüssels, der am Ende nach aussen vorgestülpt werden kann. Ungefähr zu gleicher Zeit wird die definitive Körperbedeckung des Wurmes dadurch angelegt, dass sich von der gesammten Peripherie des „Embryonalkerns“ Kerne loslösen und in die äusserste Lage des Körperplasmas einwandern (Fig. 114 ?). Unter starker Theilung der Kerne bildet sich bald ein ganz regelmässiges Körperepithel. Die Cuticula der Larve scheint auch hier abgeworfen zu werden, ebenso wie deren provisorische Haken. Das Epithel scheidet eine neue Cuticula aus und darunter eine farblose zähe Secretmasse, das Fasergewebe der sog. Subcuticula. Gleichzeitig sollen von den Zellen des Körperepithels die muskulösen Elemente gebildet werden, welche sich in der Subcuticula finden. Als „Primitivmuskelfasern“ treten sie in den Epithelzellen auf und dringen aus diesen in das Fasergewebe der Subcuticula ein. Ist dieser Prozess vollendet, so geht das Körperepithel völlig zu Grunde und verschwindet. — Mit der Bildung der Haut stimmt diejenige der Lemnischen überein. Die von der centralen Masse losgelösten und nach dem Vordertheil des Körpers gerückten Kerne bilden hier einen ringförmigen Wulst, der sich an zwei gegenüberliegenden Punkten in schlanke Zapfen, die Anlagen der Lemnischen, auszieht. In ihnen verläuft die Bildung des Fasergewebes ganz wie in der Haut. — Ebenfalls dem vorderen Körperende genähert und dicht hinter dem Rüsselzapfen liegt ein umfangreicher Haufen von Kernen, die Anlage des centralen Nervensystems, von welcher bald die peripheren Nerven auswachsen und sich an den verschiedenen Organen ausbreiten.

Die bisher ihrer Entstehung nach geschilderten Organe sollen ectodermalen Ursprungs sein, wie es auch sehr plausibel ist, ohne dass sich freilich für diese Auffassung aus der Darstellung KAISER's bisher genügende Gründe erkennen liessen. Die eigentliche Leibesmuskulatur, die Keimdrüsen und die Leitungsorgane des Genitalapparates entstehen nach KAISER aus dem Entoderm. LEUCKART hatte von einem Mesoderm gesprochen, welches sich in eine äussere und innere Lage spaltet, doch wird auf diese Angabe vorläufig von KAISER nicht Rücksicht genommen. Wiederum sind es Lagen von Kernen, die sich von der centralen Masse lösen, um zu neuen Bildungen Anlass zu geben. Es lassen sich drei Schichten solcher Kerne infolge ihrer etwas verschiedenen Gestaltung unterscheiden. Die beiden äusseren derselben rücken bald an die Körperwand und liefern hier nach mannigfachen Umwandlungen die Rings- und Längsmuskulatur des Körpers.

Hinter dem Rüssel in der Nähe des Ganglions finden sich Kerne in bestimmter Anordnung, deren Ursprung genauer zu kennen von Wichtigkeit wäre, da aus ihnen die Rüsseltasche sowie die Retractoren und anderen Rüsselmuskeln hervorgehen, also Gebilde, welche wohl dem inneren Blatt des Mesoderms zuzuschreiben wären, falls ein solches existirt.

In recht eigenthümlicher Weise verläuft die Bildung der Genitalorgane. Hinter der Rüsseltasche erscheint eine prismatische Protoplasmamasse, von deren Rändern vier dünne Blätter ausgehen, welche den Leibesraum in vier Sektoren theilen. Man wird durch diese Darstellung unwillkürlich an Mesenterien erinnert, welche die Anlage der Genitalanlage mit der Körperwand verbinden, und möchte dabei an die Verhältnisse denken, wie sie nach VEJDovsky bei den Gordiiden obwalten sollen. Beim Weibchen vereinigen sich im dorsalen und ventralen Sector die Blätter zur Bildung des Ligaments, beim Männchen gehen die Blätter des einen Sectors zu Grunde. Die Keimdrüsen selbst entstehen aus jener axialen Plasmamasse. Die oben erwähnte Aehnlichkeit der dünnen Blätter mit Mesenterien wird, soviel aus den kurzen Angaben KAISER'S zu ersehen ist, dadurch noch erhöht, dass die beiden lateralen Sektoren mit einer zelligen Masse erfüllt sind, welche aber später rückgebildet wird und dadurch die Leibeshöhle entstehen lässt. Tritt dann, wenn wir die Angaben KAISER'S recht verstehen, dorsal und ventral eine Vereinigung zweier Blätter ein, so wäre die Aehnlichkeit mit Mesenterien wirklich eine grosse. Die Blätter können ja wohl nur von jener oben erwähnten dritten, inneren Schicht abstammen, die sich gelegentlich der Bildung der Körpermuskulatur von der centralen Masse abhob. Die beiden äusseren Schichten würden sich also der Körperwand anlegen, während die innere Schicht vielleicht die Bildung jener inneren Organe, der Rüsselscheide und des Ligaments übernehme, in ähnlicher Weise, wie diess von LEUCKART dargestellt wurde. So wenigstens möchten wir die Angaben KAISER'S zu deuten suchen, so lange eingehendere Darstellungen dieses Forschers fehlen.

Bezüglich der Entstehung der Genitalorgane, besonders des umfangreichen Leitungsapparates verweisen wir auf die Mittheilung KAISER'S oder noch besser auf die zu erwartende ausführliche Arbeit, da aus der ersteren nicht zu ersehen ist, welchen Ursprungs in letzter Instanz diejenigen Elemente sind, die den Genitalapparat aufbauen.

Der Echinorhynchus, welcher im Körper des Zwischenwirthes im Allgemeinen bereits die Gestaltung des ausgebildeten Wurmes erlangte, wird erst fortpflanzungsfähig, wenn das ihn beherbergende Thier von einem andern aufgenommen wird, welches ihm als definitiver Wirth zu dienen geeignet ist, also beispielsweise der Gammarus von einem Süßwasserfisch oder von einer Ente, wenn es sich um *Ech. polymorphus* handelt.

#### Litteratur.

1. Greeff, R. *Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte von Echinorhynchus miliarius (E. polymorphus)*. Arch. f. Naturgesch. 33. Bd. 1864.
2. Kaiser, J. *Ueber die Entwicklung des Echinorhynchus gigas*. Zool. Anz. 10. Bd. 1887.
3. Köhler, R. *Documents pour servir à l'histoire des Echinorhynques*. Journal de l'anat. et de la physiol. Vol. 23. 1887.
4. Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen etc.* 2. Bd. Leipzig. 1876.
5. Mégnin, P. *Recherches sur l'organisation et le développement des Echinorhynques*. Bull. Soc. Zool. de France. Vol. 7. 1882.
6. Säftigen, A. *Zur Organisation der Echinorhynchen*. Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885.

## IX. Capitel.

# ROTATORIEN.

---

Die Rotatorien verhalten sich in Bezug auf ihre Fortpflanzung sehr eigenthümlich. Dreierlei verschiedene Eier können bei ihnen auftreten. Einmal dünnschalige Sommereier, die sich parthenogenetisch zu Weibchen entwickeln, sodann diesen gleichartige, aber nur halb so grosse Eier, aus denen die einfach organisirten Männchen hervorgehen, und schliesslich noch dickschalige Winter- oder Dauereier, welche der Befruchtung bedürfen, wie es scheint. Die Eier werden entweder frei ins Wasser abgelegt oder am Körper der Weibchen festgekittet. Die Entwicklung der dünnschaligen Eier verläuft bei manchen Formen schon innerhalb des mütterlichen Körpers, die der Dauereier erfolgt erst längere Zeit nach der Ablage.

Der Furchung geht die Ausstossung der Richtungkörper voraus. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier produciren nach WEIS-  
MANN und ISHIKAWA nur einen Richtungkörper. — Ueber die Entwicklung der Räderthiere ist noch wenig bekannt. Die Hauptdarstellungen rühren von SALENSKY, JOLIET und TESSIN her; sie weisen aber noch vielfache Lücken auf. Wir halten uns bei unserer Schilderung besonders an die letztere Arbeit, welche sich hauptsächlich mit der Entwicklung von *Eosphora digitata* beschäftigt.

Die Furchung ist von Anfang an eine inäquale (TESSIN JOLIET). Im Stadium von 4 Blastomeren unterscheidet man eine grössere und 3 kleinere Zellen (Fig. 115 A). Zur Zeit, wenn die letzteren sich in 6 theilen, erfolgt von der grossen Furchungskugel aus die Abschnürung eines neuen Theilstücks, und wenn sich an den ursprünglich entstandenen Zellen diejenigen schon differenziren, welche späterhin das Mesoderm liefern, dann findet noch immer eine Theilung der grossen Furchungskugel statt (Fig. 115 B). Was nun von ihr als ziemlich umfangreicher Rest zurückbleibt, stellt die Anlage des Entoderms dar, denn es wird später von den übrigen Zellen umwachsen. Die kleineren Furchungskugeln aber, die sich jetzt fortgesetzt theilen, sind als Ectoderm und Mesoderm zu betrachten.

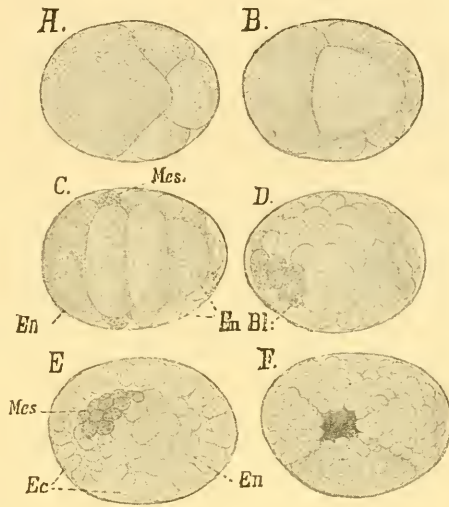
Besonders auffällig ist die Angabe, dass das Mesoderm (in Form dreier dunkel granulirten Zellen) durch Theilung der zuerst entstandenen kleineren Blastomeren entsteht, und dass es noch mit dem Ectoderm vereinigt bleibt, während sich auch nach seiner Differenzirung noch immer Ectodermelemente von der grossen Furchungskugel abtrennen. Nach O. ZACHARIAS soll übrigens

das Mesoderm direct von der grossen Furchungskugel aus geliefert werden, was im Allgemeinen mehr der gewöhnlichen Bildungsweise des Mesoderms entspricht, aber freilich in dem vorliegenden Falle nicht recht fest zu stehen scheint. Einen Vergleich mit den Anneliden, wie man ihn wegen der Beziehungen der Rotatorien zu diesen Formen vielleicht erwarten sollte, lassen die bisher bekannten Bildungsverhältnisse des Mesoderms nicht zu.

**Fig. 115.** *A—F* Entwicklungsstadien von *Eosphora digitata* (nach TESSIN).

*A—C* Furchungsstadien, *D* Epibolische Gastrula. Die grossen Blastomeren sind bereits völlig umgewachsen, die Mesodermzellen liegen am Blastoporus; *E* die Mesodermzellen sind ins Innere gerückt, eine Einstülpung des Ectoderms folgt ihnen. Die Entodermzellen haben sich vermehrt. *F* Embryo, an dem Kopf-, Schwanz- und Seitenlappen zu erkennen.

*Bl* Blastoporus, *Ec* Ectoderm, *En* Entoderm, *Mes* Mesoderm.



Die drei Mesodermzellen liegen an der späteren Rückenseite des Embryos (Fig. 115 *C*). Mit der fortschreitenden Theilung der Ectodermzellen und der beginnenden Umwachsung der grossen Furchungskugel durch dieselben werden die Mesodermzellen mehr nach vorn geschoben (Fig. 115 *D*). Ihre Zahl hat sich unterdessen verdoppelt. — Noch bevor die Bildung der epibolischen Gastrula vollendet ist, theilt sich auch die ins Innere aufgenommene Entodermzelle. Infolge des Vorwachsens des Ectoderms werden nunmehr die Mesodermzellen ins Innere gedrängt, und die Einstülpung von Ectodermzellen, welche ihnen folgt (Fig. 115 *D* u. *E*), liefert später das Räderorgan und den Schlund.

Die äussere Gestalt des Embryos bildet sich jetzt in der Weise um, dass sich eine vordere und hintere, sowie zwei seitliche Ausbuchtungen an ihm unterscheiden lassen (SALENSKY, TESSIN). An der Fläche, welche den Blastoporus trägt, sieht man diese Körpergegenden durch leichte Furchen von einander getrennt (Fig. 115 *F*). Die hintere dieser Ausbuchtungen schlägt sich nach vorn um, und indem sie weiter vorwächst, bildet sie den Fuss (oder Schwanzanhang) des Räderthiers.

Die vordere und die seitlichen Ausbuchtungen (Kopf- und Seitenlappen) sucht TESSIN auf die lappenartigen Fortsätze der Turbellarien — und besonders der Stylochuslarve zu beziehen. Da die Räderthiere kein eigentliches Larvenstadium durchlaufen, so würden die Lappenfortsätze rudimentär geworden sein. Im weiteren Verlauf der Entwicklung gleichen sich die Kopf- und Seitenlappen wieder aus und sind nicht mehr als besondere Bildungen zu erkennen.

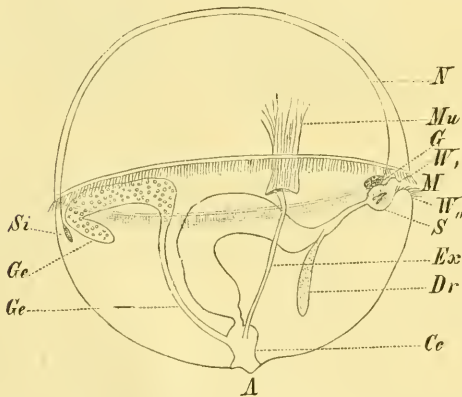
Ueber das Zustandekommen der inneren Organe weiss auch TESSIN wenig sichere Auskunft zu geben. Dass er das Räderorgan und den vor-

dersten Theil des Darmcanals von einer Ectodermeinstülpung herleitet, erwähnten wir schon oben. Dagegen tritt er den SALENSKY'schen Befunden entgegen, indem er den mit Kiefern versehenen Kaumagen (Schlundkopf) vom Entoderm aus entstehen lässt; SALENSKY hält diesen Theil für ectodermalen Ursprungs. Nach TESSIN würde der bei Weitem grösste Theil des Darms (sämtlich seinen Anhangsdrüsen) aus dem Entoderm hervorgehen, denn dieses reicht sehr weit nach hinten; es soll sogar einen Fortsatz in den Schwanzanhang senden. Der Enddarm entsteht durch eine Einstülpung des Ectoderms (SALENSKY, JOLIET).

Das weitere Schicksal der Mesodermanlage ist TESSIN dunkel geblieben. Die Angaben über die Entstehung des Nervensystems und der Genitalorgane sind zu zweifelhafter Natur, als dass wir auf sie eingehen möchten. Ueber die Bildung der Excretionsorgane ist noch nichts bekannt.

Die Entwicklung der bekanntlich sehr einfach gebauten Männchen von *Brachionus urceolaris* verläuft nach SALENSKY in entsprechender Weise wie bei den Weibchen. Erst wenn das Räderorgan und der Fuss bereits gebildet sind, treten die Rückbildungen ein, welche die unvollkommene Gestaltung des Männchens bedingen. —

**Allgemeines.** Ueber die zweifelhafte Stellung der Rotatorien im System giebt uns ihre Entwicklung bis jetzt noch keine Auskunft. Solche Formen wie die von SEMPER auf den Philippinen gefundene *Trocho-*



**Fig. 116.** *Trochosphaera aequatorialis* (nach SEMPER).

*Ce* Cloake, *Dr* Anhangsdrüsen am Vorderdarm, *Ex* Ausführungsgang der Excretionsorgane, *G* Gehirn, *Ge* weibliche Geschlechtsorgane mit Ausführungsgang, *M* Mund, *Mu* Muskulatur, *N* Nerv, der vom Gehirn ausgeht, *S* Schlund, *Si* Sinnesorgan, *W*, präoraler, *W''*, postoraler Wimperkranz.

*sphaera aequatorialis* (Fig. 116) weisen mit beinahe zwingender Nothwendigkeit auf Beziehungen zu den Trochophoralarven der Anneliden hin (vgl. pag. 175). Wie diese besitzt *Trochosphaera* einen geschlossenen präoralen und die Andeutung eines postoralen Wimperkranzes. Beide sind auch am Räderorgan anderer Rotatorien nachzuweisen, deren Gestaltung eine von der Trochophora abweichende ist. Der Verlauf des Darms ist ein ähnlicher wie bei der Anneliden-Trochophora. Der Bau des Excretionsystems spricht ebenfalls für eine Verwandtschaft mit Trochophora-ähnlichen Formen. Die Excretionscanäle der Rotatorien beginnen mit blindgeschlossenen Wimpertrichtern in der Leibeshöhle und, Gleiches soll auch bei der Trochophora der Fall sein. Es sind bei den Rotatorien zwei Stämme des Excretionsystems vorhanden, welche bei den mit den Rotatorien verwandten Gastrotreichen durch zwei ventrale Oeffnungen nach aussen münden (ZELINKA, No. 12), so dass dieses Organ dadurch noch mehr Aehnlichkeit mit der sog. Kopfniere, dem Excretionssystem der Trochophora ge-

winnt, denn auch die beiden Kopfnieren münden direct und getrennt von einander nach aussen (vgl. pag. 175). Die Uebereinstimmung der Rotatorien mit der Trochophora wurde besonders von HATSCHEK vertreten (No. 1), dem sich neuere Bearbeiter der Rotatorien wie PLATE und ZELINKA in der Hauptsache anschliessen (No. 3, 4, 11 u. 12).

Gegen die soeben kurz angedeuteten Beziehungen der Rotatorien zu den Anneliden oder deren Stammform wendet sich TESSIN, weil ihm infolge der Entstehung des Räderorgans aus der Mundeinstülpung und der Lage des Gehirns ausserhalb des vom Räderorgan umzogenen Gebiets eine Vergleichung des Räderorgans mit den Wimperringen der Trochophoralarve nicht zulässig scheint. TESSIN sucht eher Beziehungen zu den Turbellarien, veranlasst durch die Lappenbildungen am Embryo. Hinfällig dürfte sein Vergleich des Schwanzanhangs der Rotatorien mit dem Postabdomen der Crustaceen sein, welchen er darauf stützt, dass sich ein Fortsatz des Entoderms in den Schwanz erstrecken soll. Diess weist vielleicht darauf hin, dass den Rotatorien die Tendenz zukommt, sich mehr in die Länge zu strecken. Wir möchten hier an das Auswachsen der Trochophoralarve in den Wurm erinnern. — Beziehungen der Rotatorien zu den Arthropoden sind übrigens auch in Formen wie *Hexarthra polypæra* gefunden worden, worauf neuerdings von PLATE (No. 4) hingewiesen wird. Dieses merkwürdige von SCHMARDA entdeckte Räderthier besitzt an der Bauchseite drei Paare mit Borsten besetzter beweglicher Anhänge, welche wie Extremitäten erscheinen und ihm beinahe das Aussehen eines Nauplius verleihen. Bei den engen Beziehungen der Rotatorien zu der Trochophora wird man hierbei gewiss nicht an eine Ableitung der Rotatorien von den Arthropoden und speciell Crustaceen denken, wohl aber ist es von Interesse zu sehen, wie Trochophora-ähnliche Wesen sich nach der Richtung des Arthropoden-Typus verändern können, sei es auch nur in ihrer äusseren Gestaltung.

Noch weniger berechtigt als eine directe Vergleichung des Schwanzanhangs (Fusses) der Rotatorien mit dem Abdomen der Crustaceen ist eine solche mit dem Fuss der Mollusken, wie sie von verschiedener Seite versucht wurde, hauptsächlich basirend auf die Lage beider Organe zwischen Mund und After, welche besonders an Embryonen und Larven deutlich zum Ausdruck kommt.

### Litteratur.

1. Hatschek, B. *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden.* Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878.
2. Joliet, L. *Monographie des Mécicertes.* Arch. Zool. exp. et gén. 2e sér. T. 1. 1883.
3. Plate, L. *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien.* Jen. Zeitschr. 19. Bd. 1886.
4. Plate, L. *Ueber die Rotatorienfauna des baltischen Meerbusens.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1889.
5. Salensky, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Braehionus ureolaris.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.
6. Schmarda, L. *Zur Naturgeschichte Aegyptens.* Denksch. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Klasse. 7. Bd. 1854.
7. Semper, C. *Zoologische Aphorismen. Trochosphaera aequatorialis, das Kuglräderthier der Philippinen.* Ebenda. 22. Bd. 1872.
8. Tessin, G. *Ueber Eibildung und Entwicklung der Rotatorien.* Ebenda. 44. Bd. 1886.
9. Weismann u. Ischikawa. *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern.* Ber. der Naturf. Gesellsch. Freiburg i. Br. 3. Bd. 1887.
10. Zacharias, O. *Ueber Fortpflanzung von Rotifer vulgaris.* Zeitschr. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.
11. Zelinka, C. *Studien über Räderthiere II.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.
12. Zelinka, C. *Die Gastrotrichen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1889.

## X. Capitel.

# ANNELIDEN.

### I. Chätopoden und Archianneliden.

Die beiden Haupt-Abtheilungen der Chätopoden verhalten sich verschieden bezüglich ihrer Entwicklung, insofern dieselbe bei den Polychäten im Allgemeinen eine indirecte, durch frei schwärmende Larven vermittelte ist, während sie bei den Oligochäten bedeutend abgekürzt erscheint, und freie Larvenformen hier fehlen. Wie die Polychäten verhalten sich auch die Archianneliden.

#### 1. Entwicklung durch frei schwärmende Larven.

(Polychäten und Archianneliden.)

Im Allgemeinen entwickeln sich die Polychäten aus frei schwärmenden, mit Wimperkränzen versehenen Larven. Nur wenige Formen bringen lebendige Junge hervor. So ist es der Fall bei *Eunice sanguinea*, *Syllis vivipara* und bei einem *Cirratulus*, bei denen sich die Eier entweder in der Leibeshöhle oder in der Höhlung eines zum Uterus gewordenen Segmentalorgans entwickeln. Auch eine Art von Brutpflege findet bei manchen Formen statt, indem sich z. B. bei *Autolytus cornutus* durch Auftreibung der Körperhaut an der Bauchfläche ein umfangreicher Sack ausbildet, in welchem die Eier zur Entwicklung gelangen. *Polynoë cirrata* führt die Eier zu einer gemeinsamen Masse verklebt auf der Rückenfläche unter den Rückenschuppen mit sich. Aehnlich verhält sich *Grubea limbata*, bei deren Weibchen zur Zeit der Geschlechtsreife der ganze Rücken dicht mit Eiern besetzt erscheint, während *Exogone gemmifera* und *Sphaerosyllis pirifera* ihre Eier an der Bauchseite, nämlich an den ventralen Cirren tragen (VIGUIER, No. 46). Bei *Spirorbis Pagenstecheri* erweitert sich der Tentakel, welcher den Deckel der Röhre trägt, und dient so als Brutraum, bei *Spirorbis spirillum* hingegen werden die Eier in das Innere der Röhre abgelegt und finden sich hier zwischen ihr und der Körperwand. Aehnlich verhält sich die Brutpflege in der Gattung *Capitella*, bei welcher man die Eier mosaikartig an der Innenfläche der Röhre festgeklebt findet. Andere Röhrenwürmer befestigen die Eier aussen an ihrem Gehäuse; so bilden die von schleimiger Masse umhüllten Eier bei *Sabella lucullaria* einen dicken Ring um die Wohnröhre des Mutterthiers. Manche Polychäten setzen ihren Laich

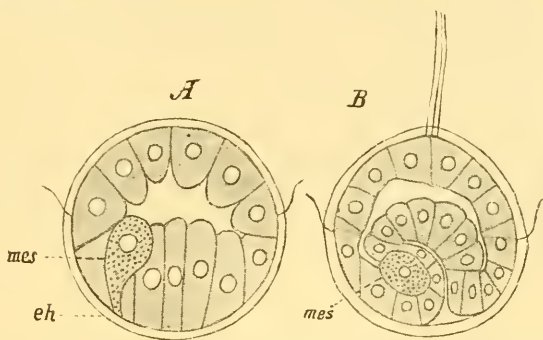


in Form grosser gallertiger Packete oder Klumpen ab (*Aricia*, *Psygmorebranchus*), andere entlassen die Eier ohne weiteren Schutz als die Eihaut ins Seewasser (*Eupomatus*, *Pomatoceros* u. a., so auch *Polygordius*). Bei solchen Formen liess sich die künstliche Befruchtung mit Erfolg anwenden.

Die Furchung ist eine inäquale, kann aber bei einigen Formen dem äqualen Typus sehr nahe kommen (*Pomatoceros* nach v. DRASCHE). In letzterem Falle liefert sie eine Cöloblastula, deren Entodermtheil sich schon durch stärkere Verdickung auszeichnen kann (*Sabellaria*, *Aricia*), oder es bildet sich eine epibolische Gastrula (*Nereis*, *Psygmorebranchus*). Die Polychäten, welche nach dieser Richtung durch HATSCHKE, GOETTE, v. DRASCHE, SALENSKY und andere Forscher untersucht wurden, bieten alle Uebergänge zwischen den verschiedenen Furchungstypen, und dementsprechend bewegt sich auch die Form der Gastrula zwischen einer typischen Invagination bis zu einer epibolischen

**Fig. 117.** *A* und *B*  
Blastula und Gastrula-  
stadium von *Eupomatus*  
*uncinatus* (nach HAT-  
SCHEK).

*eh* Eihaut, *mes* die  
eine der beiden Mesoderm-  
zellen.



Gastrula. Bei *Terebella Meckelii* z. B. finden wir eine Blastula mit einseitig verdickter Wand, deren Hölilung alsbald von den eindringenden Makromeren erfüllt wird, so dass wir nunmehr eine sog. Sterrogastrula vor uns haben (SALENSKY).

Um ein Beispiel von der Embryonalentwicklung eines Polychäten zu geben, greifen wir die von *Eupomatus* (nach HATSCHKE) heraus. Das kugelförmige Ei wird durch die ersten beiden meridionalen und die folgende äquatoriale Theilebene in 8 Blastomeren von ziemlich gleichem Umfang zerlegt. Bald aber verlaufen die Theilungen am animalen Pol rascher als am vegetativen, und so bleiben die Blastomeren am letzteren umfangreicher. Es resultirt eine Blastula, an welcher schon die Zellen differenzirt erscheinen, aus denen die drei Keimblätter hervorgehen (Fig. 117 *A*). Die obere aus kleineren Zellen bestehende Halbkugel liefert das Ectoderm, die untere zum grössten Theil das Entoderm, doch haben sich hier schon früh zwei Zellen von den übrigen dadurch ausgezeichnet, dass sie eine mehr sphärische Form annehmen; sie liefern das Mesoderm und werden von HATSCHKE als Urmesodermzellen bezeichnet (Fig. 117). Die Gegend, wo sie liegen, entspricht dem analen Ende der Larve. Schon auf diesem Stadium tritt ein zarter äquatorialer Wimperkranz auf, der spätere präorale Wimperkranz der Larve. Bald nachher kommt der Wimperschopf am Scheitel der Larve zum Vorschein (Fig. 117 *B*). Die Wimpern durchbohren die Eihaut, welche demnach wohl aus einer weichen Masse besteht.

Das fernere Verhalten der Eihaut ist insofern eigenthümlicher Natur, als sie nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener Autoren vorläufig

erhalten bleibt, mit dem Wachstum der Larve ebenfalls an Umfang zunimmt und sich so zu einer provisorischen Cuticula-ähnlichen Hülle gestaltet, (HATSCHKE No. 20), die wohl später vom Ectoderm aus durch die definitive Cuticula ersetzt wird. So geht hier der Embryo direct in die Larve über.

Nunmehr stülpt sich der Entodermtheil der Blastula ein. Zugleich sind die beiden Urmesodermzellen ins Innere gerückt, indem sie sich aus dem Zusammenhang der übrigen Zellen lösten. In den seitlichen Ansichten der Fig. 117 *A* u. *B* ist immer nur eine der beiden Zellen zu erkennen. Es sei gleich hier erwähnt, dass sie sich später theilen (Fig. 118). Von den neu entstandenen Zellen unterscheiden sich die beiden Stammzellen noch immer durch ihren grösseren Umfang. HATSCHKE nennt sie die beiden Polzellen des Mesoderms. Sie liegen am Ende der beiden durch die Zellvermehrung gebildeten Mesodermstreifen. — In der weiteren Entwicklung der Larve krümmt sich der Darm nach der analen Seite zu, um in späteren Stadien der Entwicklung mit der anfangs wenig umfangreichen Einsenkung des Ectoderms zu verschmelzen, welche den Enddarm und After liefert (Fig. 118). Schon einige Zeit vor Ablauf dieser Vorgänge hatte sich der Blastoporus bedeutend verengert. Er bildete einen Spalt, der sich (von hinten nach vorn) schloss und nur noch vorn eine kleine Oeffnung übrig liess. An diesem letzten Rest des Blastoporus senkt sich das Ectoderm ins Innere ein und bildet den Oesophagus. Darauf folgt als eine Erweiterung der Magen der Larve und auf diesen der Dün- und Enddarm (Fig. 118 *B*).

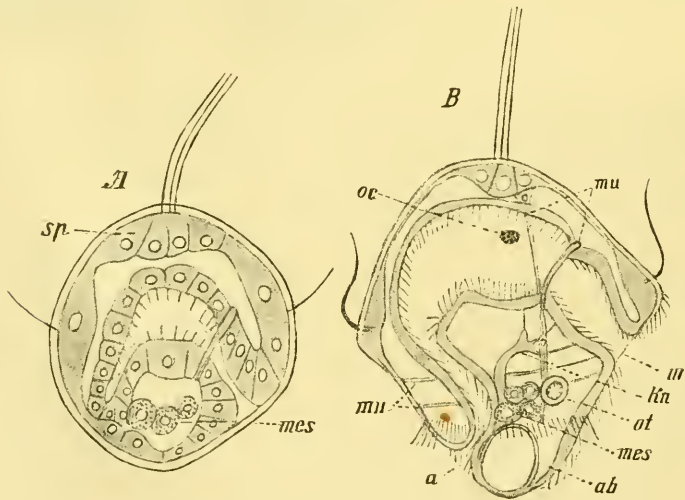


Fig. 118. *A* und *B* Trochophora von *Eupomatus ucinatus* in jüngerem und älterem Entwicklungsstadium (nach HATSCHKE).

*a* Afteröffnung, *ab* Anablase, *kn* Kopfmicro, *m* Mundöffnung, *mes* Mesodermstreifen, *mu* Muskeln, *oc* Augenfleck, *ot* Hörbläschen, *sp* Scheitelplatte.

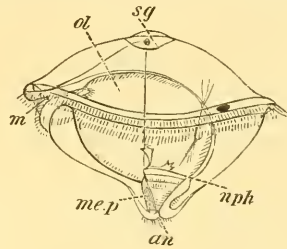
Weniger einfach vollzieht sich die Bildung des Darmes in den Fällen, wenn die Gastrulation eine epibolische war und das Entoderm zunächst eine compacte Masse von Zellen darstellt. Erst ganz allmählich gestaltet sich dann die Darmwand, löst sich von der centralen Dottermasse ab und ver-

bindet sich endlich im Vorder- und Enddarm mit dem Ectoderm (vgl. die Figuren 128 *A* und *B*, pag. 185 von *Psygmodbranchus*).

**Trochophora.** Schon während der Gastrulation erhoben sich die Embryonen vom Grunde und begaben sich mit Hilfe ihres Flimmerapparates an die Oberfläche des Wassers. Zugleich mit den geschilderten inneren Veränderungen haben sich auch solche am äusseren Körper vollzogen, der sich in seinem oberen Theil glockenförmig gestaltete, während der untere Abschnitt mehr konisch zuläuft (Fig. 118 *B* u. 119). Um die weiteste Peripherie zieht sich der vor dem Mund gelegene Wimperkranz. Damit ist das von RAY LANĠESTER als *Trochosphaera*, mit HATSCHEK <sup>K/</sup> jetzt aber wohl allgemein als *Trochophora* bezeichnete Larvenstadium erreicht. Ausser den schon erwähnten Organen: Wimperkranz, Darm- und Mesodermstreifen fallen an der *Trochophora* noch weitere ins Auge. Eine Ectodermverdickung am oberen Pol, welche den Wimperkranz trägt, falls ein solcher vorhanden ist, bezeichnet man als Scheitelplatte; sie stellt die Anlage des oberen Schlundganglions dar (Fig. 118 u. 119). Eine ähnliche Verdickung bilden auch die Zellen

**Fig. 119.** Larve von *Polygordius* (nach HATSCHEK aus BALFOUR'S Handbuch).

*an* Afteröffnung, *m* Mundöffnung, *me.p* Mesodermstreifen, *nph* Kopfniere, *ol* Magen, *sg* Scheitelplatte.



des präoralen Wimperkranzes. Dieselben können aus mehreren aufeinander folgenden Zellenreihen bestehen, und zwischen oder unter sie lagert sich ein Ring feiner Nervenfasern, der mit Ganglienzellen in Verbindung steht und von seinem Entdecker KLEINENBERG als Centralnervensystem der Larve gedeutet wird. An der Basis der Wimperzellen liegt nach KLEINENBERG auch ein Ring von Muskelzellen, der, wie der Wimperkranz selbst, bei der Bewegung der Larve zur Verwendung kommt. Ausserdem durchziehen noch verschiedene Muskelfäden das Innere des Körpers; so verlaufen einige von der Scheitelplatte nach dem Magen hin, andre finden sich im unteren Theil des Körpers, und einer umschliesst den Darm, da wo der Magen mit dem Oesophagus zusammenhängt (Fig. 118 *B*). Diese Muskelzellen haben sich von den Mesodermstreifen abgelöst (HATSCHEK). Von letzteren aus entsteht auch die sog. Kopfniere, das paarige Excretionsorgan, und zwar aus wenigen neben der Polzelle gelegenen Zellen, die sich stark in die Länge strecken und aushöhlen. Dann reicht die Kopfniere von den Polzellen, also von der Nähe des Afters aus bis zum Oesophagus (Fig. 118 *B*, *kn*). Sie besteht aus einem wimpernden Canal, der sich verzweigen kann (so bei *Polygordius*), und einer oder mehreren trichterförmigen Endigungen (Fig. 119 *nph* u. 120 *kn*). Diese münden nicht frei in das Blastocöl, sondern sollen blind geschlossen sein (FRAIPONT) und in dieser Beziehung also mehr dem Excretionssystem der Plathelminthen und Rotatorien gleichen. Die Stelle, wo sich jede der beiden Kopfnieren nach aussen öffnet, ist aus den Figuren 120 *A* u. *B* ersichtlich.

Von Ectodermgebilden sind als wichtig an der Larve noch hervorzuheben, einmal der Augenfleck, aus einer Pigmentanhäufung be-

stehend, welche bei der *Eupomatus*larve in einer Zelle der Scheitelgegend und zwar asymmetrisch an der rechten Seite gelegen ist (Fig. 118 *B, oc*). Sinnesorgane stellen auch die beiden Ectodermbläschen dar, welche symmetrisch am hinteren Abschnitt des Körpers aus je einer Ectodermzelle entstehen (HATSCHKE). Sie sind mit feinen starren Härchen versehen, die in ihr Lumen hineinragen, und stark lichtbrechende Concremente finden sich im Innern. Dadurch geben sie sich als Otolithenbläschen zu erkennen (Fig. 118 *B, ot*). — Die weite Blase, welche man in der Fig. 118 *B* am hinteren Ende der Larve gelegen sieht, entsteht durch Erweiterung einer Ectodermzelle. Eine wichtige Bedeutung scheint dieser Anallase nicht zuzukommen. — Bei *Eupomatus* entwickelt sich am hinteren Körperabschnitt noch ein perianaler Wimperkranz (Fig. 118 *B*), der vielen anderen Annelidenlarven fehlt. Ausserdem kommt an der Ventralseite eine vom Mund aus nach hinten ziehende Bewimperung hinzu, die adorale Wimperzone (Fig. 118 *B* u. 128 *A*, pag. 185).

Die Umwandlung der Trochophoralarve in den ausgebildeten Wurm verfolgen wir an *Polygordius*, bei welcher Form sie in besonders klarer Weise verläuft. Die *Polygordius*larve wurde von LOVÉN zuerst aufgefunden und für die eines borstentragenden Wurms gehalten. ANT. SCHNEIDER wies nach, dass die LOVÉN'sche Larve zu *Polygordius* gehört. Sie hat die Form einer typischen Trochophora (Fig. 119). Der Wimperapparat, welcher die weiteste Peripherie der Larve umzieht, setzt sich aus einem vor und einem hinter dem Mund gelegenen Reifen zusammen. Der präorale Reifen besteht aus einer doppelten, der postorale aus einer einfachen Reihe von Wimpern. Ein dritter, der perianale Wimperkranz, der aber erst in späteren Stadien der Entwicklung zur Ausbildung gelangt, tritt am hinteren Ende der Larve auf (Fig. 120 *B*). Die besonders von HATSCHKE in eingehender Weise studirte Entwicklung der Trochophora zum fertigen Wurm besteht vor Allem in einem Auswachsen ihres hinteren Körperabschnittes und allmählicher Reduction des vorderen Körpertheils.

Zunächst macht sich an der Larve eine Segmentirung bemerkbar (Fig. 120 *A*), die in einer auffallenden Veränderung der beiden Mesodermstreifen beruht. Die Mesodermstreifen, welche anfangs nur aus wenigen Zellen bestanden, sind durch rege Zellvermehrung weit ansehnlicher geworden. Jeder von ihnen sondert sich in zwei Zellschichten (Fig. 133 *A—C*, pag. 192) und verbreitert sich gegen die Bauch- und Rückenlinie zu. Sodann tritt von vornher eine Gliederung an ihnen auf (Fig. 120 *A*), und zugleich heben sich die beiden Blätter des Streifens von einander ab, indem in jedem Glied eine Höhlung entsteht. So kommen die Ursegmente zu Stande, deren Aussen- und Innenwand in jedem Segment des Wurmes zum somatischen und splanchnischen Blatt des Mesoderms wird und deren aneinander stossende Wände die Segmentabgrenzungen (Dissepimente) des Wurmkörpers bilden<sup>1</sup>). Da zu jedem Segment desselben zwei Ursegmente gehören, so stossen diese in der Mittellinie der Bauch- und Rückenfläche zusammen und bilden dort ein ventrales und dorsales Mesenterium (Fig. 133 *C*, pag. 192). In den Figuren 120 *A* u. *B*, den seitlichen Ansichten der Larven, erkennt man die Ursegmente bereits in Form einer inneren Gliederung der Larve. Die vordersten Ursegmente sind die ältesten, die hinteren jünger. Man sieht den

<sup>1</sup>) Diese Verhältnisse finden eine eingehendere Darstellung bei Besprechung der Leibeshöhlenbildung (vgl. pag. 192).

Körper bereits bedeutend nach hinten auswachsen, ohne dass der Kopfabschnitt vorläufig an Umfang verliert. An ihm treten auf der Scheitelplatte die beiden jetzt noch sehr kleinen, bewimperten Tentakel auf (Fig. 120 B). Der anfangs sackförmige Mitteldarm hat sich mit dem Körper in die Länge gestreckt und ist nunmehr cylindrisch geformt. Ganz am Hinterende des Körpers, kurz vor dem After, erscheint der hintere Wimperkranz (Fig. 120 B).

Während der hintere Körperteil der Larve immer mehr aus der früher konischen in die

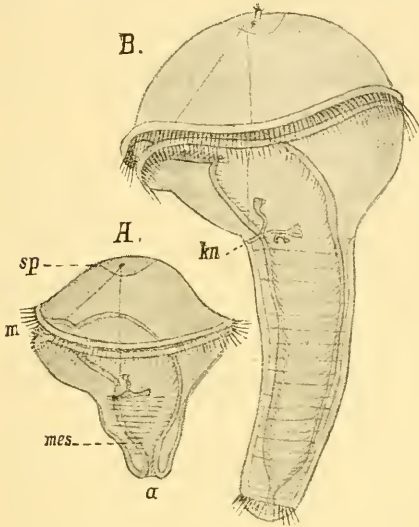


Fig. 120. A u. B Larven von *Polygordius* (nach HATSCHKE).

a After, m Mundöffnung, kn Kopfnriere, mes Mesodermstreifen, sp Scheitelplatte.

cylindrische Form übergeht, erreicht der Kopfabschnitt erst seinen grössten Umfang, der dann aber bald zurückgeht. Die Umwandlung der umfangreichen Kopfblase zu dem schlanken Kopfzapfen des Wurmes ist bedingt durch die Verdickung und das kegelförmige Auswachsen der Scheitelplatte (Fig. 121 A), sowie durch die Zusammenziehung der Wand des Kopfes überhaupt. Die vorher flachen Zellen verdicken sich bedeutend, wodurch der Umfang des ganzen Kopfes verringert wird. Derselbe ist gegenüber dem Rumpf nur noch wenig umfangreich. Die Scheitelplatte ist kegelförmig vorgewachsen. Die Augen treten deutlicher hervor als bei der Larve. Im Rumpf haben die Ursegmente an Zahl zugenommen und die Gliederung des Körpers noch deutlicher zum Ausdruck gebracht, indem sie sich mehr ausweiteten und sich der Darm- sowie Körperwand dichter anlegten. Am hinteren Rumpfabschnitt sind sie noch weniger deutlich ausgeprägt. Weit mehr ist diess bereits der Fall in dem letzten Entwicklungsstadium (Fig. 121 B), welches wir zur Betrachtung heranziehen. Dort bringen auch die segment-

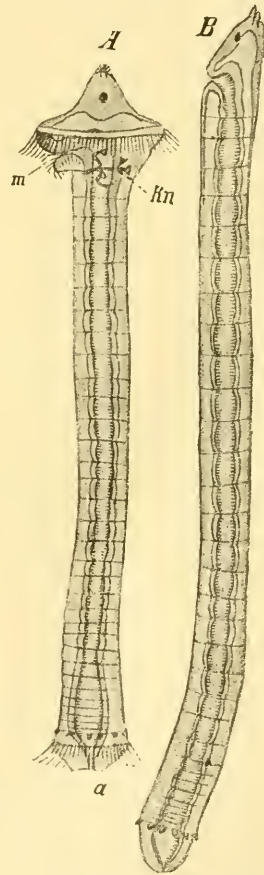


Fig. 121. A u. B Larven von *Polygordius* (nach HATSCHKE).

a After-, m Mundöffnung, kn Kopfnriere.

weisen Einschnürungen des Darmes noch deutlicher die Gliederung zum Ausdruck. Die Kopfblase, sowie der Wimperapparat, ist in diesem Stadium schon ganz geschwunden, und wir haben bereits in den Hauptzügen den fertigen Wurm vor uns, wenn derselbe auch noch nicht seine völlige Ausbildung erreicht hat. Der Wurm giebt die Lebensweise der Larve auf, welche letztere lothrecht im Wasser schwebt, und bequemt sich einer kriechenden Fortbewegung an. Die Würzchen, welche über den nun ebenfalls geschwundenen hinteren Wimperkranz auftreten (Fig. 121), dienen dem Wurm zum Anheften.

**Die verschiedenen Larvenformen.** Das Beispiel von *Polygordius* wurde gewählt, weil es in besonders instructiver Weise den Uebergang der Larve in den Wurm erkennen lässt, doch zeigt es insofern nicht das gewöhnliche Verhalten der *Trochophoral*larven, als deren vorderer glockenförmiger Theil in den meisten Fällen nicht so lange unverändert erhalten bleibt. Zuneist überwiegt er auch nicht in so bedeutendem Maasse über den Rumpf, sondern tritt bald gegen diesen zurück. Indem die typische Form der *Trochophora* bei manchen Larven nicht so stark zum Ausdruck kommt, dagegen die Segmentirung des Wurmkörpers schon früh an ihnen hervortritt, machen sich mannigfache Abweichungen von der *Trochophora*form geltend. Die Annelidenlarven sind sehr verschieden gestaltet, indem sie zum Theil durch das frühzeitige Auftreten der Segmentirung auf phylogenetisch jüngerem Stadium sich befinden, als die *Trochophora*, zum andern Theil zwar auf gleicher Stufe mit ihr stehen, dann aber durch das Auftreten verschiedenartiger Locomotionsorgane und anderweitiger äusserer Gestaltsveränderungen modificirt sein können. Der Hauptunterschied der Larven liegt darin, ob sie segmentirt sind oder nicht, wobei die Segmentirung der ganzen Larve und nicht die erst bei der Verwandlung erworbene Gliederung des Rumpfabschnittes in Betracht kommt. Freilich wird auch dieser Unterschied nicht hoch anzuschlagen sein, indem die segmentirten Formen ontogenetisch ebenfalls ein ungegliedertes Stadium durchlaufen müssen. Gewöhnlich hat man die Annelidenlarven nach der Vertheilung ihrer Wimpern unterschieden, und zwar in *Atrochae*, wenn ein Wimperkranz fehlt, in *Monotrochae* mit einem präoralen Wimperkranz, zu welchem wie auch bei den *Telotrochen* ein direct hinter dem Mund gelegener posteriorer Kranz hinzukommen kann, in *Telotrochae* mit einem vorderen und hinteren (perianalen) Wimperkranz, in *Mesotrochae*, bei denen der Wimperkranz in der Mitte des Körpers gelegen ist, und endlich in *Polytrochae*, welche eine grössere oder geringere Anzahl von Wimperkränzen besitzen und infolgedessen schon frühzeitig eine Gliederung des Körpers erkennen lassen. Die Wimperkränze der *Polytrochae* können entweder geschlossene Ringe oder nur Halbringe darstellen. Im letzteren Falle unterscheidet man wieder, je nach deren Lage an der Rücken- oder Bauchfläche, *Nototrochae* und *Gasterotrochae*. Von *Amphitrochae* spricht man dann, wenn dorsale und ventrale Halbringe mit einander abwechseln. Diese Eintheilung wurde von den verschiedenen Forschern zur Unterscheidung der Larven benutzt, doch heben *CLAPARÈDE* und *METSCHNIKOFF*, denen wir die eingehendste Kenntniss der Annelidenlarven verdanken, selbst hervor, wie die angeführten Merkmale keinen höheren morphologischen Werth besitzen, da in derselben Familie, ja in derselben Gattung Larven vorkommen, welche verschiedenen der genannten Typen angehören. Die Unterschiede in der Gestaltung sind jedenfalls auf Verschiedenheiten in der Lebens-

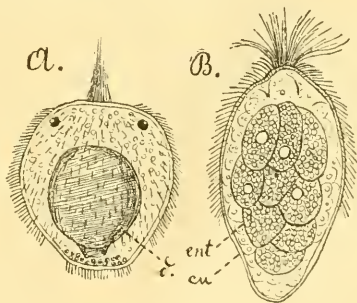
weise zurückzuführen. Abweichungen bezüglich der Ausbildung des Locomotionsapparates, d. h. also in der Vertheilung und Stärke der Bewimperung, werden sich leicht ergeben, wenn die Larven nahe verwandter Formen eine verschiedenartige Lebensweise annehmen, wie diess thatsächlich der Fall ist. Man kennt *Terebellalarven* (*Terebella conchilega*), welche den *Nototrochen* zugerechnet werden müssen, während andere Angehörige dieser Gattung der Wimperringe völlig entbehren (*Terebella Meckelii*). Die ersteren sind gute Schwimmer und leben pelagisch, die letzteren hingegen entfernen sich niemals weit von den Eierhaufen, aus denen sie hervorgingen, oder bilden sich sogar innerhalb von dessen Gallerte zum jungen Wurm aus.

Wichtig für die Auffassung der Annelidenlarven dürfte das Vorhandensein oder Fehlen des präoralen Wimperkranzes sein, weil (nach KLEINENBERG) allein diesem ein Ringnerv zukommt, der allen sonst noch auftretenden Wimperkränzen, mit Ausnahme des zu ihm in inniger Beziehung stehenden sog. postoralen Wimperkranzes fehlen soll. Auch wo hintere Wimperkränze ohne das Vorhandensein eines vorderen auftreten, wie bei den *Mesotrochen*, soll denselben ein Ringnerv nicht zukommen. Doch sind diese Verhältnisse noch zu wenig untersucht, um auf sie eine Unterscheidung der Larven begründen zu können.

Aus der Menge der verschiedengestaltigen Annelidenlarven können hier nur einige der besonders charakteristischen Formen herausgehoben werden. Betrachten wir zuerst die unsegmentirten Larven.

Die am einfachsten gestalteten Larven der Anneliden sind jedenfalls diejenigen, deren Körper mit einem gleichmässigen Wimperkleide bedeckt ist, und die höchstens am vorderen Körper einen zum Steuern dienenden Wimperschopf besitzen (*Atrochae*, Fig. 122 *A* u. *B*).

**Fig. 122.** *A* u. *B* Sog. atroche Annelidenlarven. *A* von *Lumbriconereis* (?) (nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF). *B* Larve von *Sternaspis scutata* (nach VEJDOVSKY).  
cu Cuticula, d Darm, ent Entoderm.



*Atroche* Larven beschreiben CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF von *Lumbriconereis* (?) und VEJDOVSKY von *Sternaspis*.<sup>1)</sup> Beide Larven sind anfangs kugelförmig und strecken sich später in die Länge (Fig. 122 *B*). Die ersteren besitzen Augenflecke, welche den letzteren fehlen. Eine Differenzierung in der Bewimperung tritt allerdings auch bei diesen Larven schon ein, indem bei *Lumbriconereis* gegen das Vorder- und Hinterende des Körpers eine schmale Zone von Wimpern freibleibt und bei *Sternaspis* das ganze Hinterende unbewimpert ist (Fig. 122 *A* u. *B*). Im Innern erkennt man bei der ersteren Form die sackförmige Anlage des Verdauungstractus,

<sup>1)</sup> *Sternaspis* ist zu den Echiuriden in Beziehung gebracht worden, doch spricht sich bei dieser mit Borsten ausgerüsteten Form sowohl äusserlich am Körper, wie auch innerlich in Bezug auf die Anordnung der Muskulatur und Blutgefässe, eine so deutliche Segmentirung aus (RIETSCH), dass diese allerdings recht abweichende Annelidengruppe doch den Chätopoden zugerechnet werden muss.

bei der letzteren dagegen nur eine aus grossen Entodermzellen gebildete compacte Masse. Jene geht dadurch ihrer weiteren Ausbildung entgegen, dass am Hinterende paarweise Borsten auftreten und dadurch die Segmentierung zum Ausdruck kommt. Gleichzeitig beginnt die Rückbildung der Wimperung. Bei *Sternaspis* verschwindet die gesammte Wimperung des Körpers, und die Larve lebt in diesem nackten Zustande noch eine Zeit lang, ohne dass die Gliederung des Körpers schon zu bemerken wäre. (VEJDOVSKY, RIETSCH.) Ihre Weiterentwicklung wurde des Genaueren nicht verfolgt.

Ob man es bei den gleichmässig bewimperten Larven mit phylogenetisch älteren Stadien zu thun hat, als sie durch die *Trochophora* repräsentirt werden, ist schwer zu sagen. Die unvollständige Ausbildung des Darmkanals, zumal bei der Larve von *Sternaspis* und auch die weitere Entwicklung dieser Form lässt sie eher als abgeleitet erscheinen. Wenn sich bei *Lumbriconereis* in späteren Stadien die Wimpern in einer vorderen und hinteren Region anordnen, so ist diese Vertheilung allerdings eine zu wenig distincte, um sie auf den vorderen und hinteren Wimperkranz der *Trochophora* zu beziehen.

Obwohl wir keine Berechtigung haben, die betrachteten atrochen Larven als ursprüngliche Formen anzusehen, so scheint doch aus der Entwicklung eines anderen Anneliden zu folgen, dass die mit Wimperkränzen versehenen Larven das Folgestadium von atrochen Formen darstellen. Bei *Terebella Meckelii*, die von MILNE EDWARDS, CLAPAREDE und METSCHNIKOFF, sowie später von SALENSKY untersucht wurde, geht aus einer anfangs ziemlich gleichartig bewimperten Larve eine solche mit präoralem und perianalem Wimperkranz hervor, die sich im Wesentlichen auf dem Stadium der *Trochophora* befindet.

Die jungen Larven von *Terebella Meckelii* sind kugelförmig, strecken sich dann ein wenig in die Länge und überziehen sich mit einer gleichmässigen Bewimperung, die nur den kleinen vor den Augen gelegenen Theil des Vorderkörpers frei lässt. Später werden sie birnförmig, und nun bedecken die Wimpern nur noch den umfangreichen vorderen Theil des Körpers, während der hintere von ihnen frei ist. Erst im weiteren Verlauf der Entwicklung tritt an ihm wieder ein perianaler Wimperreife auf. In diesem Stadium ähnelt sie der vorher beschriebenen Larve von *Lumbriconereis*. Allmählich beschränkt sich die Bewimperung auf einen präoralen und perianalen Wimperkranz, sowie eine ventrale Wimperrinne (SALENSKY). Zwar ist die äussere Form der Larve nicht diejenige einer typischen *Trochophora*, indem deren Glocke hier wenig umfangreich erscheint, doch hält uns nichts ab, sie mit einer solchen zu vergleichen, die bereits ihre Umwandlung in den Wurm beginnt. Vor dem Mund liegt der präorale Wimperkranz; der Darm hat die gewöhnliche Gestaltung; am hinteren Ende in der Umgebung des Afters findet sich der perianale Wimperkranz. — Ungefähr in der Mitte zwischen vorderem und hinterem Wimperkranz treten die Andeutungen der ersten beiden Segmente auf, denen nach hinten zu bald weitere folgen. Aeusserlich machen sie sich durch das Entstehen von Höckern bemerkbar, die mit Borsten besetzt sind. Der Wurm wächst in die Länge; Ausstülpungen an seinem Vorderende bilden die Tentakel; er scheidet die Röhre aus und setzt sich fest.

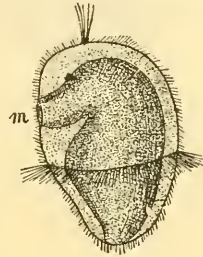
Aus gleichmässig bewimperten Embryonen gehen auch die als *Mesotrochae* bezeichneten Larven der *Chaetopteriden* hervor. Bei *Chaetopterus pergamentaceus* bildet sich an der zuerst gleichmässig bewimperten Larve ein Schopf stärkerer Wimpern am



Vorderende und allmählich ein ungefähr die Mitte des Körpers umgürtender Wimperring aus (Fig. 123). Das Innere der Larve ist von dem weiten sackförmigen Darmcanal ziemlich ausgefüllt. Aehnlich verhält sich die Larve von *Telepsavus costarum*, nur dass ihr der vordere

**Fig. 123.** Sog. mesotroche Larve von *Chaetopterus pergamentaceus* (nach WILSON).

m Mund.

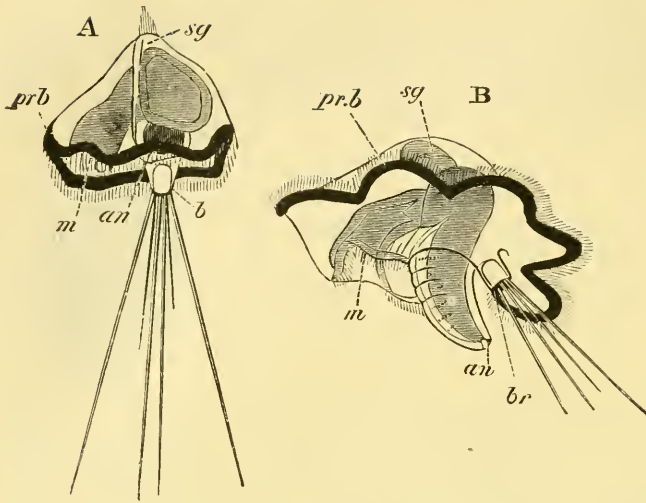


Wimperschopf fehlt. Stärkere Cilien am Vorderende weist dagegen auch die Larve von *Phyllochaetopterus socialis* auf. Dieselbe besitzt zwei Wimperkränze, die dem hinteren Körperende genähert sind. Ein präoraler Wimperkranz ist bei diesen Larven nicht vorhanden, und der mittlere lässt sich nicht ohne Weiteres mit dem perianalen Wimperkranz anderer Annelidenlarven vergleichen, da er nicht wie dieser am Hinterende gelegen ist, sondern zwischen ihm und dem Hinterende eine Anzahl von Segmenten auftritt. Der After lagert sich bei diesen Larven dorsal, indem nach hinten eine zipfelförmige Verlängerung an der Bauchfläche gebildet wird, welche übrigens auch bei polytrochen Larven wiederkehrt (vergl. Fig. 127).

Auffällig ist der Wimperschopf am Vorderende, den wir bei atrochen und mesotrochen Larven antrafen und an den auch die starken Cilien erinnern, welche sich am Kopfe mancher telotrochen und polytrochen Larven finden. Derartige Bewimperung des Scheitelfeldes tritt auch bei Turbellarien, Nemertinen und Molluskenlarven auf und hat vielleicht höhere Bedeutung als diejenige einer blossen sekundären Erwerbung, die allein mit der Lebensweise der Larven zusammenhinge. —

Scheinbar abweichende Larvenformen wie diejenige der *Mitraria* (Fig. 124 A u. B) sind auf die Trochophora zurückzuführen. *Mitraria* würde demnach zu den *Monotrochae* zu rechnen sein, bei denen nur ein präoraler, nicht aber ein perianaler Wimperkranz zur Ausbildung gelangt (vergl. die in Fig. 128, pag. 185, abgebildete Larve von *Psymbranchus*). *Monotrochae* und *Telotrochae* sind insofern nicht von einander zu trennen, als die Larven anfangs vielfach nur einen präoralen Wimperkranz besitzen, also monotroch sind und später erst ein perianaler Wimperkranz an ihnen zur Ausbildung gelangt, wodurch sie den Character der *Telotrochae* erhalten.

*Mitraria*, die von JOH. MÜLLER entdeckte und später von METSCHNIKOFF genauer untersuchte Annelidenlarve ist in ihren jüngeren Stadien leicht als eine Trochophora mit wohl entwickelter Glocke, aber stark reducirtem Hintertheil zu erkennen (Fig. 124 A). After und Mund sind einander infolge dieser Ausbildung stark genähert. Der Wimperkranz liegt vor dem Munde. Später wächst der hintere Körpertheil mehr aus, und der Wimperkranz, der sich mannigfach ausbuchtet, kommt dadurch mehr nach vorn zu liegen (Fig. 124 B). In dieser Figur ist schon die Anlage des Wurmes, der sich allmählich aus der *Mitraria* entwickelt, deutlich zu erkennen. An dem von dem Wimperkranz umgebenen unteren Felde sind bei der jungen



**Fig. 124.** *A* u. *B* Mitrarialarven (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch). *an* After, *b* u. *br* die seitlichen Höcker mit den provisorischen Borsten, *m* Mund, *prb* präoraler Wimperkranz, *sg* Scheitelplatte.

Larve zwei seitliche Höcker zu erkennen, welche lange Borsten tragen. Bei der älteren Larve sieht man sie dorsal gelegen. — Die Umwandlung der Larve in den Röhrenwurm besteht darin, dass der segmentirte hintere Theil stark wächst, der Haupttheil der Mitraria aber mitsamt seinen Lappen und borstentragenden Höckern rückgebildet wird. Dabei sinkt die Larve zu Boden, sondert die Röhre aus und setzt sich fest.



**Fig. 125.** Larve von *Nerine*, (nach ALEX. AGASSIZ aus BALFOUR's Handbuch).

In *Mitraria* lernten wir eine Larve kennen, welche in Form langer Borsten provisorische Larvenanhänge besitzt, die auch sonst bei Annelidenlarven vorkommen.

Es finden sich Trochophoralarven, welche zu beiden Seiten des Körpers eine Anzahl langer gezählter Borsten aufweisen, so in den Gattungen *Sabellaria*, *Spio* u. a. Die Figuren 125 u. 126 zeigen in der Ausbildung schon weiter fortgeschrittene Larven mit reichlich entwickelten und zum Theil ausserordentlich langen provisorischen Borsten. Derartige Borsten treten bei ausgebildeten recenten Chätopoden nicht auf, finden sich dagegen bei fossilen Formen. Es ist die Vermuthung geäußert worden, sie möchten von ungliederten Vorfahren der jetzt lebenden Chätopoden ererbt sein. Diese Vermuthung schien dadurch unterstützt zu werden, dass sie sich



**Fig. 126.** Annelidenlarve mit provisorischen Borsten (nach ALEX. AGASSIZ aus BALFOUR's Handbuch).

zumeist an dem vorderen ungliederten Theil des Larvenkörpers finden (ALEX. AGASSIZ).

Polytrochae, segmentirte Larven im eigentlichen Sinne, sind diejenigen von *Ophryotrocha puerilis* (Fig. 127). Dieselben besitzen eine Anzahl von Segmenten, deren jedes mit einem Wimperkranz versehen ist. Am Vorder- und Hinterende des Körpers finden sich ausserdem stärkere Tasthaare. Der erste Wimperkranz gehört dem Kopfabschnitt der Larve an. An diesem liegt die Mundöffnung, welche in den mit einem Kieferapparat versehenen weiten Schlund führt. Der Darm verläuft gerade gestreckt nach hinten und mündet am Ende des letzten Segmentes nach aussen. Der After ist insofern dorsal gelegen, als das letzte Segment an der Bauchseite einen zipfförmigen Fortsatz besitzt (Fig. 127).

Die nächsten Entwicklungsstadien von *Ophryotrocha* bleiben der beschriebenen Larve ziemlich gleich, indem die Segmente, welche sich vor dem Aftersegment neu bilden, ebenfalls mit Wimperreifen versehen sind. Dann knospen aber an den Segmenten knopfförmig die Fussstummel hervor, und an ihnen gelangen die Borsten zur Ausbildung. Die Zahl der Segmente vermehrt sich bedeutend, doch bleibt dieser kleine Annelid, welcher nie über 2,5 mm lang wird, auf einer gewissermassen larvalen Stufe stehen, indem die Segmente zeitlebens ihren Wimperring bewahren. Am Kopf hat sich noch ein weiterer Wimperkranz gebildet, und es sind dort zwei kleine knopfförmige Fühler entstanden, welche lange Cilien tragen, ganz ebenso wie die beiden Cirren, welche neben dem unpaaren Fortsatz am Aftersegment hervorgetreten sind. Die beiden vordersten Segmente bleiben ohne Anhänge (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF).

Bei *Ophryotrocha* umziehen die Wimperringe das ganze Segment. Ebenso scheinen sie sich bei *Arenicola marina* zu verhalten, bei anderen Larven hingegen haben sie nur die Form von Halbringen und sind auf die Rücken- oder Bauchfläche beschränkt (*Nototrochae* und *Gasterotrochae*). *Nototroche* Larven besitzt z. B. *Terebella conchilega*; *gasterotroche* finden sich bei Angehörigen der Gattungen *Magelona*, *Nerine* und *Spio*. Wie in der Gattung *Terebella atroche* und *polytroche* Larven auftreten, so kommen in den beiden letztgenannten Gattungen neben *gasterotrochen* auch *amphitroche* Larven vor, d. h. solche, die ausser ventralen auch dorsale Halbringe aufweisen.

Die polytrochen Larven stellen zuweilen das Folgestadium anderer Larven dar. So gehen die von *Arenicola marina* aus Larven hervor, die anfangs *monotroch* waren und später *telotroch* wurden, bis sie schliesslich durch das Auftreten neuer Wimperringe zwischen den schon vorhandenen das Stadium einer polytrochen Larve annehmen (MAX SCHULTZE). Auch die echten polytrochen Larven, d. h. diejenigen, welche nur die Wimperkränze besitzen, aber noch nicht wie viele andere polytroche Larven die Borstanlagen und andere Theile des Wurmkörpers erkennen lassen, erscheinen als Folgestadium der *Trochophora*. So beobachteten wir ein ganz *Trochophora*-ähnliches Stadium, welches der polytrochen Larve einer *Ophryotrocha* vorausging. Dieses Verhalten bestätigt die Annahme, dass die segmentirten Formen als die

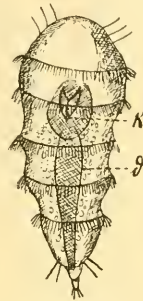


Fig. 127.  
Polytroche Larve von *Ophryotrocha puerilis* (nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF).  
a Darm, k Kiefer.

jüngeren, die unsegmentirten hingegen als die phylogenetisch älteren anzusehen sind.

Wie sich schon aus der Vielgestaltigkeit der Annelidenlarven entnehmen lässt, wird auch ihre Umgestaltung in den Wurm eine sehr verschiedenartige sein. Bei einigen Formen wurde dieselbe schon gelegentlich der Betrachtung der Larvenstadien kurz besprochen. Die Gliederung kann in verschiedener Weise am Larvenkörper zum Ausdruck kommen. In einigen Fällen streckt sich derselbe in die Länge und theilt sich in Segmente, während die Wimperkränze noch erhalten bleiben. Bei anderen Formen treten zuerst in paariger Anordnung nur die Borsten auf und deuten die Gliederung des Körpers an, oder es legen sich zugleich in Form von Höckern die Parapodien an. So findet man Larven, die noch ganz die Form der Trochophora bewahrt haben und doch schon die beiden seitlichen Reihen von Borsten oder Fussstummeln erkennen lassen. Anfangs sind nur wenig Segmente vorhanden, doch schieben sich hinten immer neue ein, und indem die Parapodien mehr und mehr ihre definitive Ausbildung erlangen, die larvalen Organe dagegen zurücktreten, nähert sich die Larve der Gestaltung des fertigen Thieres.

Die Segmentanhänge entstehen bei den verschiedenen Abtheilungen der Polychäten nicht in übereinstimmender Weise. Bei den Errantia gehen die dorsalen und ventralen Parapodien aus einer gemeinsamen Anlage hervor, die sich später in den dorsalen und ventralen Abschnitt trennt. Diess wurde z. B. bei *Nereis* beobachtet. Eine solche Trennung tritt jedoch bei den Sedentaria nicht ein, sondern deren ventrale hakentragende Segmentanhänge entstehen unabhängig von den dorsalen Parapodien (so bei *Terebella*). Demnach sollen nur die dorsalen Anhänge der Sedentaria der gemeinsamen Parapodienanlage bei den Errantia entsprechen, während die ventralen als Neubildung secundärer Natur zu betrachten seien (SALENSKY).

Als Erhebungen und Ausstülpungen des Ectoderms, in die sich auch Fortsetzungen des somatischen Mesodermblattes erstrecken können, entstehen die Cirren und Tentakel. Von ihnen ist besonders eigenthümlicher Natur der unpaare, meist nach vorn den Kopf überragende mediane Tentakel, wie er sich z. B. bei *Terebella*, *Pileolaria* und *Psymbranchus* findet. Hier ist er zunächst in mächtiger Weise entwickelt und mit einer ansehnlichen Höhle versehen (*Terebella*), kann aber schon bald wieder zurückgebildet werden (*Psymbranchus*). Neben ihm, wenn er vorhanden ist, und seitlich am Kopf kommen die lateralen Tentakel zur Ausbildung, deren Zahl und Form bei den verschiedenen Anneliden eine sehr wechselnde ist. Die Tentakel können auf die Weise eine eigenthümliche Ausbildung erlangen, dass sie knospenförmige Ausstülpungen treiben, die sich vergrössern und zu den Kiemen werden. Bei *Psymbranchus* erhält die Larve durch diese dreitheiligen Kiemen eine ganz eigenartige Gestaltung (Fig. 128 B).<sup>1)</sup> Der mediane Tentakel, der etwas früher noch vorhanden war und den Kopf nach vorn überragte, ist in diesem Stadium bereits wieder rückgebildet. Wie die Tentakel zuweilen, so können auch die Augen bei den Sedentaria zurückgebildet werden, da diese sessilen Formen ihrer

<sup>1)</sup> Die abgebildete Larve hat sich aus einer sog. monotrochen Larve (Fig. 128 A) entwickelt, welche die Trochophoraform zeigt, mit einem präoralen und postoralen Wimperkranz versehen ist, während der perianale Kranz fehlt. Der postorale Wimperkranz setzt sich in eine ventrale (sog. adorale) Wimperinne fort. Die Trochophora besitzt bereits zwei Augenflecke, entbehrt jedoch noch des Darmcanals, der nur durch eine grosszellige Entodermmasse repräsentirt wird. Der Mund ist schon angedeutet.

kaum mehr bedürfen. — Bei *Psymbranchus* sieht man hinter den Kiemen ein eigenthümliches Organ gelegen (Fig. 128 *B*, *kr*), welches auch bei anderen Anneliden (*Pileolaria*, *Spirorbis*) zur Ausbildung gelangt. Es ist diess eine Ringfalte der Haut, welche nach hinten zu auswächst und mantelartig den hinter dem Kopf gelegenen Körpertheil umgiebt.

Die beiden ersten hinter dem Kopf gelegenen Segmente zeichnen sich bei manchen Polychäten (*Terebella*, *Ophryotrocha*) dadurch aus, dass sie der Segmentanhänge entbehren, welche Thatsache veranlasst hat, sie dem Kopfe zuzurechnen und diesen also aus mehreren Segmenten entstehen zu lassen. Dagegen spricht jedoch die Bildungsweise ihrer inneren (neuralen und mesodermalen) Organe, die sich entsprechend denen der Körpersegmente anlegen (SALENSKY). Ueber die Entstehung des Kopfes selbst ergeben sich Differenzen zwischen den einzelnen Forschern, indem die einen ihn nur vom präoralen Abschnitt der Trochophora gebildet werden lassen, während nach anderen auch postorale Theile der Larve in seine Bildung eingehen. —

Bei solchen Formen, welche wie *Exogone gemmifera* und *Grubea limbata* ihren Eiern eine Brutpflege angedeihen lassen, kann das Stadium der freien Larve ganz ausfallen, und der Embryo durchbricht in Form des bereits mit einer Anzahl von Segmenten, Parapodien und Cirren versehenen jungen Wurms die Eihülle (VIGUIER). Es sind diess Verhältnisse, welche an diejenigen bei den Oligochäten erinnern, zumal eine der genannten Formen (*Exogone*) ein Entwicklungsstadium durchlaufen soll, welches nach der Beschreibung von VIGUIER den „Larven“ der Oligochäten stark ähnelt.

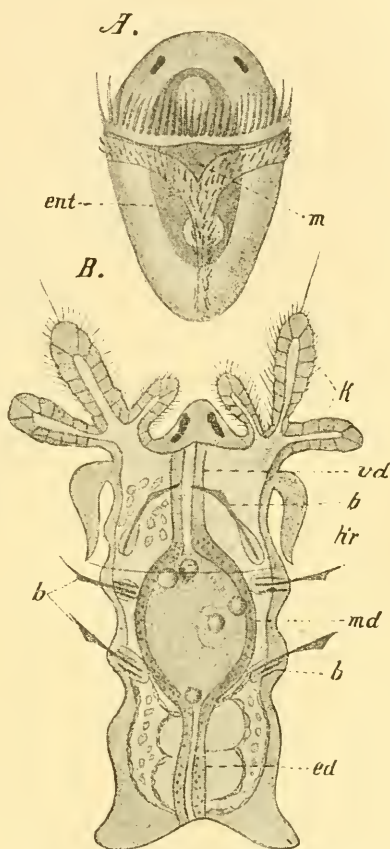


Fig. 128. *A* u. *B* Larvenstadien von *Psymbranchus protensus* (nach SALENSKY).

*A* Trochophora mit prä- u. postoralem Wimperkranz, sowie adoraler Wimperrinne (von der Bauchseite gesehen); *m* Gegend der erst später gebildeten Mundöffnung, *ent* noch nicht differenzierte Entodermmasse im Innern.

*B* späteres Stadium mit Kiemen (*k*), *b* Borstenanlagen, *kr* Kragen, *vd*, *md*, *ed* Vorder-, Mittel- und Enddarm.

## 2. Entwicklung ohne freischwärmende Larven.

### (Oligochäten.)

Die Oligochäten legen die vorher befruchteten Eier in feste, aus chitinartiger Substanz bestehende Cocons ab. Die Cocons sind bei den einzelnen Gattungen von sehr verschiedener Form und finden sich, je

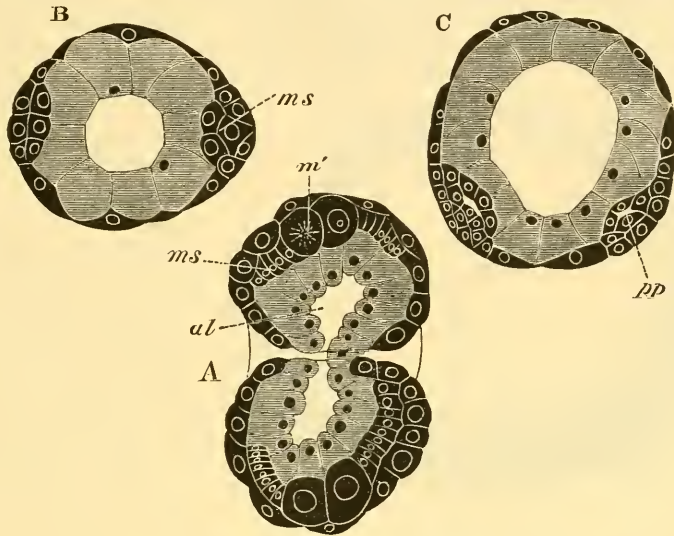
nach der Lebensweise der Würmer in der Erde oder an Wasserpflanzen befestigt. Eine bedeutende Länge (bis 5 cm) erreichen die schlank spindelförmig gestalteten Cocons von *Criodrilus*. Bei den *Lumbriciden* sind sie rundlich oder eiförmig und bei ein und derselben Art von verschiedener Grösse, etwa erbsen- bis bohnengross. Dementsprechend ist auch die Zahl der Eier, welche sie enthalten, eine wechselnde. Zuweilen finden sich nur sehr wenige Eier, während deren Zahl in anderen Fällen bis zu 20—30 steigen kann. Von diesen Eiern kommen meist nicht alle zur Entwicklung, sondern es scheint, dass sich die einen auf Kosten der anderen ausbilden. Die Eier schwimmen gewöhnlich in einer eiweissartigen Masse. Ihre Entwicklung gestaltet sich im Hinblick darauf verschiedenartig, ob sie wenig Nahrungsdotter enthalten (*Lumbricus*, *Criodrilus*) oder sehr dotterreich sind (*Rhynchelmis*, *Tubifex*). Die Furchung verläuft immer inäqual, aber im ersteren Falle bildet sich eine Invaginations-, im letzteren dagegen eine epibolische Gastrula.

Die Furchung und Keimblätterbildung bei den Oligochäten ist von verschiedenen Forschern eingehend studirt worden (KOWALEVSKY No. 27, HATSCHER No. 18, KLEINENBERG No. 24, VEJDOVSKY No. 45). Bei *Lumbricus* bildet sich eine einseitig verdickte Blastula, die abgeplattet sein kann, so dass die Furchungshöhle nur wenig umfangreich ist, und auch die Gastrula, welche bald durch Einstülpung entsteht, anfangs ziemlich flach erscheint (KOWALEVSKY, Fig. 130 A). Weniger ist diess bei *Lumbricus trapezoides* der Fall (Fig. 129 A), bei welcher Form die eigenthümliche Erscheinung eintritt, dass sich der Embryo auf dem Stadium der Gastrula theilt und auf diese Weise zwei Embryonen entstehen, die sich getrennt von einander weiter entwickeln. Fig. 129 A stellt ein solches Theilungsstadium eines Embryos dar und zeigt beide Embryonen, die auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, nur noch schwach verbunden.

Falls das Ei sehr dotterreich ist, wie bei *Rhynchelmis*, entstehen nach VEJDOVSKY infolge der ersten Theilungen vier Blastomeren, von denen sich vier weit kleinere Blastomeren abschnüren, so dass jetzt 4 Makro- und 4 Mikromeren vorhanden sind. Während sich die Mikromeren durch Theilung rasch vermehren, lässt die hinterste und umfangreichste der 4 grossen Furchungskugeln 3 Zellen von mittlerem Umfang, die Mesomeren, aus sich hervorknospen. Jetzt theilen sich auch die Makromeren weiter; die Mikromeren, welche sich ebensowohl wie die Mesomeren unterdessen an Zahl vermehrt haben, überwachsen die letzteren, und diese kommen dadurch nach innen zu liegen. Zwischen Mikro- und Makromeren entsteht eine wenig umfangreiche Furchungshöhle, welche bald verdrängt wird, wenn die kleinen Zellen die grösseren weiter umwachsen, und es so zur Bildung der epibolischen Gastrula kommt.

Gewöhnlich noch vor der Bildung der beiden primären Keimblätter, aber anscheinend Beziehungen zu beiden aufweisend, differenziren sich einige, gewöhnlich zwei Blastomeren, die aus der Verbindung mit den übrigen Zellen aus- und in die Furchungshöhle hineintreten (Fig. 129 A). Sie repräsentiren die Anlage der Mesodermstreifen. Diese selbst entstehen dadurch, dass sich die beiden Zellen theilen und die so entstandenen kleineren Zellen von ihnen wegrücken. Am besten lässt sich dieser Vorgang aus den von KOWALEVSKY und KLEINENBERG gegebenen Abbildungen von *Lumbricus* erkennen (Fig. 129 u. 130). Man sieht im hinteren Theil des Embryos die beiden grossen Zellen (Polzellen) des Mesoderms gelegen, aus denen durch Theilung die kleineren Zellen der Mesodermstreifen hervorgegangen sind (vgl. hierzu auch die von KLEINENBERG

vertretene Auffassung pag. 189). Die Mesodermstreifen erstrecken sich an beiden Seiten des Embryos gegen den Mund hin. Während sie jetzt divergiren, rücken sie später aus den Seitentheilen auf die Ventralfläche und liegen nun zu beiden Seiten der Mittellinie (Fig. 129 *B* u. *C*).



**Fig. 129.** *A—C* Schnitte durch Embryonen von *Lumbricus trapézoides* (nach KLEINBERG aus BALFOUR'S Handbuch).

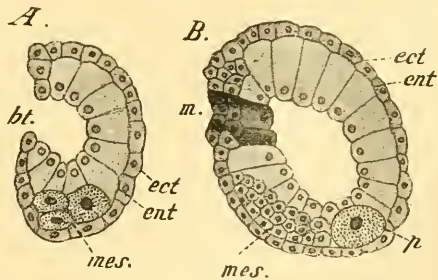
*A* Horizontaler Längsschnitt eines Embryos auf dem Gastrulastadium, der im Begriff ist, sich in zwei Embryonen zu theilen. Zwischen Ectoderm und Entoderm erkennt man die beiden grossen Polzellen des Mesoderms (*m'*) mit den nach beiden Seiten von ihnen ausgehenden Mesodermstreifen (*ms*), *al* Urdarmhöhle.

*B* u. *C* Querschnitte etwas älterer Embryonen, welche zeigen, wie die Mesodermstreifen (*ms*) gegen die Ventralseite rücken und in ihnen die Höhlung (*pp*) auftritt.

In den Figuren 130 *A* u. *B* sieht man die Mesodermstreifen in der seitlichen Ansicht und erkennt ihr erstes Auftreten (Fig. 130 *A*). Sie bestehen hier von Anfang an nicht aus einer, sondern aus mehreren

**Fig. 130.** *A* u. *B* Optische Längsschnitte zweier ungleichalteriger Embryonen von *Lumbricus rubellus* (*Allolobophora foetida*?) Vajdovsky nach KOWALEVSKY.

*bt* Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* Mundöffnung, *mes* Mesodermstreifen, *p* Polzelle des Mesoderms.



Zellenreihen. Am hinteren Ende ist aber auch hier die Polzelle jedes Streifens zu erkennen. Die Streifen erstrecken sich immer weiter und nehmen schliesslich eine so bedeutende Ausdehnung an, wie diess aus den Figuren 130 *B* u. 131 ersichtlich ist.

Mit der geschilderten Ausbreitung der Mesodermstreifen, die man ungeeigneter Weise auch als Keimstreifen bezeichnet, ist die Aus-

bildung des Embryos im Ganzen weiter fortgeschritten (Fig. 130 B u. 131). Durch reichliche Vermehrung seiner Zellen hat er sich vergrößert und stellt jetzt im Wesentlichen eine zweischichtige Zellenblase dar, zwischen deren beiden Schichten sich an der Ventralseite die Mesodermstreifen einlagern. Der Blastoporus ist zum definitiven Mund geworden, in dessen Umgebung eine Art lippenförmiger Verdickung des Ectoderms auftritt. Die um den Mund gelegenen Zellen scheinen contractiler Natur

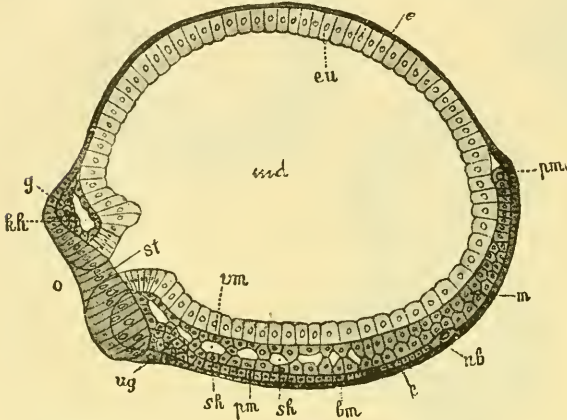


Fig. 131. Optischer Längsschnitt eines Embryos von *Lumbricus olidus* (nach WILSON aus A. LANG'S Lehrbuch).

*bm* Anlage des Bauchmarks, *e* Ectoderm, *eu* Entoderm, *g* Anlage des oberen Schlundganglions, *kh* Kopfhöhle, *m* Mesodermstreifen, *md* Mitteldarmhöhle, *nb* Neuroblastzelle, *o* Mundöffnung, *pm* Polzelle des Mesoderms, *sh* Ursegmenthöhle, *st* Stomodäum (Anlage des Vorderdarms), *ug* unteres Schlundganglion, *vm* viscerales (splanchnisches) Blatt der Ursegmente.

*Lumbricus trapezoides* (nach KLEINENBERG) ein Ring zarter Wimpern findet, welcher den Mund umgibt und sich in eine ventrale Wimperrinne fortsetzt, die in der Mittellinie zwischen den Mesodermstreifen verläuft. Auch HATSCHEK fand bei den Embryonen von *Criodrilus* eine adorale Wimperzone. Ausserdem wies VELDOVSKY bei *Rhynchelmis* eine paarige Kopfniere nach, welche auch BERGH bei *Criodrilus* auffand. Sie besteht aus einer langen halbkreisförmigen Röhre, deren blindgeschlossene innere Endigung in der Nähe des Mundes liegt, während die Ausmündung des flimmernden Canals seitlich ungefähr in der Mitte des Körpers gelegen ist. — Nach alledem erscheinen die Embryonen der Oligochäten als rückgebildete Larvenformen, die frei in der Eiweissmasse des Cocons schwimmen und sich hier selbständig ernähren. Das Fehlen des Afters kommt dabei wenig in Betracht, denn wir sehen, dass auch bei manchen Trochophoralarven, so bei *Psygmobranchus* z. B., der After, ja sogar in der ersten Zeit ihres freien Lebens auch der Mund noch fehlen kann (vergl. Fig. 128 auf pag. 185).

Die Umwandlung des larvenähnlichen Embryos in den Wurm vollzieht sich vor Allem infolge der weiteren Ausbildung der Mesodermstreifen. Dieselben setzen zunächst ihr Wachstum nach vorn fort und

zu sein und führen infolgedessen Schluckbewegungen aus, vermöge deren sich der Darm mit dem Eiweiss anfüllt, in welchem der Embryo schwimmt und das ihm zur Ernährung dient. Infolge dieser Nahrungsaufnahme

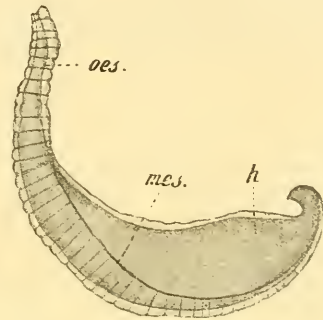
wird der Embryo mehr und mehr aufgetrieben und nimmt an Umfang zu. — Der Embryo in diesem Zustande ist mit den freilebenden Larven der Anneliden zu vergleichen, zumal er ungefähr auf diesem Stadium die Dotterhaut sprengt und nun, wie erwähnt, in der Eiweissmasse des Cocons schwimmt. Die Larvenähnlichkeit des Embryos wird dadurch erhöht, dass sich bei *Lumbricus*



umgreifen den Vorderdarm, der sich aus einer Einenkung des Ectoderms gebildet hat (Fig. 130 *B* u. 131). Auch in den weiter nach hinten gelegenen Theilen des Embryos greifen die Mesodermstreifen von der Ventralseite, auf welche sie anfangs beschränkt waren, auf die Dorsalseite über und trennen so das Ectoderm vom Entoderm. Schon früher ist an den Mesodermstreifen die Gliederung in die Ursegmente und an diesen die Spaltung in ein somatisches und splanchnisches Blatt aufgetreten (Fig. 129 *C* u. 131). Der hintere Theil des Embryos ist durch das in den Darm aufgenommene Eiweiss stark aufgetrieben und wölbt sich an dem unterdessen mehr in die Länge gewachsenen Embryo wie ein Dottersack vor (Fig. 132 *h*). Auch in dem hinteren aufgetriebenen Theil des Embryos

**Fig. 132.** Ein bereits weit ausgebildeter Embryo von *Lumbricus agricola* (nach KOWALEVSKY).

*h* Hinterer dottersackähnlicher Theil des Embryos, dessen Wand vom Ectoderm und Entoderm gebildet und der allmählich von den Mesodermstreifen umwachsen wird; *mes* obere Grenze des linksseitigen Mesodermstreifens, *oes* Oesophagus.



kommen aber schliesslich die Ursegmente zur Ausbildung und umwachsen den Entodermsack nach der Dorsalseite zu, so dass dieser am Ende ganz vom Mesoderm umschlossen und so die hauptsächlichste Ausbildung des Wurmes in Bezug auf seine äussere Gestaltung vollendet ist. Der After kommt erst später durch Bildung einer Ectodermeinsenkung am Hinterende des Wurms zu Stande.

Einen streitigen Punkt in der Entwicklung bildet sowohl die Entstehung, wie die weitere Ausbildung des Mesoderms. In einigen Fällen, wie z. B. bei dem von KOWALEVSKY beobachteten *Lumbricus* (sowie bei *Nereis* nach GOETTE) scheint es, als wenn sich die ersten Mesodermzellen aus dem Verbands der Entodermzellen lösten, während sie in anderen Fällen eher dem Ectoderm anzugehören schienen. Zumeist lässt sich ihre Abstammung von dem einen oder dem anderen der beiden primären Keimblätter nicht nachweisen, weil sie sich schon vor deren Ausbildung oder auf der Grenze beider anlegen. So verhält es sich bei verschiedenen Oligochäten und auch Polychäten. Bei *Rhynchelmis* lösen sich (vgl. weiter oben pag. 186) zwar die sog. Mesomeren von den grossen später zum Entoderm werdenden Furchungskugeln ab, überlagern diese aber dann zugleich mit den Mikromeren und gehören also scheinbar zum Ectoderm. Erst später werden sie von diesem überwachsen und rücken ins Innere, um hier zu den Mesodermstreifen auszuwachsen (VEJDOVSKY).

Wie über die erste Entstehung des Mesoderms, sind auch die Meinungen der Autoren über die Bildungsweise der Mesodermstreifen getrennt. Während sie die einen nur durch die Vermehrung der Mesodermzellen entstehen lassen (KOWALEVSKY No. 27, HATSCHKE No. 18, GOETTE No. 15), treten die anderen dafür ein, dass auch die über den Mesodermstreifen gelegenen Ectodermparthien Zellen zur Verstärkung der Mesodermstreifen abgeben und dass

infolgedessen Ectoderm und Mesoderm an diesen Stellen in einander übergehen (Fig. 129 B). So schildert KLEINENBERG die Verhältnisse bei *Lumbricus trapezoides* (No. 24). Ihm schliesst sich SALENSKY an (No. 37). Neuerdings geht KLEINENBERG noch weiter, indem er das gesammte Mesoderm, dessen Existenz als gesondertes Keimblatt er übrigens leugnet, durch allmähliche Abspaltung vom Ectoderm aus entstehen lässt (No. 26). Es wird auf diesen Punkt bei Betrachtung der Organogenese noch zurückzukommen sein.

### 3. Die Bildung der Organe.

Soweit die Bildung der einzelnen Organe nicht schon in den beiden vorhergehenden Abschnitten bei der Gestaltung des ganzen Körpers berücksichtigt wurde, soll sie hier nachgetragen werden, doch ist dabei von vorn herein zu bemerken, dass in dieser Hinsicht noch wenig Klarheit und nur geringe Uebereinstimmung unter den Autoren herrscht.

#### Ectodermale Bildungen.

Die Epidermis der Larve und des ausgebildeten Wurms geht direct aus dem embryonalen Ectoderm hervor, indem dessen Zellen sich reichlich vermehren und bedeutend abplatten.

Die Borstensäcke entstehen nach den übereinstimmenden Angaben von KOWALEVSKY, KLEINENBERG, VEJDOVSKY und BERGH als kolbenförmige Einwucherungen des Ectoderms, in deren Innerem die Borsten abgeschieden werden. Nach anderen Darstellungen sollten die Borstensäcke aus dem Mesoderm hervorgehen.

Nervensystem und Sinnesorgane. Bezüglich der Entstehung des Nervensystems scheint das obere Schlundganglion vom Bauchmark getrennt werden zu müssen. Beide entstehen als Verdickungen des Ectoderms (Fig. 133 C) und zwar die Bauchganglienreihe entweder in Form einer längsgerichteten, unpaaren oder paarigen Verdickung, die sich vom Ectoderm löst und ins Innere rückt, wo sie vom Mesoderm umlagert werden kann (KOWALEVSKY). Die weitere Ausbildung geht von vorn nach hinten vor sich. Ueber die Entstehung des oberen Schlundganglions und besonders seinen Zusammenhang mit der Bauchganglienreihe sind die Ansichten sehr getrennt.

Nach HATSCHKE'S Meinung entsteht zuerst eine Ectodermverdickung am Kopftheil des Embryos, die Scheitelplatte. Von ihr aus schreitet die Ectodermverdickung in Form zweier Stränge, die zu beiden Seiten des Mundes verlaufen, nach hinten fort. Von den so gebildeten Schlundcommissuren aus setzt sich der Verdickungsprozess immer weiter fort. Dadurch werden die beiden Seitenstränge des Bauchmarks gebildet und ausserdem theilhaftig sich eine in der medianen Längslinie liegende rinnenförmige Einstülpung (ähnlich dem Medullarrohr der Wirbelthiere) an der Bildung der Bauchganglienreihe. HATSCHKE tritt für eine einheitliche Entstehung des ganzen Nervensystems ein, wobei er sich vor Allem auf seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an *Criodrilus*, sowie *Polygordius* und weiterhin auf die vergleichend anatomischen Befunde an *Protodrilus* stützt, bei welchem Archanneliden die Schlundcommissuren zeitlebens als Ectodermverdickungen mit dem Körperepithel im Zusammenhang bleiben sollen.

Der soeben geschilderten Auffassung gegenüber vertritt vor Allem KLEINENBERG, dem sich GOETTE, SALENSKY, BERGH und FRAIPONT anschliessen, die Ansicht, dass sich das Nervensystem aus zwei getrennten Anlagen zusammensetzt. Unabhängig von den beiden längsgerichteten Verdickungen der

Ventralseite, welche die Anlage des Bauchmarks darstellen (eine dem Medullarrohr der Wirbelthiere entsprechende Längsrinne existirt nicht), entsteht das obere Schlundganglion als eine vor dem Munde gelegene Ectodermverdickung. Sie treibt später seitliche Ausläufer, die Schlundcommissuren, die sich mit dem bereits angelegten Bauchmark verbinden. So verhält es sich bei *Lumbricus*. Auf wesentlich complicirteren Bildungsprocessen beruht aber die Entstehung des Nervensystems bei dem ebenfalls von KLEINENBERG untersuchten *Lopadorhynchus*. *Lopadorhynchus* entwickelt sich aus einer monotrochen Larve, deren hinterer Körpertheil auf die schon früher geschilderte Weise zum Wurm auswächst. Als provisoische Sinnesorgane entstehen in der Nähe des Scheitelpols eine wimpernde Grube, das sog. Scheitelorgan (Fig. 135 pag. 195) und die beiden Scheitelantennen. Dahinter kommen die bleibenden zwei Antennenpaare und die Riechgruben ebenfalls als Wucherungen des Ectoderms zur Ausbildung. Von den genannten Organen aus, die später selbst wieder zum Theil rückgebildet werden, geht die Bildung des oberen Schlundganglions vor sich. Gewöhnliche Ectodermzellen bilden sich zu Ganglienzellen um, welche sich in der Nähe jener Organe anhäufen, später in die Tiefe rücken und zur Bildung des oberen Schlundganglions zusammentreten. Dieses selbst löst sich schliesslich aus der Verbindung mit dem Ectoderm los und tritt als selbstständiges Organ in das Innere des Körpers.

Wie die Bildung des oberen Schlundganglions nach KLEINENBERG von den Sinnesorganen ausgeht, so leitet dieser Forscher die Entstehung des Bauchmarkes ebenfalls zum Theil auf die Einwirkung von Sinnesorganen zurück; hauptsächlich aber geht der Anstoss zu ihrer Bildung von locomotorischen Organen aus. Von dem ventralen Ectoderm, dessen Oberfläche Büschel von Sinneshaaren trägt (Fig. 134 C) löst sich nach innen zu eine Platte, die sog. Neuralplatte ab, die man in eine rechts- und linksseitige Abtheilung unterscheiden kann (Fig. 134 pag. 194). An ihr entstehen segmental paarige Einwucherungen nach innen, die Borstensäcke (Fig. 134 C). Dorsal und ventral von ihnen kommen als Ectodermwucherungen die Rücken- und Bauchcirren zur Ausbildung. Die am meisten gegen die Mittellinie zu gelegenen Parthieen der Neuralplatten liefern das Bauchmark. Sie nähern sich mehr und mehr der Mittellinie und verschmelzen hier mit einander.

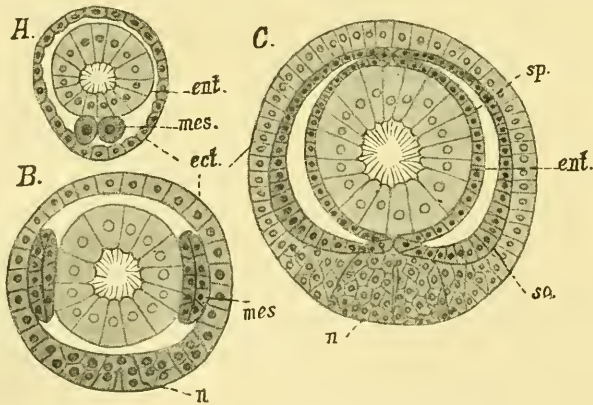
Die Vereinigung des Bauchmarks mit dem oberen Schlundganglion ist eine secundäre. Sie erfolgt dadurch, dass die Neuralplatten sich nach vorn ausdehnen und Fortsätze zu dem Ringnerven des Wimperkranzes aussenden. In diesen gehen aber auch Ausläufer des oberen Schlundganglions über, und so kommen die Schlundcommissuren zu Stande, während der Ringnerv selbst mitsammt dem Wimperkranz schwindet.

Nach der kurz wiedergegebenen Darstellung KLEINENBERGS erscheint also die Entstehung von Gehirn- und Bauchmark als eine getrennte, und sie erhält ihren Anstoss durch Sinnes- und Locomotionsorgane.

Die Entstehung der Sinnesorgane wurde schon mehrfach berührt, so die Bildung der Gehörbläschen bei *Eupomatus* (vgl. pag. 176). Die Augen der *Alciopiden* bilden sich nach KLEINENBERG als Einstülpungen des Ectoderms, die sich abschnüren und mit dem Gehirn in Verbindung treten, wodurch der Augennerv zu Stande kommt. Durch Differenzirung der Innenwand der Blase entsteht die Retina, während die äussere Wand sehr dünn wird. Im Inneren wird die Linse und durch die Thätigkeit einiger drüsenartiger Zellen der Glaskörper ausgeschieden.

### Mesodermale Bildungen.

Leibeshöhle, Muskulatur, Blutgefäße. In einfacher Weise vollzieht sich die Differenzirung der Mesodermstreifen, welche die Bildung der Segmenthöhlen zur Folge hat und damit die Gliederung des Körpers veranlasst. Die Mesodermstreifen haben sich nach vorn ausgedehnt und werden im vorderen Theil des Körpers mehrreihig und mehrschichtig. An ihrem vordersten Ende beginnt sodann eine Gliederung, indem sich gruppenweise einzelne Parthieen von einander sondern und schliesslich durch quer verlaufende Grenzen von einander getrennt erscheinen (pag. 188, Fig. 131). Diese kästchenähnlichen viereckigen Zellplättchen, welche im Verlauf des Mesodermstreifens auf einander folgen, also in zwei Reihen nebeneinander liegen, sind die Ursegmente, deren Einflussnahme auf die Segmentirung des Körpers wir bereits bei Betrachtung der Entwicklung von *Polygordius* und *Lumbricus* kurz erwähnten (pag. 176 sowie 188 u. 189). Dort sahen wir auch, dass die Ausbildung der Ursegmente von vorn nach hinten vor sich geht. Wenn im vorderen Körpertheile die Ursegmente schon weit ausgebildet sind, erscheinen die Mesodermstreifen in ihrem hintern Theile noch völlig undifferenzirt, und es bildet sich hier in der Nähe der Urmesodermzellen noch fortgesetzt neues Zellenmaterial (Fig. 131). — In den Ursegmenten tritt bald eine Spaltung auf, indem die zwei oder mehr Zellschichten, aus der sie bestehen, in der Mitte jedes Ursegments auseinanderweichen (Fig. 133 *B* u. *C*). Dadurch ist die Segmenthöhle, d. h. die Anlage der Leibeshöhle in jedem Segment des Wurmkörpers gebildet. Die Höhle vergrößert sich, die Wände des



**Fig. 133.** *A—C* Querschnitte von *Polygordius*larven (nach HATSCHER).

*A* Optischer Querschnitt vom Rumpf der ungegliederten Larve, dicht vor dem After, die beiden Urmesodermzellen (*mes*) zeigend. *B* u. *C* Zwei Querschnitte einer älteren Larve, der erstere vom hinteren, der letztere vom vorderen Theil des Rumpfes.

*ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms.

Ursegments dehnen sich mehr und mehr aus und legen sich als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand an (Fig. 133 *C*). Mit der vorderen und hinteren Wand stossen aber natürlich je zwei Ursegmente aneinander, und so entstehen die Septen (Dissepimente), welche die einzelnen Segmente trennen. Da jedes Körpersegment zu seiner Ausbildung eines rechtsseitigen und eines linksseitigen Ursegments bedarf, so muss auf

diese Weise ein dorsales und ventrales Mesenterium entstehen (Fig. 133 C). Diese Mesenterien schwinden bei den meisten Chätopoden (ebenso wie die Septen vielfach durchbohrt werden), dagegen bleiben sie bei einigen niederstehenden Anneliden, wie *Polygordius* unter den Archianneliden und *Saccocirrus* unter den Chätopoden erhalten.

Aus dem somatischen Blatt der Ursegmente entsteht die Körpermuskulatur, von der zuerst die ventralen Längsmuskeln zur Ausbildung kommen. Noch beim ausgebildeten Thier lässt sich die segmentale Entstehung in der Anordnung der Muskulatur nachweisen. — Von den Ursegmenten leitet sich auch das Peritonealepithel her.

Das splanchnische Blatt des Mesoderms liefert die Darmwand, soweit sie nicht entodermalen bzw. ectodermalen Ursprungs ist, und auch die Wandungen der Gefässe gehen aus ihm hervor. Nach SALENSKY beginnt die Bildung des Blutgefässsystems (bei *Psygmodbranchus* und *Terebella*) in Form von Canälen, welche zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatt gelegen sind, also eigentlich Theile der Furchungshöhle darstellen. Später umgeben sich diese von Blutflüssigkeit erfüllten Hohlräume mit einer zelligen Wandung, welche dem splanchnischen Blatt entstammt. Auch nach KOWALEVSKY's Beobachtung bilden Mesodermzellen, die sich zwischen Entoderm und Splanchnopleura ansammeln, die Gefässwandung, und zwar entsteht das Rückengefäss (bei *Lumbricus* und *Criodrilus* [nach VEJDOVSKY]) aus paarigen getrennten Anlagen. Diese verlaufen an der Grenze der dorsal vorwachsenden Mesodermstreifen und rücken mit diesen vor, um schliesslich mit einander zu dem Rückengefäss zu verschmelzen. Dieses Verhalten scheint besonders dadurch von Interesse, dass sich die getrennte Anlage des Rückengefässes bei *Pleurochaeta* (*Megascolex*) in einzelnen Theilen des Körpers zeitlebens erhält (BEDDARD).

Fraglich scheint es, ob die Kopfhöhle in entsprechender Weise wie die Segmenthöhlen des Körpers gebildet wird, oder ob sie von dieser zu unterscheiden ist. Im ersteren Falle würden sich die beiden vordersten Ursegmente zu ihrer Bildung vereinigen, und es müssten also Fortsätze der Mesodermstreifen am Schlund vorüber bis in den Kopfabchnitt vorgedrungen sein. Dann würde die äussere Wand und die Muskulatur des Oesophagus auf die gewöhnliche Weise vom somatischen und splanchnischen Blatt gebildet werden. So wurden die Verhältnisse von KLEINENBERG in seiner früheren Arbeit dargestellt, und auch VEJDOVSKY lässt die Kopfhöhle aus den beiden vorderen, allerdings verwachsenen Enden der Mesodermstreifen hervorgehen (*Rhynchelmis*). Dem gegenüber steht die Auffassung, die sich zumal bei den frei lebenden Larven darbietet, dass die Kopfhöhle durch Auseinanderweichen der beiden primären Keimblätter und durch Einwandern von Mesodermelementen aus dem Rumpf her entsteht (HATSCHEK). Nach dieser Auffassung liegt das erste Ursegmentpaar hinter dem Kopf, und von einer Wand oder von dem noch undifferenzirten Mesodermstreifen stammt das Mesoderm des Kopfes ab. Als Stütze der Ansicht, dass die Kopfhöhle nicht paarig, sondern unpaar angelegt wird, erscheint das Fehlen der Mesenterien im Kopfe von *Polygordius* (HATSCHEK).

Der Unterschied von Kopf- und Rumpfhöhle fällt dann weg, wenn, wie diess nach KLEINENBERG bei manchen Anneliden, z. B. bei *Lopadorhynchus*, der Fall ist, nicht eine regelmässige Spaltung des Mesoderms in ein somatisches und splanchnisches Blatt eintritt, sondern die Ueberkleidung des Entoderms durch einzelne vom Mesodermstreifen abgelöste Zellen gebildet wird. Dann stellt also die Leibeshöhle des Rumpfes nicht einen

Hohlraum zwischen den beiden Blättern des Mesoderms dar, sondern entspricht dem (von Mesodermzellen durchsetzten) Blastocöl, ganz ebenso wie die Kopfhöhle in jenem oben erwähnten Falle. Diese selbst entsteht übrigens bei *Lopadorhynchus* ebenfalls durch Einwanderung einzelner Mesodermzellen in den Kopftheil. — Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass die Bildung der Leibeshöhle nicht immer in so regelmässiger Weise vor sich geht, wie diess oben dargestellt wurde, ja es kann nach KLEINENBERG'S Angabe die Bildung des gesammten Mesoderms auf andere Art erfolgen. Es wurde schon

weiter oben erwähnt (pag. 190), dass KLEINENBERG an der Bildung der Mesodermstreifen von *Lumbricus trapezoides* ausser den Polzellen auch das Ectoderm theilnehmen lässt. Von diesem lösen sich Zellen ab und werden den darunter liegenden Keimstreifen beigefügt. Bei *Lopadorhynchus* führt KLEINENBERG das gesammte Mesoderm auf das Ectoderm zurück. Ein Mesoderm als gesondertes Keimblatt giebt es nach ihm nicht. — Die Muskulatur der *Lopadorhynchus*larve entsteht durch Auswanderung von Zellen aus dem Ectoderm (Fig. 134 A—C). Durch Abspaltung aus dem an der Ventralseite verdickten Ectoderm bilden sich zunächst am Hinterende der Larve und dann nach vorn fortschreitend die sog. Muskelplatten (Fig. 135 *mp*). Der Vorgang dieser zur Bildung der Muskelplatten führenden Zellwucherung ist aus den Figuren 134 A—C ohne Weiteres ersichtlich. Die beiderseitigen Muskelplatten erscheinen durch eine Falte des Entoderms getrennt. Nach Eindringen der Borstensackanlagen von den Neuralplatten her (vgl. oben pag. 190 sowie Fig. 134 C) erfolgt die Segmentirung der Muskelplatten. Die Segmentgrenzen entstehen dadurch, dass sich in hinter einander gelegenen, senkrecht zur Längsrichtung des Körpers gestellten Ebenen das Gefüge des Gewebes lockert (Fig. 135). Wie

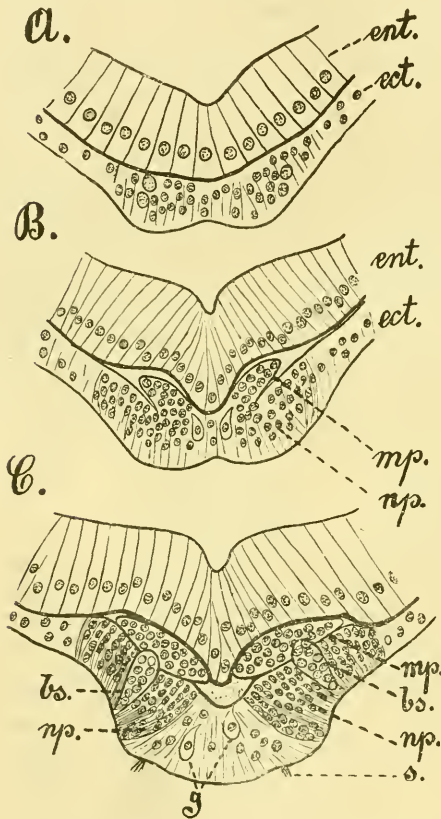


Fig. 134. A—C Theile von frontalen Längsschnitten der Larve von *Lopadorhynchus*, die Abspaltung der Muskelplatten zeigend, (nach KLEINENBERG).

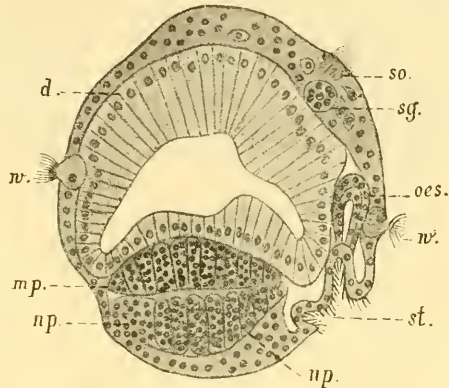
*bs* Anlagen der Borstensäcke, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *g* Ganglienzellen des larvalen Nervensystems, *mp* Muskelplatten, *np* Neuralplatten, *s* larvale Sinnesorgane.

erwähnt, lösen sich von den Muskelplatten einzelne Zellen ab, um sich (entsprechend dem splanchnischen Blatt) an den Darm anzulegen, während der übrige Theil der Muskelplatten Muskulatur und Epithel der Körperwand liefert. Blutgefässe und Segmentalorgane wurden bei *Lopadorhynchus* nicht beobachtet. Nach KLEINENBERG'S Auffassung, welcher sich in Bezug

auf die ectodermale Entstehung des Mesoderms auch SALENSKY anschliesst, müssten die bei anderen Anneliden auftretenden Urmesodermzellen nur als frühzeitige Differenzierungen ectodermaler Theile angesehen werden. Wenn aber mehrere ganz verschiedenartiger Organe, wie die Muskulatur, das Blutgefäss- und Excretionssystem, auf eine solche gemeinsame Anlage zurück-

**Fig. 135.** Sagittaler Längsschnitt einer Larve von *Lopadorhynchus* (nach KLEINBERG).

*d* Darm, *mp* Muskelplatte, *np* Neuralplatte, *oes* Anlage des (definitiven) Oesophagus, *sg* Anlage des oberen Schlundganglions, *so* Scheitelorgan, *st* Stomodäum (hinfälliger Vorderdarm der Larve), *w* präoraler Wimperkranz.



geführt werden können, so scheint die Auffassung, welche diese Anlage als Keimblatt betrachtet, nicht ungerechtfertigt, selbst wenn die Anlage zuweilen, wie bei *Lopadorhynchus*, erst in etwas späterem Entwicklungsstadium und in weniger primitiver Weise, nämlich als Abspaltung einer Zellenlage von einem der beiden primären Keimblätter auftritt.

Erwähnt soll hier auch die Ansicht von WILSON werden, nach welcher an der Ventralseite des Embryos von *Lumbricus* ausser den beiden Polzellen, von denen die Mesodermstreifen ausgehen, noch drei weitere Paare ähnlicher Polzellen vorhanden sind. Etwas weiter nach vorn als die Polzellen des Mesoderms und etwas oberflächlicher, also mehr im Bereich des Ectoderms, liegen jederseits von der Mittellinie die genannten drei grossen Zellen, und von jeder verläuft eine Zellenreihe nach dem Vorderende des Embryos. Die innerste dieser Reihen soll die Anlage des Nervensystems und die mittlere diejenige der Nephridien darstellen, während die Bedeutung der äusseren dem Autor dieser Auffassung unbekannt geblieben ist.

Recht eigenartig soll sich nach ROULE die Bildung des Mesoderms und der Leibeshöhle bei *Enchytraeoides* vollziehen, so viel aus der kurzen Mittheilung zu ersehen ist. Von der „Morula“, welche sich infolge der irregulären Furchung bildet, spaltet sich eine äussere Lage, das Ectoderm, von einer centralen Masse ab, während diese durch einen ähnlichen Process in das central gelegene Entoderm und das umgebende Mesoderm zerfällt. Ersteres liefert, indem eine Höhle darin auftritt, den Darm, während sich in dem Mesoderm Spalträume bilden, die zusammenfliessen und so die Leibeshöhle zwischen den beiden Blättern des Mesoderms entstehen lassen. Durch Auswachsen von Zellen des somatischen Blattes, die sich mit dem splanchnischen Blatt vereinigen, sollen die Septen gebildet werden!

**Kopfnieren und Segmentalorgane.** In der Larve von *Eupomatus* entsteht die Kopfniere durch Auswachsen einer vor der Polzelle jedes Mesodermstreifens gelegenen Zelle. Einige weitere Mesodermzellen betheiligen sich an ihrer Bildung, indem sie die rundlichen Zellen liefern, welche dem inneren blinden Ende der Kopfniere aufsitzen und sich in

die ligamentähnlichen Anheftungsfäden des Organs ausziehen (Fig. 118 B, pag. 174). — Ausser zur Bildung der Kopfniere werden die wenigen Zellen, aus denen die Mesodermstreifen anfangs bestehen, noch zur Bildung der Larvenmuskeln verwendet. Nur die beiden Polzellen bleiben übrig. Sie liefern dann durch wiederholte Theilung die neuen Mesodermstreifen, welche HATSCHKEK als die secundären gegenüber jenen primären schon frühzeitig aufgebrauchten bezeichnet. Sie erreichen später die bereits früher geschilderte starke Entwicklung.

Von der Kopfniere sollte nach HATSCHKEK die Bildung der übrigen Segmentalorgane ausgehen, indem sich (bei *Polygordius*) von jeder Kopfniere an der Vereinigungsstelle ihrer beiden Aeste ein feiner flimmernder Canal abzweigt, welcher in der Hautmuskelpatte verläuft.

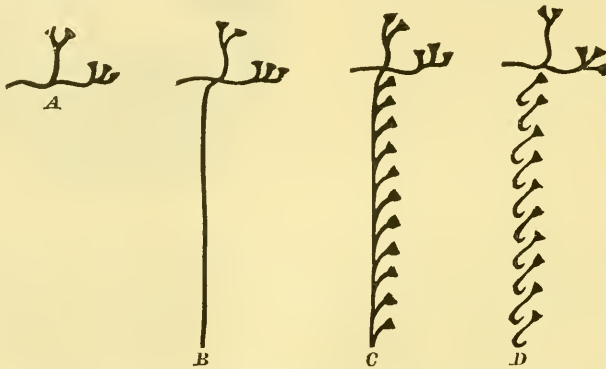


Fig. 136. Schema von der Entwicklung des Excretionssystems von *Polygordius* (nach HATSCHKEK aus BALFOUR's Handbuch).

Von ihm sollen sich entsprechend jedem Segment des Körpers die Nephridien abgliedern (Fig. 136). Während die Kopfniere zu Grunde geht, gelangen sie zu ihrer definitiven Ausbildung.

Die betr. Darstellung HATSCHKEK's hat wenig Anerkennung gefunden, da sie durch die Nachuntersuchung nicht bestätigt werden konnte (FRAIPONT), doch lassen die neuerdings von E. MEYER an einigen Terebelliden (*Lanice*, *Loimia*) gemachten Funde die Beobachtung HATSCHKEK's in einem neuen Lichte erscheinen. Bei den genannten beiden Anneliden verbinden sich die Nephridien durch einen Gang, der weit nach hinten reicht. Die Ausmündung erfolgt in ebensoviel Gängen als Nephridien vorhanden sind, wird aber durch den Verbindungsgang vermittelt. Auch bei den Capitelliden kommen nach EISEN Verbindungen zwischen einzelnen Nephridien in Form flimmernder Canäle vor. Es soll hier nicht gesagt werden, dass diesen Verhältnissen ohne Weiteres grosser Werth beizulegen ist, denn einmal kennt man ihre Entwicklung nicht und sodann dokumentirt sich das Nephridialsystem der Terebelliden (und Capitelliden) als wesentlich modificirt.

Einen Zusammenhang sämtlicher Segmentalorgane findet HATSCHKEK auch bei *Criodrilus*, indem sie aus einer strangförmigen Verdickung des somatischen Blattes hervorgehen sollen, welche in der ganzen Länge des Körpers dorsal vom ventralen Längsmuskel verläuft. Diese Stränge sondern sich dann segmentweise in schleifenförmig gestaltete Abtheilungen, die Anlagen der Nephridien. Letztere erhalten ein Lumen und öffnen sich vor dem Segment, zu dem sie gehören, durch den späteren Trichter in



die Leibeshöhle, um schliesslich an ihrem hinteren Ende mit der Ectodermwand zur Bildung der Ausmündung zu verschmelzen. Trichter und Nephridialgänge entstehen getrennt. — Aber auch diese Angaben HATSCHER's finden Gegner in VEJDovsky und BERGH, nach denen die Segmentalorgane der Oligochäten aus getrennten Anlagen hervorgehen, und zwar sollen sie durch Wucherung der Zellen im somatischen Blatt und in den Scheidewänden der Ursegmente entstehen. Die Fig. 137 A zeigt, wie an der Grenze von Septum und somatischem Blatt eine Zelle sich bedeutend vergrössert (*tz*). Sie trägt besonders zur Bildung des Trichters bei. Dahinter ordnen sich andre Zellen des somatischen Blattes zu einem Zellstrang (Fig. 137 B), der die Anlage des Nephridialganges darstellt. In ihm, wie auch im Trichter erscheint später ein Lumen; das Ganze wird vom Peritoneum überkleidet (Fig. 137 C, *pt*) und dringt gegen das Ectoderm vor, um direct mit diesem oder mit einer Einstülpung desselben zu verschmelzen (BERGH No. 7), welche den Endtheil des Ganges bezw. die Sammelblase bildet, wo eine solche vorhanden ist (VEJDovsky No. 43).

Aus getrennten Theilen setzen sich nach der Beobachtung E. MEYER's (No. 31) die thoracalen Nephridien von *Psygmobranchus* zusammen. Die Nephridialgänge entstehen aus grossen Mesodermzellen, welche sich im Blastocöl der Larve finden, die Trichter hingegen und der peritoneale Ueberzug der Nephridien werden erst später von den Ursegmenten geliefert. Die Enden der Nephridialschläuche öffnen sich durch provisorische Poren nach aussen, die später an den Boden einer dorsal verlaufenden wimpernden Rinne verlagert werden, welche sich schliesst und nunmehr den unpaaren ectodermalen Ausführungsgang dieser beiden so eigenthümlich verhaltenden Nephridien von *Psygmobranchus* darstellt.

Genitalorgane. Sehr einfach gestaltet sich sowohl bei Polychäten wie Oligochäten die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Sie entstehen als Wucherungen des Peritonealepithels an den Septen oder, wie bei den Polychäten vielfach, an der Ueberkleidung der Blutgefässe. Infolge einer regen Vermehrung der Zellen hebt sich die Genitaldrüse, die bei *Lumbricus* schon während des Coconlebens nachweisbar ist (BERGH), vom Peritoneum ab und nimmt allmählich ihre definitive Gestalt an (Fig. 138 A—D, nach E. MEYER). Die Genitalproducte lösen sich einzeln los (Fig. 138 D) und machen ihre weitere Ausbildung frei in der Leibeshöhle flottirend durch oder gelangen, wie die Hodenzellen der Regenwürmer, in besondere Blasen (Samenblasen),

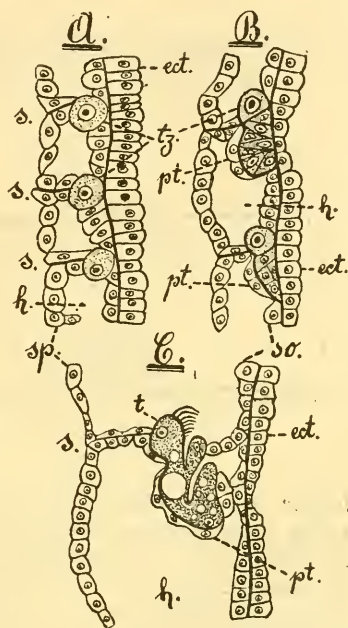
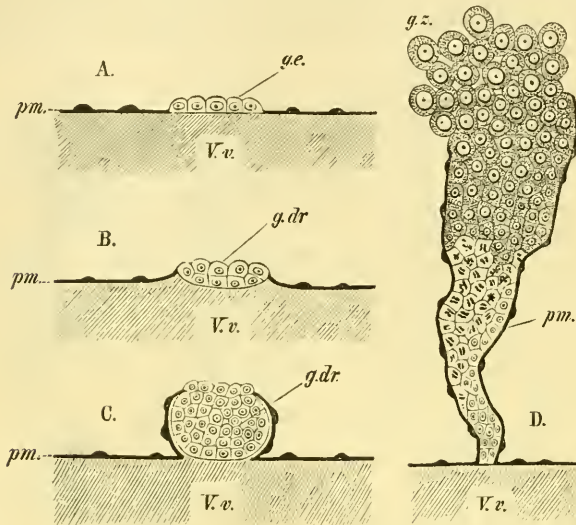


Fig. 137. A—C Theile von Längsschnitten durch Embryonen von *Criodrilus*, die Entwicklung der Nephridien darstellend (nach BERGH).

*ect* Ectoderm, *h* Ursegmenthöhle, *pt* Peritoneum (der Nephridien), *s* Septen, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *t* Trichter, *tz* Trichterzelle.

welche nach BERGH (No. 5) durch einen Wucherungs- und Einstülpungsprocess an den Septen entstehen.

Die Leitungswege der Geschlechtsorgane sind als mehr oder weniger modificirte Segmentalorgane anzusehen. Sie entstehen auf ganz ähnliche Weise wie die Nephridien selbst, nur bildet sich der Trichter



**Fig. 138.** A—D Schematische Darstellung des Baues und der Entwicklung eines Ovariums von *Amphitrite rubra* (nach E MEYER).

*g.dr* Geschlechtsdrüse, *ge* Genital-epithel, *gz* in Lösung begriffene Genitalzellen, *pm* Peritoneum, *V. v* Vas ventrale.

früher als bei den eigentlichen Segmentalorganen (VEJDOVSKY). Die völlig unabhängige Entstehung der Geschlechtsausführungsgänge von den Nephridien und das gleichzeitige Vorkommen beider Organe in denselben Segmenten, wie es bei den Regenwürmern besteht, bildet keinen Beweis gegen die Entstehung der Leitungswege aus Nephridien, da bei einigen Anneliden (Capitelliden nach EISIG) in ein und demselben Segment mehrere Paare von Nephridien auftreten. Bei den Regenwürmern speciell scheint Manches darauf hinzudeuten, dass ursprünglich jedem Segment zwei Paare von Nephridien zukamen (BENHAM). Die umgewandelten Segmentalorgane functioniren in der Weise, dass die Trichter die Genitalproducte aus der Leibeshöhle aufnehmen, die Nephridialgänge sie fortleiten und der zu einer Endblase angeschwollene Theil als Genitalatrium dient. Der Endabschnitt kann beim männlichen Apparat der Oligochäten auch zu einem vorstülpbaren Copulationsorgan umgewandelt werden (so bei *Stylodrilus* No 43).

Auch die Samentaschen der Lumbriciden hat man auf Nephridien zurückgeführt, von denen allein der ectodermale blasige Endtheil entwickelt sei, doch möchte sie BERGH eher als umgewandelte Hautdrüsen deuten. Sie entstehen als schlauchförmige Einstülpungen der Epidermis ins Innere der Leibeshöhle und werden von den übrigen Schichten der Körperwand umgeben (VEJDOVSKY No. 43, BERGH No. 5).

#### Entodermale Bildungen.

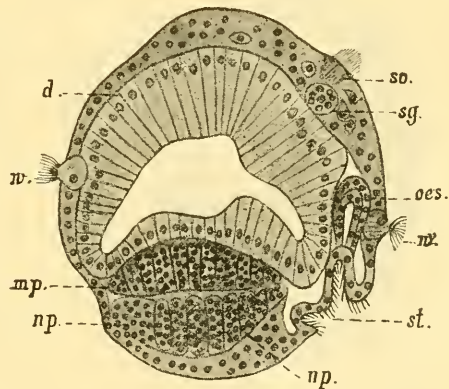
Darmcanal. Sowohl bei Polychäten wie Oligochäten sahen wir den Darm aus Antheilen aller drei Keimblätter hervorgehen. Zumeist wird an der Stelle des Blastoporus der bleibende Mund gebildet, und zwar erfolgt hier eine Einsenkung des Ectoderms, so dass der Vorder-

darm (ebenso wie der später entstehende Enddarm) eine ectodermale Bildung darstellt. In den Fällen, in welchen die Larve aus einer epibolischen Gastrula hervorgeht und der Blastoporus nicht zum Mund wird, wie bei *Rhynchelmis* und *Psygmobranchus*, besteht die Anlage des Darms anfangs aus einer soliden dotterreichen Entodermmasse (Fig. 128 *A* u. *B*, pag. 185). Indem sich die mittleren Zellen auflösen, kleinere und weniger dotterreiche Zellen sich dagegen an der Peripherie von der übrigen Masse sondern und ein Epithel bilden, entsteht die entodermale Wandung des Mitteldarms, durch welche allmählich die noch vorhandene Dottermasse resorbiert wird. In diesem Zustande stellt der Darm einen allseitig geschlossenen Sack dar. Indem er sich vorn und hinten mit dem Ectoderm verbindet, wird der Vorder- und Enddarm gebildet.

Der Antheil, welchen die beiden Ectodermeinstülpungen bei der Bildung von Vorder- und Enddarm nehmen, soll bei den einzelnen Anneliden ein sehr verschieden grosser sein (SALENSKY). So kann der Oesophagus vom Ectoderm gebildet werden (*Pileolaria*, *Lumbricus*), soll aber auch zum grössten Theil entodermalen Ursprungs sein können (*Psygmobranchus*, *Rhynchelmis*). Eigenthümlich liegen die Verhältnisse bei *Lopadorhynchus*, wo das weite wimpernde Stomodäum (der larvale Vorderdarm) nicht direct zum Schlund wird, sondern eine vorübergehende Bildung darstellt. An der Wand des Stomodäums treten zwei polsterartige Verdickungen auf, die sich aushöhlen und zu zwei Säckchen werden (Fig. 139 u. 135 *oes*). Diese ver-

**Fig. 139 (135).** Sagittaler Längsschnitt einer Larve von *Lopadorhynchus* (nach KLEINENBERG).

*d* Darm, *mp* Muskelplatte, *np* Neuralplatte, *oes* Anlage des Oesophagus, *sg* Anlage des oberen Schlundganglions, *so* Scheitelorgan, *st* Stomodäum (Vorderdarm der Larve), *w* präoraler Wimperkranz.



grössern sich bedeutend, umfassen das Stomodäum und verwachsen schliesslich mit einander, nachdem sich das Stomodäum geschlossen und vom Ectoderm abgelöst hat. Das abgelöste Stomodäum sieht man jetzt als wimpernden Sack von dem ebenfalls sackförmigen Oesophagus umschlossen. Dieser setzt sich schliesslich mit dem Ectoderm und Entoderm in dauernde Verbindung (KLEINENBERG).

Die Muskulatur und Peritonealbekleidung des Darms wird vom splanchnischen Blatt des Mesoderms geliefert. Als Wucherungen desselben erscheinen die den Darm umgebenden und als Excretionsorgane gedeuteten Chloragogenzellen, welche mit den am Blutgefässsystem auftretenden sog. Pericardialdrüsen gleiche Entstehung und Bedeutung besitzen (GROBEN). — Als rinnenförmige mehr oder weniger tiefe Einstülpung der gesamten Wandung entsteht in der dorsalen Rückenlinie des Darmes bei den Lumbriciden die Typhlosolis.

#### 4. Ungeschlechtliche Fortpflanzung. — Generationswechsel.

Die Chätopoden besitzen in hohem Grade die Fähigkeit, verloren gegangene Theile des Körpers wieder zu ersetzen, und zwar können nicht nur weniger wichtige, sondern auch wichtigere Körpertheile, wie der Kopfabschnitt sammt Mund und Gehirn von ihnen neugebildet werden. Diese Fähigkeit der Regeneration geht über in eine Art von ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Schizogonie), wenn der Körper, wie diess bei *Lumbricus* der Fall ist, spontan in mehrere Stücke zerfällt, von denen sich jedes zu einem vollständigen Wurm zu regeneriren vermag. Hieran schliesst sich die Fortpflanzung eines den Oligochäten nahestehenden Meeresanneliden an, der jahrelang in reger Vermehrung gefunden wurde, ohne jemals Genitalorgane zu entwickeln (*Ctenodrilus monostylos* nach Graf ZEPPELIN). Dieser Wurm pflanzt sich in höchst primitiver Weise dadurch fort, dass sich am Körper, und zwar dicht hinter einem Septum, eine Einschnürung bildet, welche tiefer und tiefer wird, bis der Wurm in zwei Theile zerfällt (Fig. 140 A). So resultiren zwei Theilstücke, von denen das vordere ohne After, das hintere ohne Kopf ist. Diese primitive Art der Theilung kann soweit fortgehen, bis Theilstücke entstehen, die sowohl des Kopfes wie des Afters entbehren, und die zuweilen nur aus einem einzigen Segment bestehen (Fig. 140 B). Kopf- und Endabschnitt werden gebildet, indem sich die Körperhaut verdickt und

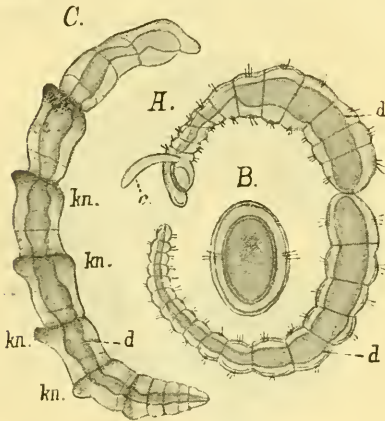


Fig. 140. A—C *Ctenodrilus monostylos* in Quertheilung (nach Graf ZEPPELIN). B Ein nur aus einem einzigen Segment bestehendes Theilstück desselben Wurms.

c Cirrus, d Darm.

C *Ctenodrilus pardalis* (nach v. KENNEL).

kn Die Knospungszonen, an denen der Wurm später in die einzelnen Theilstücke zerfällt, d Darm.

zapfenförmige Einsenkungen nach innen sendet, die sich mit dem Darm verbinden. So entstehen Mund und After. Die neuzubildenden Segmente schieben sich zwischen dem neugebildeten After und dem vorhergehenden Segment ein.

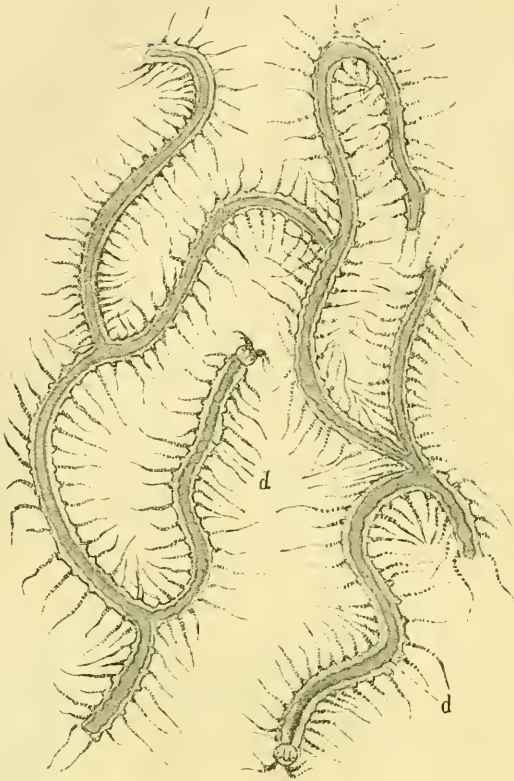
Weniger primitiv ist das Verhalten eines anderen, derselben Gattung angehörigen Wurmes, *Ctenodrilus pardalis*, der ebenfalls nur in ungeschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen wurde (v. KENNEL). Bei ihm werden, allerdings auch noch in einfacher Weise, bereits vor der Theilung Verdickungszonen angelegt, welche dem Vorder- und Hinterende der neuzubildenden Würmer entsprechen (Fig. 140 C), d. h. es findet sich an der betr. Stelle, wo die Theilung vor sich gehen soll, eine sog. Knospungszone. Bei *Ctenodrilus pardalis* umfasst jedes Theilstück nur ein Segment, und so sieht man die Knospungszonen sich segmentweise wiederholen. Noch so lange sie im Zusammenhange mit einander stehen, wird der Kopflappen mit dem Gehirn, sowie die Mund- und Aftereinstülpung an den Theilstücken angelegt. Der

Grad der Ausbildung, in welchem sich die Knospungszonen befinden, steigert sich von hinten nach vorn (Fig. 140 C).

Insofern verhalten sich auch einige Polychäten und die Oligochäten, von denen eine ungeschlechtliche Fortpflanzung bekannt ist, ähnlich wie *Ctenodrilus*, als sie sich in einem Zustande theilen, in welchem sie noch keine Genitalorgane aufweisen. Bei der von HUXLEY beschriebenen *Protula* entsteht zwischen dem 16. und 17. Segment eine Knospungszone, worauf am 17. Segment die Bildung des Kopflappens eines neuen Individuums erfolgt. Nach der Trennung werden jedoch hier die beiden Individuen geschlechtsreif. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den *Naiden*, bei welchen sie von SEMPER eingehend studirt wurden. Auch diese Würmer pflanzen sich nur in nicht geschlechtsreifem Zustande durch Theilung fort. Der Wurmkörper kann zunächst durch eine Knospungszone in zwei Abschnitte getrennt werden; dann schieben sich aber dazwischen wieder neue Knospungszonen ein, d. h. es entstehen an den schon angelegten Individuen wieder Anlagen jüngerer Thiere. Diess setzt sich fort und zwar nicht in der Reihenfolge von vorn nach hinten, sondern so, dass Individuen von ganz verschiedenem Alter hintereinander zu liegen kommen. Hat die Kette eine gewisse Ausbildung erreicht, so zerfällt sie in die einzelnen Individuen, die nunmehr ihrer definitiven Gestaltung entgegengehen, indem sie bedeutend wachsen, die Zahl ihrer Segmente vermehren und die Genitalorgane zur Reife bringen.

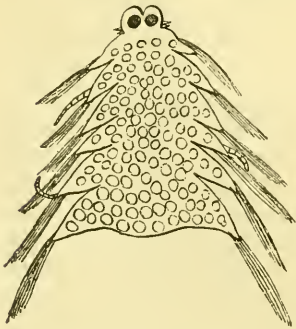
In den zuletzt betrachteten Fällen waren es zwar Thiere ohne Geschlechtsorgane, die sich ungeschlechtlich vermehren, doch erhalten schliesslich alle Individuen die Geschlechtsreife, und dieselben unterscheiden sich gestaltlich nicht von einander. Anders liegen die Verhältnisse bei denjenigen Polychäten, bei welchen sich von dem hinteren Körperabschnitt eines steril bleibenden Individuums immer neue Theilstücke ablösen, die geschlechtsreif werden, ein Vorgang, der mit dem Strobilationsprocess der Scyphomedusen auf gleiche Linie zu stellen ist. So bilden sich bei *Autolytus* (nach KROHN und AGASSIZ) am Mutterthier durch Knospung männliche und weibliche Thiere, welche in einer Kette hintereinander liegen, und von denen das vorderste, dem Mutterthier zunächst liegende das jüngste ist. Entsprechend ihrem höheren Alter lösen sie sich von der Kette ab. Die Geschlechtsthiere unterscheiden sich in ihrer Gestaltung wesentlich von der knospenden Form, so dass sie früher anderen Arten als diese zugerechnet wurden. Die Geschlechtsthiere scheinen sich zu begatten, den die Eier entwickeln sich in einer Bruttasche des Weibchens zu dem Wurm, der sich später durch Knospung fortpflanzt. Also liegt hier ein echter Generationswechsel vor. ?/

Aehnliche Fortpflanzungsverhältnisse finden sich bei einigen Syllideen, von deren knospenden Individuen sich Geschlechtsthiere ablösen, welche durch kräftige Ausbildung der Fussstummel und Borsten, sowie durch gute Entwicklung des Orientirungsapparats zu einem frei schwimmenden Leben besonders geeignet sind. Während sie umherschwärmen und den Geschlechtsproducten die nöthige Verbreitung schaffen, verharrt die weniger bewegliche knospende Form am Grunde des Meeres. Die kräftigere Ausbildung der Parapodien vollzog sich bereits, während die Knospe noch in Verbindung mit der Mutter stand. Diess erinnert an das Verhalten gewisser *Nereiden*, an deren hinterem Körpertheil zur Zeit der Geschlechtsreife neue und zum Schwimmen besser geeignete Borsten auftreten (epitoke Form), welche dem geschlechtsreifen Thier ein ganz anderes Aussehen verleihen, als es die Jugendform (die sog. atoke Form) besitzt, so dass auch hier geschlechtsreife und Jugendformen verschiedenen Arten und Gattungen



**Fig. 141.** Teil eines Stockes von *Syllis ramosa* (etwas schematisirt nach M. INTOSH und nach einem Präparat vom Challenger-Material).

*d* Darm, der sich im ganzen Stock verzweigt. Der Stock erscheint an einigen Stellen verletzt.



**Fig. 142.** Vorderer Teil eines weiblichen Individuums, wie solche im Stock der von *Syllis ramosa* bewohnten Schwämme gefunden werden. Das Thier ist mit Eiern erfüllt. Am Kopf sind die grossen Augen zu erkennen (nach M. INTOSH).

zugerechnet wurden. Bei den Nereiden löst sich aber der so ausgestattete hintere Theil des Körpers nicht ab, sondern seine bessere Ausstattung dient nur dazu, das geschlechtsreife Thier leichter beweglich zu machen.

(EHLERS). Jedenfalls aber sind die bei den Nereiden und Syllideen obwaltenden Verhältnisse auf einander zu beziehen.

Unter dem Einfluss besonderer Lebensverhältnisse kann sich die Fortpflanzung der Syllideen in ganz eigentlicher Weise gestalten. In *Aulochone* und anderen Hexactinelliden wurde eine Syllis gefunden (M. INTOSH), an welcher nicht nur in der Längsrichtung neue Individuen entstehen, sondern auch seitlich solche hervorknospen (*Syllis ramosa* Fig. 141). Es wird also hier ein vollständiger Stock gebildet, dessen Aeste sich unbeschränkt im Canalsystem

des Schwammes verbreiten, indem sie selbst wieder neue Knospen treiben. Diese lösen sich als männliche und weibliche Geschlechtsthiere vom Stock ab (Fig. 142), und da sie mit besseren Schwimmvorrichtungen und besonders gut ausgebildeten Augen versehen sind, kann man wohl annehmen, dass sie den Schwamm verlassen und, frei im Meere herumschwärmend, den Geschlechtsproducten weitere Verbreitung schaffen. Die von ihnen auf geschlechtlichem Wege hervorgebrachten Nachkömmlinge wandern dann wohl wieder in Spongien ein. — In diesem interessanten Fall liegt der mit Stockbildung verbundene Generationswechsel besonders klar zu Tage.

## II. Echiuriden.

Echiurus — Thalassema — Bonellia.

Während *Bonellia viridis* die Eier in Form einer dicken gewundenen Schnur ablegt, die aus einer gallertigen Masse besteht und in welcher sich die Eier in mehrfacher Reihe vorfinden (SPENDEL), entlässt die von CONN beobachtete *Thalassema mellita* Eier und Sperma frei ins Meer, so dass mit ihr künstliche Befruchtung vorgenommen werden konnte.

### 1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die Eifurchung wurde bei *Bonellia* von SPENDEL näher studirt. Am Ei lässt sich ein animaler, aus feinkörnigem Protoplasma bestehender Theil von dem dotterreichen vegetativen Pol unterscheiden. Dementsprechend gestaltet sich auch die Furchung. Zuerst theilt sich zwar das Ei durch Einschneiden zweier Meridionalebenen in vier gleich grosse Kugeln, dann schnüren sich aber von diesen am animalen Pol vier kleine Blastomeren ab. Durch Theilung der letzteren und Bildung neuer Mikromeren von den Makromeren aus vermehrt sich die Zahl der kleinen Furchungskugeln rasch; sie verbreiten sich über die vier grossen Kugeln und umwachsen sie schliesslich, eine epibolische Gastrula erzeugend

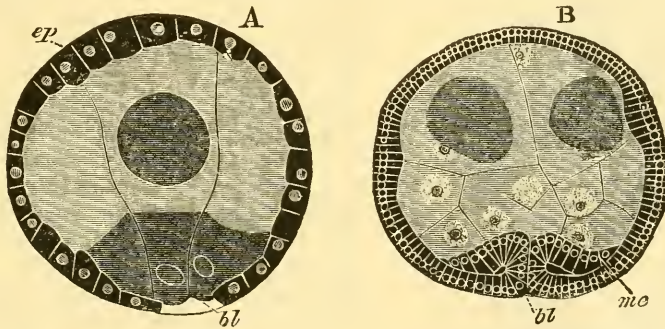


Fig. 143. A u. B Embryonen von *Bonellia* (nach SPENDEL aus BALFOUR'S Handbuch). A Epibolische Gastrula, B Bildung des Mesoderms.

bl Blastoporus, ep Ectoderm, me Mesoderm.

(Fig. 143 A). Nunmehr gelangen die von den Makromeren sich abschneürenden Zellen nicht mehr an die Oberfläche, sondern bleiben unter der Mikromerenschicht liegen. Sie bilden das Entoderm. Innerhalb von ihnen bleiben die vier Makromeren vorläufig noch erhalten. In der Umgebung des Blastoporus tritt eine Schicht von Zellen auf (Fig. 143 B), welche den Blastoporus ringförmig umlagert und welche sich SPENDEL durch Einwucherung der Mikromerenschicht ins Innere entstanden denkt. Er hält sie für die Anlage des Mesoderms (Fig. 143 B, me).

In anderer Weise als bei *Bonellia* verläuft die Furchung und Keimblätterbildung bei *Thalassema* (KOWALEVSKY, CONN). Bei dieser Form ist die Furchung eine äquale und deren Resultat eine Blastula, aus welcher eine Invaginationsgastrula hervorgeht. Allerdings ist die letztere bei *Thalassema mellita* durchaus nicht typisch ausgeprägt, indem die Einstülpung in eine Einwucherung von Zellen übergeht

(Fig. 144 A). Aehnlich wie bei den späteren Stadien der epibolischen Gastrula von *Bonellia* stellt auch hier das Entoderm eine solide Masse mit einer äusseren differenzierten Zellschicht und einer inneren Dottermasse dar (Fig. 144 A).

## 2. Larvenform und Metamorphose von *Echiurus* und *Thalassema*.

Die Echiuriden besitzen frei schwärmende Larven, welche mehr oder weniger deutlich die Trochophoraform erkennen lassen. Die Ausbildung der Gastrula zur Trochophora erfolgt bei *Thalassema* dadurch, dass am oberen Pol eine Verdickung des Ectoderms auftritt,

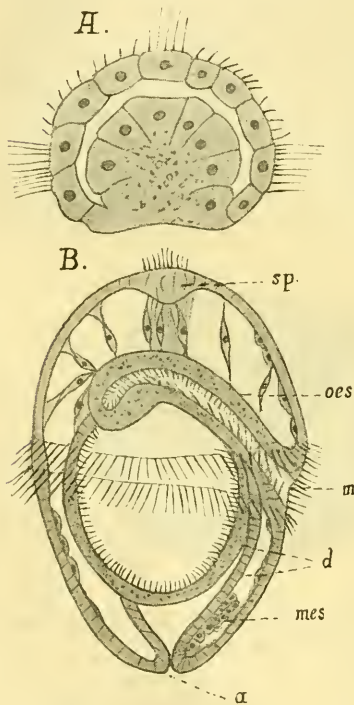


Fig. 144. A u. B Gastrulastadium und Trochophoralarve von *Thalassema mellita* (nach COHN).  
a After, d Darm, m Mund, mes Mesodermstreifen, oes Oesophagus, sp Scheitelplatte.

die Anlage der Scheitelplatte. Diese Stelle bedeckt sich mit einem Wimpereschopf, wie wir ihn in ähnlicher Weise bei den Polychätenlarven vorfanden. Bereits auf einem früheren Stadium waren an der ganzen Oberfläche des Embryos Wimpern aufgetreten, und diese sollen wie bei *Eupomatus* die Eihaut durchsetzen, so dass letztere zur Cuticula der Larve würde (COHN). Im äquatorialen Umfang der Larve tritt noch zur Zeit des Gastrulastadiums ein Ring langer Wimpern auf (Fig. 144 A). Unterhalb von ihm liegt der Blastoporus. Indem sich die Entodermzellen stark vermehren und die centrale Dottermasse von ihnen resorbirt wird, entsteht die Höhlung des Darmes. Dieselbe tritt durch die an der Stelle des Blastoporus sich bildende Mundöffnung mit der Aussenwelt in Verbindung. Durch Auswachsen des hinteren Theiles der Larve kommt der Mund mehr seitlich (entsprechend der späteren Ventralfläche) dicht hinter dem Wimperkranz zu liegen. Dieser letztere differenzirt sich dann in eine vor und eine hinter dem Mund gelegene Reihe von Wimpern (Fig. 144 B). Ausserdem tritt eine Bewimperung in der Mittellinie der Ventralfläche auf. Der Darm wächst so stark in die Länge, dass er sich in Windungen legt. Diess betrifft zumal seinen Anfangstheil. Sein Endabschnitt verschmilzt am hinteren Ende der Larve mit dem Ectoderm, wodurch der After entsteht (Fig. 144 B). Vorder- und Enddarm sollen nach COHN entodermale Bildungen sein (?). — Zwischen Ecto- und Entoderm der Larve spannen sich mesenchymatische Muskelzellen aus, und am Hinterende liegen zwei bandförmige Zellencomplexe, die Mesodermstreifen (Fig. 144 B, mes). Somit besitzt die Larve von *Thalassema* die grösste Uebereinstimmung mit der Trochophora der

angstheil. Sein Endabschnitt verschmilzt am hinteren Ende der Larve mit dem Ectoderm, wodurch der After entsteht (Fig. 144 B). Vorder- und Enddarm sollen nach COHN entodermale Bildungen sein (?). — Zwischen Ecto- und Entoderm der Larve spannen sich mesenchymatische Muskelzellen aus, und am Hinterende liegen zwei bandförmige Zellencomplexe, die Mesodermstreifen (Fig. 144 B, mes). Somit besitzt die Larve von *Thalassema* die grösste Uebereinstimmung mit der Trochophora der



übrigen Anneliden. Dasselbe gilt von der Echiurus-Larve (Fig. 145 u. 146), deren Bau und Metamorphose von HATSCHKE eingehend studirt wurde. Bei ihr wies HATSCHKE das Vorhandensein einer Kopfniere nach. Dieses paarige Organ besteht anfangs aus einem einfachen Canal, welcher am Vorderende der Mesodermstreifen ventral nach aussen mündet. Später kommt zu diesem primären ein secundärer Ast der Kopfniere hinzu, welcher sich mehrfach verzweigt (Fig. 145). Ueberhaupt macht die Larve eine ganze Anzahl von Veränderungen durch, bis sie den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht hat und dann die Larvenorgane wieder zur Rückbildung gelangen. Diess gilt wie für die Kopfniere auch für einige andere Mesodermgebilde. Ausser den für die Annelidenlarven charakteristischen Muskeln, welche das Blastocöl durchziehen, tritt bei Echiurus unter dem Ectoderm noch eine feine Membran auf, welche durch eine Vereinigung verästelter Mesodermzellen entstanden und für diese Larve charakteristisch ist. Die Mesodermstreifen entwickeln sich in der für die Anneliden typischen Weise. An ihrem

hinteren Ende liegen die Polzellen, während die Differenzirung am Vorderende ihren Anfang nimmt. Hier werden sie zuerst mehrschichtig und sondern sich in die Ursegmente. Letztere erhalten Höhlungen und dehnen sich in der bekannten Weise aus. — Ganz wie bei den übrigen Anneliden wird also auch bei den Echiuriden eine innere Segmentirung angelegt (Fig. 145), welcher insofern eine äussere entspricht, als im hinteren Abschnitt der Echiuruslarve eine grössere Anzahl segmentaler Wimperkränze auftritt (Fig. 145). Diese Segmentirung ist aber nur eine vorübergehende, denn wie die Wimperkränze werden auch die Septen zwischen den einzelnen Segmenthöhlen zurückgebildet. Von den 15 Ursegmenten, welche angelegt wurden, bleibt nur das somatische und splanchnische Blatt übrig, und infolge des Schwundes der Septen tritt die secundäre Leibeshöhle des Rumpfes mit der primären Kopfhöhle in Verbindung. Wie die Rumpfhöhle wird auch die Kopfhöhle von verästelten Zellen durchsetzt (Fig. 146), und indem diese sich zum Theil dem Ectoderm anlegen, kommt es auch im Kopfabschnitt zur Bildung des Hautmuskelschlauches, welcher im Rumpf bereits früher angelegt wurde.

Ebenfalls schon in der Larve angelegt finden wir das Nervensystem. Zu beiden Seiten der ventralen Flimmerrinne entstehen Verdickungen des Ectoderms, von denen knötchenartige Wucherungen nach innen gehen und sich segmentweise zu grösseren Zellenhaufen, den Bauchganglien, vereinigen (Fig. 145 u. 146). So entstehen die beiden Seitenstränge, zu denen noch ein Mittelstrang hinzukommt. Letzterer hebt sich vom Ectoderm der Flimmerrinne ab. Zuerst steht der ganze Bauchstrang noch in inniger Verbindung mit dem Ectoderm, doch löst sich diese allmählich, und der Bauchstrang rückt dadurch nach innen. Die Anlage des beim ausge-

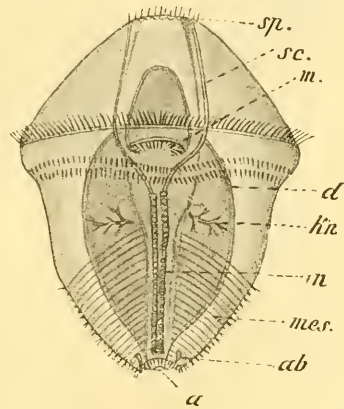
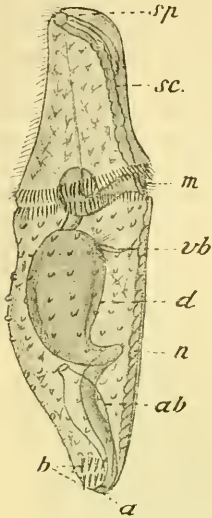


Fig. 145. Trochophoralarve von Echiurus (nach HATSCHKE).

*a* After, *ab* Analblase, *d* Darm, *kn* Kopfniere, *m* Mund, *mes* Mesodermstreifen, *n* Bauchganglien, *sc* Schlundcommissur, *sp* Scheitelplatte. Die Wimperkränze des hinteren Körpertheiles sind nur durch die Wimpern am Rande angedeutet.

bildeten Thier wenig umfangreichen oberen Schlundganglions lernten wir als Scheitelplatte schon früher kennen. Von ihr aus verlaufen zwei Stränge nach hinten, umziehen die Mundöffnung und vereinigen sich mit dem Bauchstrang. Dadurch sind die bei den Echiuren besonders umfangreichen Schlundcommissuren gebildet (Fig. 145 u. 146 *sc*).



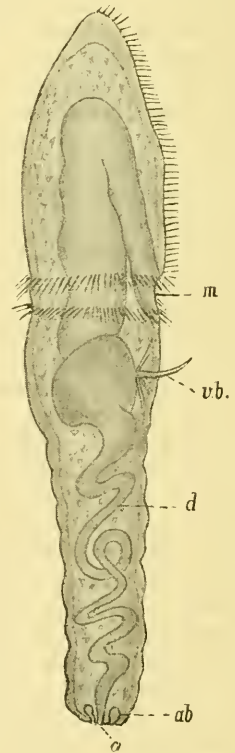
**Fig. 146.** Larve von *Echiurus* (nach HATSCHKE).

*a* After, *ab* Anablase, *b* Borstenkränze am hinteren Körperende, *d* Darm, *m* Mund, *n* Bauchganglienkeite, *sc* Schlundcommissur, *sp* Scheitelplatte, *vb* ventrale oder Hakenborsten.

gegen den Längsdurchmesser zurücktritt (Fig. 145 u. 146). An der Oberfläche machen sich die Reihen von Hautwarzen bemerkbar und es brechen die ganz ähnlich wie bei den Chätopoden in den Borstensäcken (dicht unter dem Ectoderm) gebildeten Hakenborsten nach aussen durch (Fig. 146). — Die weitere Entwicklung besteht vor Allem in einem starken Wachstum des hinteren Körperabschnittes, der sich dadurch der Wurmform nähert, wie aus dem in Fig. 147 abgebildeten Larvenstadium von *Thalassema* ersichtlich ist. Auch bei ihm sind die Wimperkränze noch vorhanden. Mit der allmählichen Rückbildung derselben, welche bald eintritt, nähert sich die Larve immer mehr der Gestalt des ausgebildeten Thieres. Der orale und präorale Theil der Larve gestaltet sich zum Kopflappen um, während der hintere Abschnitt noch mehr in die Länge wächst.

Die mit dem Darm gemeinsam nach aussen mündenden Analblasen (Fig. 145 u. 146) entstehen nicht, wie man glaubte, vom Darm aus, sondern werden im somatischen Blatt des Mesoderms gebildet. Hier liegen sie im Endsegment des Körpers als zwei compacte walzenförmige Gebilde, die sich später aushöhlen und seitlich vom After mit dem Ectoderm in Verbindung treten. Zugleich wachsen sie nach innen vor. Ihr mittlerer Theil erscheint aufgetrieben, und das innere Ende öffnet sich durch einen wimpernden Trichter frei in die Leibeshöhle (Fig. 146 *ab*). Ihre ganze Entstehungsweise documentirt die Analblasen als Nephridien, die erst secundär mit dem Enddarm eine Verbindung eingingen.

Der Darm zeigt nicht mehr eine so bedeutende Weite im Verhältniss zum ganzen Körper, wie man aus der Fig. 146 erkennt, dagegen ist er mehr in die Länge gewachsen und macht mehrfache Windungen, die sich später noch verstärken. Auch äusserlich hat sich die Larve unterdessen verändert, indem ihr Querdurchmesser



**Fig. 147.** Späteres Larvenstadium von *Thalassema mellita* (nach COHN).

*a* After, *ab* Anablase, *d* Darm, *m* Mund, *vb* ventrale oder Hakenborsten.

### 3. Larvenform und Metamorphose von Bonellia.

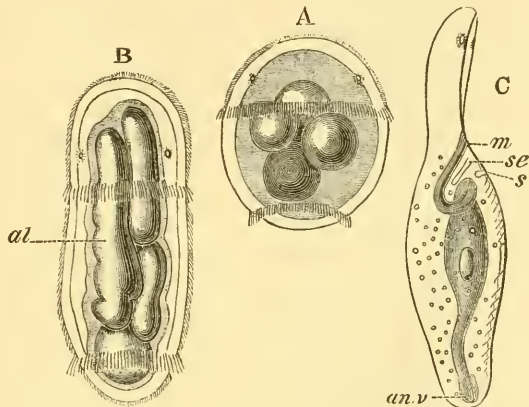
Weniger stark mit der Trochophora übereinstimmend als die Larven von Echiurus und Thalamsema ist diejenige von Bonellia, doch lässt auch sie sich auf die Trochophora zurückführen. Offenbar ist sie stark modificirt, wie ihre innere Organisation beweist, die weniger für ein freies Leben geeignet ist. Wir schildern die Entwicklung von Bonellia nach SPENGLER.

Die anfangs kugelförmige Larve von Bonellia besitzt ausser dem vorderen noch einen hinteren Wimperkranz (Fig. 148 A). Der vordere entspricht allem Anschein nach dem vorderen Wimperkranz der Thalamsema und Echiuruslarve, zumal auch bei der letzteren in der Umgebung des Afters ein Wimperkranz sich findet. Vorn treten zwei Augenflecke auf (Fig. 148 A und B). Der Darm ist noch nicht als solcher differenzirt und

**Fig. 148.** Entwicklungsstadien von Bonellia (nach SPENGLER aus BALFOUR'S Handbuch).

A u. B Larven mit vorderem und hinterem Wimperkranz. C Junge Bonellia.

al Darmcanal, an. v Analblase, m Mund, s Anlage des ventralen Hakens, se Excretionsorgane.



erhält erst später seine Ausbildung. Die Larve streckt sich in die Länge, plattet sich dorsoventral ab und bedeckt sich mit Wimpern (Fig. 148 B). Sie hat ein mehr Turbellarien-ähnliches Aussehen, und ihre Gestaltung weist auf eine kriechende Lebensweise hin, die sie auch wirklich führt.

Die weitere Entwicklung der Larve macht sich zunächst in Bezug auf ihre innere Organisation geltend. Vom Ectoderm hat sich das obere Schlundganglion differenzirt, und später kommt auch die Schlundcommissur, sowie der Bauchstrang zur Anlage. Das Entoderm ist zu einer einschichtigen Lage von Zellen geworden, welche die centrale Dottermasse sackförmig umgiebt. An dieser Anlage des Darmes macht sich vorn ein zapfenförmiger Anhang bemerkbar, die erste Andeutung des Oesophagus, der später in der Gegend des vorderen Wimperkranzes (wahrscheinlich hinter demselben) nach aussen durchbricht. Zwischen Ectoderm und Entoderm liegt das Mesoderm, welches sich im grössten Theil des Körpers in ein somatisches und splanchnisches Blatt gespalten hat, während es im Kopfabschnitt eine compacte Masse blasiger Zellen darstellt. Ausser den zu Muskulatur und Peritoneum umgestalteten Mesodermelementen sind noch andere vorhanden, welche in der Leibeshöhle liegen. Diese wandeln sich zu Blutzellen-ähnlichen Gebilden um, welche in der Leibeshöhle flottiren. Damit kommt erst die Bildung einer weiten Leibeshöhle zu Stande. Aus der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle gehen die Gefässe hervor.

Mit den geschilderten inneren Entwicklungsvorgängen hat sich auch eine äussere Veränderung der Gestalt vollzogen. Die Bewimperung des Körpers schwindet grösstentheils, und der vordere Körperabschnitt wächst nunmehr bedeutend in die Länge. Seine noch bewimperte ventrale Fläche senkt sich ein, und er erhält dadurch eine löffelförmige Gestalt (Fig. 148 C), wodurch ein ähnliches Stadium wie bei *Echiurus* zu Stande kommt. Später bilden sich da, wo die Augenflecke liegen, Vorsprünge am Kopflappen. Indem dieselben weiter auswachsen kommt die Zweitheilung des Kopflappens zu Stande, welche das Weibchen von *Bonellia* auszeichnet.

Von inneren Veränderungen ist noch der weiteren Ausbildung des Darmes zu gedenken, dessen centrale Dottermasse resorbirt wird. An der Basis des Kopflappens bricht die Mundöffnung durch, während der After am Hinterende der Ventralseite zur Anlage kommt. Die Analblasen sollen nach SPENGLER als Ausstülpungen des Enddarms entstehen (Fig. 148 C). Wir sahen, dass bei *Echiurus* ihre Entstehung anders dargestellt wird und sie demnach eher als Nephridien aufzufassen sind (pag. 206). — Als provisorische Excretionsorgane deutet SPENGLER ein Paar Schläuche, die hinter dem Munde auftreten (Fig. 148 C). Dicht hinter diesen kommen die ventralen Borsten zur Anlage (Fig. 148 C).

Auch die erste Anlage des Ovariums wurde von SPENGLER beobachtet. Dasselbe bildet sich in ganz ähnlicher Weise wie bei andern Anneliden aus der peritonealen Bekleidung der Blutgefässe hervor und zwar hier am hinteren Abschnitt des ventralen Gefässes. Als Leitungsapparat der Geschlechtsproducte dient ein Schlauch, der zwar als Nephridium aufzufassen, von dem aber nicht recht ersichtlich ist, ob und wie er zu den von SPENGLER beobachteten provisorischen Excretionsorganen in Verbindung steht.

Die bisherige Darstellung der *Bonellia*-Entwicklung galt nur für die Weibchen. Die Entwicklung der kleinen im Uterus lebenden Männchen gestaltet sich dadurch weit einfacher, dass die Männchen auf der Stufe der bewimperten Larve verharren. Die Larven, welche sich zu Männchen entwickeln, suchen die wimpernde Rinne am Kopflappen der Weibchen auf und setzen sich dort fest. Sie verlieren die beiden Wimperkränze, behalten aber das gleichmässige Wimperkleid. Ihre innere Organisation entspricht im Ganzen derjenigen der Weibchen, nur machen sich gewisse Vereinfachungen geltend; so fehlen z. B. Mund und After. Auch beim Männchen gehen die Genitalproducte aus den Zellen des Peritoneums hervor. Von diesem lösen sich Ballen von Samenzellen los und fallen in die Leibeshöhle, um von hier aus später durch den Trichter des Samenschlauchs aufgenommen zu werden. — Nachdem die Männchen kurze Zeit am Kopflappen des Weibchens verharren, wandern sie in den Oesophagus ein, um hier ihre Metamorphose zu vollenden. Im Oesophagus fand SPENGLER bis zu 18 Männchen. Später verlassen sie den Oesophagus und begeben sich in den Uterus, wo gewöhnlich 6—8 oder mehr Männchen angetroffen werden.

### Allgemeines.

Bezüglich der Stellung der Echiuriden schliessen wir uns HATSCHEK's Auffassung an (No. 51), welcher in ihnen eine Abtheilung der Anneliden sieht und sie zu den Chätopoden in Beziehung bringt. Gestalt und innere Organisation der Larven, sowie die Entstehungsweise der Borsten lassen diese Auffassung als völlig gerechtfertigt erscheinen. Wenn eine Segmentirung zwar bei dem ausgebildeten Thier nicht mehr vorhanden ist, so wurde sie doch in entsprechender Weise wie bei den

Chätopoden und Archianneliden in der Larve angelegt. Das Zurücktreten der Segmentirung und die Reduction der Borsten, sowie die enorme Ausdehnung des Kopflappens oder sog. Rüssels lässt die Echiuriden als einigermassen modificirte Formen erscheinen.

### III. Dinophilus.

Obwohl die Entwicklung von *Dinophilus* des Genauereren noch nicht bekannt ist, ziehen wir diese aberrante Gattung dennoch in den Kreis unserer Betrachtung, da das ausgebildete Thier selbst gewissermassen auf dem Stadium einer Annelidenlarve zu stehen scheint.

In seiner äusseren Gestalt (Fig. 149) zeigt *Dinophilus* auffallende Aehnlichkeit mit gewissen polytrochen Annelidenlarven, so mit denen von *Ophryotrocha* und einer noch nicht beschriebenen Syllideenlarve, welche wir bei Triest im Auftrieb beobachteten. Diess gilt nicht nur für die Wimperkränze, sowie auch für die Vertheilung der Tasthaare und den ventralen schwanzähnlichen Fortsatz, sondern für den ganzen Habitus des Wurmes überhaupt. Sowohl der Schwanzanhang des *Dinophilus* wie der betr. Annelidenlarven (*Ophryotrocha spec.*) ist gegliedert. Dadurch, wie auch durch seine ventrale Stellung erinnert er an den Fuss der Rotatorien, ein Vergleich, der wohl nicht als ganz gegenstandslos erscheint, wenn man an die früher betonte Uebereinstimmung in der Organisation der Trochophoralarve mit derjenigen der Rotatorien denkt (pag. 170). Sollte sich die Angabe als richtig erweisen, dass die fünf Paare von Nephridien, welche dem *Dinophilus* zukommen (Fig. 149), gegen die Leibeshöhle blind geschlossen sind (E. MEYER), so würden auch in dieser Beziehung Verhältnisse vorliegen, wie sie sich bei den Annelidenlarven und bei den Rotatorien finden. In Bezug auf die übrige Organisation, z. B. den Bau des Nervensystems ist *Dinophilus direct* mit den Archianneliden verglichen worden.

*Dinophilus* legt seine Eier zu mehreren vereinigt in durchsichtigen gelatinösen Kapseln ab. Bei *Dinophilus apatris* (*gyrociliatus*) finden sich in diesen Kapseln ausser grösseren ovalen noch andere, mehrmals kleinere, rundliche Eier, und zwar verhält sich die Zahl der ersteren zu den letzteren ungefähr wie zwei zu eins. Aus den grösseren Eiern gehen die Weibchen, aus den kleineren die Männchen hervor, wenn, wie bei *D. apatris* (*gyrociliatus*), eine grosse Verschiedenheit in Gestalt und Grösse beider Geschlechter vorhanden ist (KORSCHULT).

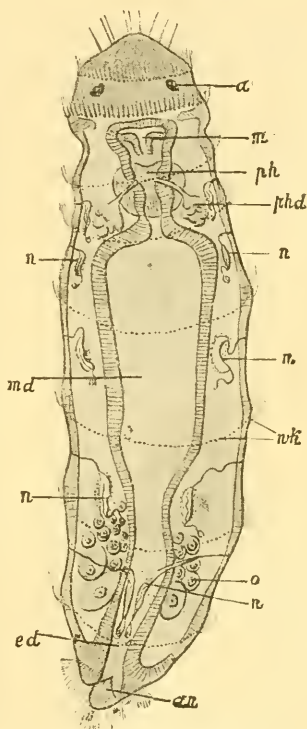


Fig. 149. Weibchen von *Dinophilus gyrociliatus* (nach E. MEYER aus A. LANG'S Lehrbuch der vergl. Anat.).

a Auge, an After, ed Enddarm, m Mund, md Mitteldarm, n Nephridien, o Ovarium, ph Pharynx, phd Pharyngealdrüsen, wk Wimperkranz.

Die Furchung ist bei beiderlei Eiern eine inäquale und soll nach KORSCHULT'S Angaben, die von HARMER bestätigt werden, zur Bildung einer epibolischen Gastrula führen. REPIACHOFF beschreibt dagegen für die grossen Eier von *D. gyrociliatus*, das Auftreten einer Invaginations-gastrula, welche aus einer einseitig verdickten Blastula hervorging. Der Blastoporus scheint zum Mund zu werden. Neben ihm differenzieren sich zwei grosse Zellen, welche nach REPIACHOFF'S Beobachtung in das Blastocöl hineinrücken und dort ähnlich wie bei den übrigen Anneliden die beiden Mesodermstreifen erzeugen. Das obere Schlundganglion bemerkt man dicht am Ectoderm anliegend.

Uebrigens scheinen die letzterwähnten Angaben wenig sicher begründet, was aber von der Entwicklung des *Dinophilus* bekannt ist, stimmt mit der Annelidenentwicklung zusammen, wie ja auch seine ganze Organisation auf die Zugehörigkeit zu den Anneliden hinweist.

Aus der Thatsache, dass bei *Dinophilus* ein höchst auffälliger Geschlechtsdimorphismus vorkommt, insofern die Männchen weit kleiner und niedriger organisirt sind als die Weibchen, des Darmes, der Augen und segmentalen Wimperkränze entbehren (KORSCHULT), hat man ebenfalls auf Beziehungen der Gattung *Dinophilus* zu den Rotatorien geschlossen, doch scheinen diese Schlüsse nicht berechtigt, wenn man sieht, wie bei einigen Arten (*D. apatris*, bezw. *D. gyrociliatus*) der erwähnte Geschlechtsdimorphismus auftritt, während bei ganz ähnlich gestalteten Species wie *D. vorticoides*, *gigas* und *taeniatus* (nach O. SCHMIDT, WELDON und HARMER) die Männchen ganz wie die Weibchen gestaltet sind, abgesehen von den eigentlichen Geschlechtscharacteren.

#### IV. Myzostoma.

Myzostoma, dieser scheibenförmige, mit paarweise angeordneten hakentragenden Fusstummeln versehene Parasit der Crinoiden, setzt seine Eier in grösseren Massen ab, ohne ihnen besondere Sorgfalt zuzuwenden. Die von einer structurlosen Haut umschlossenen Eier werden ausserhalb des mütterlichen Körpers befruchtet, nachdem sich die beiden Richtungskörper gebildet haben. Die befruchteten Eier fallen zu Boden. Ihre Entwicklung ist von METSCHNIKOFF an *Myzostoma cirriferum* und später etwas ausführlicher von BEARD an *Myzostoma glabrum* studirt worden. Die inäquale Furchung führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula, von deren sechs inneren Zellen sich die beiden, dem Blastoporus zunächst gelegenen durch ihr dunkleres Aussehen als Mesodermzellen documentiren sollen. Bald nachher treten an den Ectodermzellen rings um die Larve Wimperhaare in büschelförmiger Vertheilung auf, und der eiförmige Embryo durchbricht nunmehr die Eischale. Bald wird seine Gestalt birnförmig. Jetzt tritt in der Gegend des Blastoporus eine Ectodermeinstülpung, die Anlage von Mund und Vorderdarm auf. Dieselbe wächst nach innen vor und verbindet sich mit dem Magen, welcher sich unterdessen aus den reichlich vermehrten Entodermzellen gebildet hat. Am hinteren zugespitzten Ende der Larve entsteht der After. Es ist nicht recht zu ersehen, ob er ebenfalls durch eine Ectodermeinstülpung oder durch blosser Verschmelzung von Ecto- und Entoderm gebildet wird. Vor dem After tritt eine Papille auf, welche später ziemlich umfangreich wird und nunmehr als Ende des Körpers erscheint, während die Afteröffnung dadurch dorsal verlagert wird (Fig. 150). Die folgenden Stadien sind dadurch characterisirt, dass sich die über den ganzen Körper

vertheilte Wimperung auf bestimmte Bezirke zurückzieht. Diese sind erstens das Vorderende des präoralen Körpertheils, welches als Scheitelfeld erscheint und ein Büschel steifer Cilien trägt (Fig. 150), sodann ein dicht hinter dem Mund gelegener Wimperkranz, sowie ein zweiter in der Umgebung des Afters und endlich ein Büschel steifer Cilien an der Spitze des Schwanzanhanges (Fig. 150). Gleichzeitig mit den Veränderungen in der Bewimperung treten zu beiden Seiten des Körpers hinter dem postoralen Wimperkranz die Anlagen von Borsten auf, welche sich bald bedeutend verlängern und schliesslich ungefähr die Länge der ganzen Larve erreichen.

Es ist nicht zu verkennen, dass diese Larve von *Myzostoma* eine sehr grosse Aehnlichkeit mit den Annelidenlarven besitzt, wenn auch das Fehlen des präoralen Wimperkranzes, welcher von BEARD nicht aufgefunden werden konnte, die völlige Uebereinstimmung mit der *Trochophora* hindert. Das verdickte Scheitelfeld, die beiden Wimperkranze, die Tasthaare am Vorder- und Hinterende, wie auch die innere Gestaltung der Larve sind ganz Anneliden-ähnlich. Der Schwanzanhang findet sich in ganz übereinstimmender Weise mit Tasthaaren besetzt und als Fortsetzung der Ventralfläche bei den Larven von *Telepsavus* und *Ophryotrocha*. Desgleichen weisen die wahrscheinlich in Ectodermsäckchen entstehenden provisorischen Borsten der *Myzostomal*arve auf die entsprechenden Gebilde einiger Annelidenlarven hin (man vgl. z. B. die Abbildung von *Mitraria*, Fig. 124, pag. 182). Jedenfalls sind der übereinstimmenden Merkmale zwischen *Myzostoma*- und Annelidenlarven sehr viele, und auch die weitere Entwicklung enthält noch gemeinsame Züge, so die Bildung der Fussstummel und ihrer Borsten- oder Haken-tragenden stummelähnlichen Fortsätze.

Nachdem sich die Larven etwa sieben Tage frei am Grunde der Aquarien bewegt haben, werfen sie die provisorischen Borsten ab und begeben sich an eine Antedon, auf welcher sie wurmartig kriechend angetroffen werden, denn auch die larvale Bewimperung ist unterdessen zurückgebildet worden. Die weitere Ausbildung der Larve ist eine ziemlich einfache. Der Körper, welcher bis jetzt nach vorn breiter und hinten schmaler war (Fig. 150), ändert seine Gestalt in der Weise, dass er nach hinten breit anschwillt und nunmehr vorn schmaler erscheint. Die Hauptveränderungen der Larvengestalt sind durch das Auftreten der Fussstummel gegeben, welches von vorn nach hinten vor sich geht, so wie bei den Polychäten auch. Wie bei diesen die Borsten sollen auch die Haken in Ectodermsäckchen entstehen. Desgleichen dürfte sich eine von vorn nach hinten fortschreitende segmentartige Differenzirung der zwischen Oberhaut und Darm gelegenen dichten Mesodermmasse auf die Segmentirung der Mesodermstreifen bei den Anneliden zurückführen lassen.

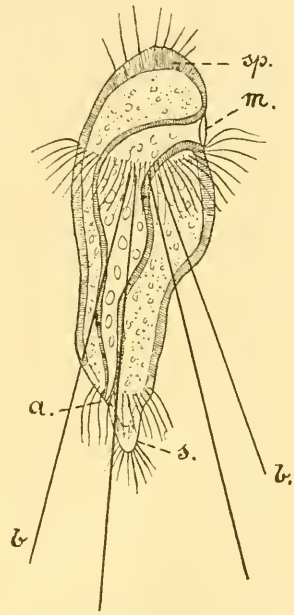


Fig. 150. Larve von *Myzostoma glabrum* (nach BEARD).

*a* After, *b* Borsten, *m* Mund, *s* Schwanzanhang, *sp* Scheitelfeldplatte.

Ein grosser Theil dieser Mesodermzellen tritt als Muskulatur in Beziehung zu den Füssstummeln. Andere legen sich an Mittel- und Vorderdarm. Die letzteren bewirken die Bildung des vorstülpbaren Rüssels. Bisher bewahrte der Darmcanal seinen einfachen Character; zur Zeit, da die Bildung der Füssstummel beendigt ist, zeigen sich an ihm Ausstülpungen, und dadurch kommt die verzweigte Gestalt des Darmcanals zu Stande. — Was die Bildung des Nervensystems betrifft, so soll die Scheitelplatte, welche als larvales Centralorgan zu betrachten ist, nach BEARD zu Grunde gehen, doch da dieser Forscher das Vorhandensein eines sich allerdings vorfindenden oberen Schlundganglions und Schlundringes nicht erkannte, so ist wohl möglich, dass ersteres aus der Scheitelplatte hervorgeht und dass, wie bei anderen Anneliden, eine Verbindung mit dem als Ectodermverdickung entstehenden Bauchmark auch in Bezug auf die Entwicklung vorhanden ist. Das Bauchmark zeigt nach NANSEN und v. WAGNER die gewöhnliche Form der mit Quercommissuren versehenen Ganglienreihe, besitzt also eine segmentale Anordnung.

Ueber die Entstehung der mesodermalen Gebilde sind die Angaben wenig sichere. Eine eigentliche Leibeshöhle ist nicht vorhanden, sondern sie ist von parenchymatischem Gewebe erfüllt und wird von Muskelfasern durchzogen, doch ist bei den Autoren (NANSEN, BEARD) von einem Epithel der Leibeshöhle die Rede, aus welchem die Geschlechtsproducte entstehen. So scheint es, als wenn die Hohlräume, welche die Geschlechtsproducte enthalten, den Resten der Leibeshöhle entsprechen. Segmentalorgane sind nicht nachgewiesen, doch werden von BEARD die Oviducte, von NANSEN die früher als Saugnäpfe bezeichneten, paarweise vorhandenen und bewimperten Einsenkungen der Körperoberfläche für Ueberreste davon gehalten, ohne dass bis jetzt genügende Gründe für diese Auffassung beigebracht werden konnten. — Die Geschlechtsorgane gelangen bei *Myzostoma* nicht immer in gleicher Weise zur Ausbildung. Ausser den hermaphroditischen Individuen finden sich weit kleinere männliche Thiere (complemental males), welche an jenen leben. Die Thatsache, dass in ihnen auch die Oviducte aufgefunden wurden (NANSEN), weist darauf hin, dass man es in ihnen nicht mit eigentlichen getrennt geschlechtigen Individuen (BEARD), sondern mit nur unvollkommen entwickelten Hermaphroditen zu thun hat.

Die Stellung, welche wir der Gattung *Myzostoma* anweisen, scheint durch die Art und Weise ihrer Entwicklung gerechtfertigt zu sein. Dieselbe characterisirt sie als einen allerdings ziemlich abweichenden Zweig des Annelidenstammes, der wohl infolge der parasitischen Lebensweise so starke Abänderungen erlitten hat. Die ihr früher im Anschluss an das Arthropodenreich zugewiesene Stellung musste hinfällig werden, als man die Entwicklung kennen lernte. Die Form der Larven und deren innere Organisation, sowie die Bewimperung, welche auch dem ausgebildeten Thier zukommt, trennt sie streng von den Arthropoden.

## V. Hirudineen.

Die Hirudineen legen ihre Eier wie die Oligochäten in Cocons ab, welche auf dieselbe Weise wie bei diesen, nämlich durch ein erhärtendes Secret von Hautdrüsen gebildet werden. Die Cocons zeigen, entsprechend der Grösse der Thiere selbst, verschiedenen Umfang. Beim medicinischen Blutegel werden sie über 2 cm lang. Ebenso differirt ihre Form bei verschiedenen Arten und Gattungen. Die von *Hirudo* und



*Aulastoma* sind ellipsoidisch und zeigen noch eine Schicht spongöser Substanz über der eigentlichen Schale, die sie wahrscheinlich vor dem Vertrocknen schützen soll (LEUCKART). Sie werden in die Erde abgelegt. Die abgeplatteten Cocons von *Clepsine* und *Nephele* findet man im Wasser an feste Gegenstände festgeklebt. *Clepsine* bedeckt den Cocon mit dem Leibe und übt auch fernerhin eine Brutpflege, indem sie die aus dem Cocon geschlüpften Jungen an der Bauchseite befestigt mit sich herumträgt. — Der Cocon enthält gewöhnlich eine grössere Anzahl von Eiern, beim medicinischen Blutegel bis zu 20. Kieferegel und Rüsselegel unterscheiden sich insofern, als die Cocons der ersteren mit Eiweiss gefüllt sind, in welchem sich die Eier eingebettet finden, während bei den Rüsselegeln die Cocons der Eiweissmasse entbehren und die weit umfangreicheren Eier reihenweise und in grosser Anzahl neben und übereinander aufgeschichtet liegen, bei *Clepsine* z. B. bis zu 200. Dementsprechend sind die Eier der Kieferegel klein u. dotterarm; die Embryonen verlassen auf frühem Entwicklungsstadium das Ei und schwimmen wie die Oligochäten als Larvenformen in der Eiweissmasse des Cocons, von der sie sich nähren. Erst nach mehreren Wochen verlassen sie den Cocon. Die Rüsselegel dagegen, deren grosse und dotterreiche Eier den Embryonen genügende Nahrung bieten, durchbrechen erst auf einer weit höheren Entwicklungsstufe die Eihaut und verlassen auch bald darauf den Cocon.

## 1. Furchung, Keimblätterbildung und Anlage der äusseren Körperform.

### A. Rhynchobdelliden.

Die Furchung der Eier lässt sich infolge des grösseren Umfangs am besten bei den Rhynchobdelliden verfolgen und ist wiederholt an *Clepsine* studirt worden. Nach WHITMAN entstehen infolge des Einschneidens zweier Verticalebenen zuerst drei kleinere und eine grössere Furchungskugel, die durch ihre Lage bereits die spätere Orientirung des Wurmkörpers andeuten. Die drei kleineren bezeichnen das Vorderende, die grösseren den hinteren Theil des Wurmes. Sodann knospen am animalen Pol vier kleine Blastomeren aus den vier grossen hervor, womit das auch sonst vielfach auftretende Stadium von 4 Makro- und 4 Mikromeren erreicht ist (Fig. 151 A). Die weiteren Umwandlungen bestehen darin, dass die hintere grosse Furchungskugel in zwei Blastomeren von ungefähr gleicher Grösse zerfällt (Fig. 151 B), von denen WHITMAN die eine als Neuronophroblast, die andere als Mesoblast bezeichnet, entsprechend ihrem späteren Schicksal. Der Mesoblast zerfällt bald in zwei Zellen, die vorläufig keine bilatral symmetrische Lagerung zeigen, wie man von den Urzellen des Mesoderms erwarten sollte. Die eine von ihnen liegt mehr nach hinten, die andere nach vorn unterhalb der Mikromeren, deren Zahl sich bald vermehrt, wie es scheint, zunächst auf Kosten der Makromeren (Fig. 151 B). Mit Ausnahme dieser Production von Mikromeren am animalen Pol, nehmen die vorderen drei Makromeren keinen Antheil an der weiteren Furchung. Sie enthalten den Nährdotter des Eies und liefern später das Zellmaterial für die Bildung des Mitteldarms; sie sind demnach als Entoblasten zu bezeichnen. Zur Zeit, da sich der Neuronophroblast in 8 Zellen theilt, die sich symmetrisch am hinteren Pol lagern (Fig. 151 C), treten in den

Entoblasten weitere Kerne auf, ohne dass mit diesem Vorgang eine Zertheilung der Entoblasten selbst verbunden wäre. Ausserdem werden aber einige von Anfang an distincte Zellen von ihnen abgeschnürt, die sich unter die Schicht der Mikromeren anlagern und als die ersten Entodermzellen anzusehen sind. Zu ihnen kommen dann späterhin solche hinzu, welche sich in dem Innern der Entoblasten differenzirt haben, so dass ein Unterschied zwischen beiden nicht mehr zu machen ist.

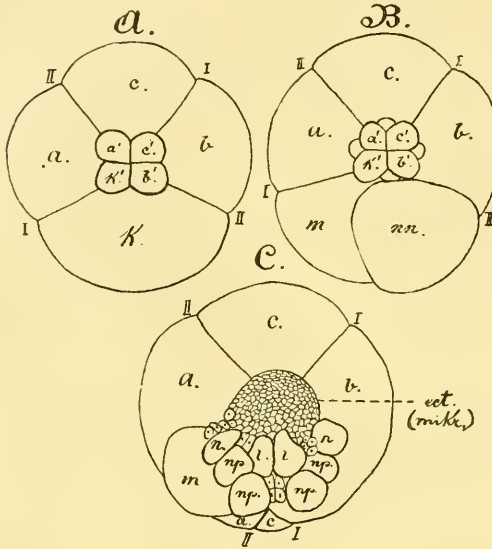


Fig. 151. A—C Furchungsstadien von Clepsine, schematisch (nach WHITMAN).

I und II bezeichnen die Richtung der ersten und zweiten Theilungsebene; a, b, c die zu Entoblasten werdenden Makromeren; k die den Keimstreifen liefernde Makromere; a', b', c', k' Mikromeren, die aus den Makromeren a, b, c u. k hervorgingen. m Mesoblast, n Neuronophroblast, np Nephroblasten, l Polzellen der lateralen Zellreihen des Keimstreifens, ect (mikr.) Descendenten der Mikromeren.

Der Embryo stellt auf der Stufe, bis zu welcher wir ihn verfolgten, eine solide Zellenmasse dar, gebildet von den drei Makromeren (Entoblasten), welche von der Scheibe der bereits sehr zahlreich gewordenen Mikromeren zum Theil überlagert werden (Fig 151 C). Unter den letzteren, also zwischen ihnen und den Entoblasten, liegt bereits eine Anzahl von Entodermzellen, während die im Innern der Entoblasten auftretenden Kerne die Bildung eines weiteren Zellenmaterials für das Entoderm vorbereiten. Am hinteren Pol treten die beiden Gruppen von je vier grösseren Zellen (Neuronophroblasten) hervor (Fig. 151 C), und darunter, etwas mehr in die Tiefe gerückt, lagern sich die beiden Mesoblasten, nunmehr ebenfalls in symmetrischer Anordnung, was aus der Figur noch nicht zu erkennen ist.

Die beiden Gruppen von je fünf Zellen am Hinterende sind insofern von grosser Wichtigkeit, als aus ihnen der grösste Theil des Blutegelskörpers hervorgeht. Da sie aber ihren Ursprung auf die hintere der anfänglich vorhandenen vier Makromeren zurückleiten, so ist es diese, welcher der bei weitem umfangreichste Theil des Körpers seine Entstehung verdankt. Jene beiden Zellgruppen ändern sich auf die Weise, dass von jeder der zehn Zellen durch fortgesetzte Theilung nach vorn neue Zellen abgeschnürt werden, ein Vorgang, welcher mit der Vermehrung der Polzellen des Mesoderms bei den Chätopoden zu vergleichen ist und auch zu einem ähnlichen Resultat führt. Es entstehen nämlich jederseits vier nebeneinander liegende Zellenreihen, diejenigen

der Neuronephroblasten und eine etwas tiefer gelagerte, die der Mesoblasten. Alle zusammen bilden die beiden „Keimstreifen“, die aber, wie später gezeigt werden soll, nicht ohne Weiteres auf die Mesodermstreifen der Chätopoden zu beziehen sind.

Infolge der reichlichen Zellvermehrung wachsen die Keimstreifen nach vorn aus, und gleichzeitig mit ihnen fortschreitend nimmt auch die Schicht der unterdess bedeutend vermehrten Mikromeren an Ausbreitung zu. So werden die Entoblasten von den Keimstreifen und den Descendenten der Mikromeren allmählich unwachsen. Während die beiden Keimstreifen anfangs divergiren, vereinigen sich ihre Enden später am vorderen Theil des Embryos (Fig. 152 A). Nunmehr strecken sie sich,

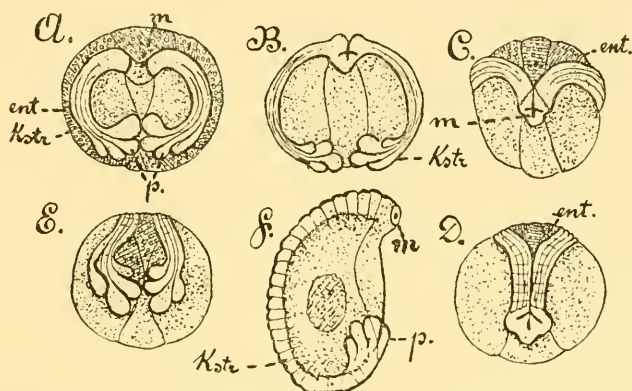


Fig. 152. A—F Embryonen von Clepsine, die Ausbildung des Keimstreifens erläuternd (nach WHITMAN).

Zwischen den Keimstreifen (*kstr*) ist der schon vom Ectoderm überwachsene Theil punktirt. Die Entoblasten (*ent*) sind schraffirt.

*m* Gegend des Mundes, *p* Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens.

so dass sie ungefähr in der grössten Peripherie des Embryos gelagert erscheinen (Fig. 152 B). Ihre weitere Lagenveränderung vollzieht sich dann in der Weise, dass ihr Anfangs- und Endpunkt fixirt erscheint, sie selbst jedoch nach der Ventralseite hinabgleiten und so auf einander rücken, um sich schliesslich in der ventralen Mittellinie zu vereinigen. (Fig. 152 F). Die Figur 152 C, welche gegen 152 B um 90° gedreht erscheint, zeigt den Beginn dieses Vorgangs, während in Fig. 152 D die Verschmelzung der Keimstreifen, welche von vorn nach hinten fortschreitet, schon weiter vor sich gegangen ist, Fig. 152 E zeigt die dazu gehörige andere Halbkugel und lässt erkennen, dass die Keimstreifen hier noch nicht völlig vereinigt sind. Diess ist jedoch der Fall in Fig. 152 F, welche den Embryo in der Profilansicht zeigt.

Indem die von den Mikromeren herstammende Schicht kleiner Zellen dem Wachsthum der Keimstreifen folgt, wird der Embryo von einer oberflächlichen Zellenlage umgeben, welche nach WHITMAN die Epidermis liefert. Ausserdem soll aber aus diesen Zellen der Kopftheil des Wurmes hervorgehen und zwar vielleicht in entsprechender Weise, wie sich aus den Keimstreifen der Rumpf bildet, denn nur dieser verdankt den Keimstreifen seinen Ursprung (WHITMAN, BERGH).

Während der geschilderten Vorgänge haben sich auch im Entoderm gewisse Veränderungen vollzogen, welche die Bildung des Mitteldarms veranlassen. Schon früher hatten sich oben von den Entoblasten einige Zellen

abgelöst. Ihnen folgen andere, indem die Kerne aus den Entoblasten an deren Oberfläche steigen, sich mit Plasma umgeben und den schon vorhandenen Zellen in Form eines anfangs flachen, später kubischen Epithels anfügen. Die Bildung des Mitteldarms beginnt am Vorderende, um von da aus besonders rasch an der Ventralseite nach hinten fortzuschreiten. Schliesslich umgibt der fertig gebildete Mitteldarm die nunmehr zum Werth blossen Nahrungsdotters herabgesunkenen Entoblasten. Am Vorderende verbindet sich mit dem Mesenteron der als Ectoderm-einstülpung entstandene Pharynx. Schon sehr früh erscheint in der Gegend der zuerst gebildeten Ectodermzellen (Mikromeren) eine leichte Einsenkung, welche in späteren Stadien dahin zu liegen kommt, wo sich die beiden Keimstreifen treffen (Fig. 152 *m*). Diese Grube bezeichnet die spätere Pharyngealeinstülpung. Letztere tritt als eine solide Wucherung des Ectoderms auf, welche in jener Grube gelegen ist. Später höhlt sie sich aus und verschmilzt mit dem Entoderm. Dieses kleidet einen Theil des Rüssels aus, während der übrige Theil des Rüssels und die Rüsselscheide vom Ectoderm gebildet wird. Der After entsteht erst später.

Wenn der Embryo soweit entwickelt, d. h. wenn die Umwachsung vollendet ist und seine Oberfläche ganz geschlossen erscheint, verlässt er das Ei und bald auch den Cocon, um an der Bauchseite der Mutter angeheftet seine weitere Ausbildung zu erfahren. Im Bezug auf die äussere Körperform besteht dieselbe darin, dass sich an ihr eine Segmentirung zu erkennen giebt, welche auf die Gliederung der Keimstreifen zurückzuführen ist (Fig. 152 *F*). Diese Gliederung tritt in ähnlicher Weise wie bei den Chätopoden, nämlich von vorn nach hinten fortschreitend auf. — Ausserdem ändert sich die Gestalt dadurch, dass der anfangs am Rücken flache und an der Bauchseite stark gekrümmte Körper (Fig. 152 *F* u. 153) durch stärkeres Wachsthum der dorsalen Theile an der Bauchfläche gerade gestreckt und eben wird, während die Dorsalseite die bekannte Wölbung annimmt. Am hinteren Theil des Körpers, der um diese Zeit aus 33 Segmenten besteht, vereinigen sich die 8 letzten zur Bildung des hinteren Saugnapfes (Fig. 153). Dorsal von diesem entsteht der After durch Verschmelzung von Entoderm und Ectoderm.

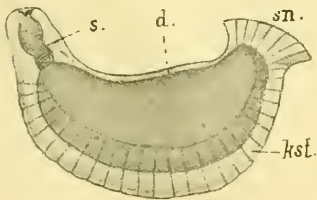


Fig. 153. Embryo von Clepsine (nach RATKE und WHITMAN).

*d* Darm, *ksf* Keimstreifen, *s* Schlund, *sn* Saugnapf.

Es frägt sich, wie man die Bildung der Keimblätter auffassen soll. WHITMAN rechnet die durch Theilung des Neuronephroblasten entstandenen Zellen dem Ectoderm zu (Fig. 151 *C*), dann erschiene die Umwachsung der Makromeren durch die Schicht kleiner Zellen und die Keimstreifen als Bildung einer epibolischen Gastrula, wie sie auch von BALFOUR aufgefasst wird. Als Mesoderm würde zunächst die untere, aus den Mesoblasten hervorgehende Schicht der Keimstreifen erscheinen, obwohl auch deren obere Lage, indem sie von den kleinen Zellen überwachsen wird, bald ins Innere zu liegen kommt. Diese Vorgänge erinnern einigermaßen an diejenigen bei Rhynchelmis, bei welchem Oligochäten anfangs die Mesomeren im Bereich

des Ectoderms liegen und Theilungsproducte an dieses abgeben. Vielleicht werden genaue Untersuchungen dieses Punktes noch grössere Uebereinstimmungen ergeben. Vorläufig sind die Keimstreifen der Hirudineen und die Mesodermstreifen der Oligochäten nicht als homologe Gebilde zu betrachten, da sich beide aus verschiedenartigen Elementen zusammensetzen. Allerdings tritt KLEINENBERG für eine Antheilnahme des Ectoderms bei der Bildung der Mesodermstreifen ein, und WILSON findet sogar bei den Oligochäten dieselben Zellstreifen wieder, welche die Keimstreifen der Hirudineen zusammensetzen (vgl. oben pag. 195).

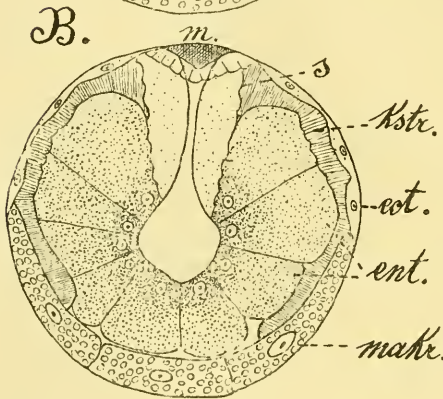
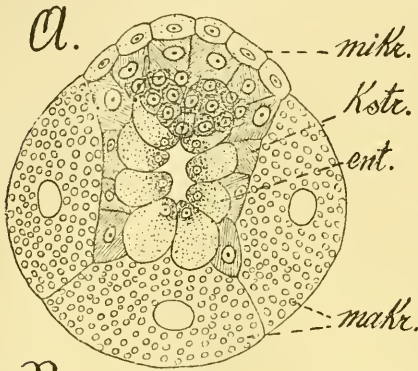
Wenn man solche Stadien der Embryonen von *Clepsine* und *Lumbricus* wie die in Fig. 153 (pag. 216) und Fig. 132 (pag. 189) abgebildeten vergleicht, so gelangt man zu dem Ergebniss, dass Vorgänge, welche zu so ähnlichen Bildungen führen, ursprünglich gleichartiger Natur waren, wenn sie auch jetzt in den Einzelheiten verändert erscheinen.

### B. Gnathobdelliden.

Eine genaue Untersuchung der Eifurchung von *Nephelis* ist durch BÜRSCHLI gegeben worden, doch hängt es mit der geringen Grösse der Eier zusammen, dass wir trotzdem über Furchung und Keimblätterbildung der *Gnathobdelliden* nicht so genau orientirt sind wie über die entsprechenden Vorgänge bei den *Rhynchobdelliden*. Jedenfalls scheinen zwischen beiden Gruppen gewisse Unterschiede zu bestehen.

Auch bei *Nephelis* tritt ein aus vier Makro- und vier Mikromeren bestehendes Furchungsstadium auf, doch sollen die letzteren nicht von allen vier, sondern nur von drei Makromeren abstammen, während sich die vierte hintere Furchungskugel vorläufig passiv verhält. Jene drei Makromeren liefern denn auch weiterhin drei kleine Zellen, welche sich ähnlich wie bei *Clepsine* unterhalb der zuerst gebildeten Mikromeren anordnen und als die ersten Entodermzellen erscheinen. Nunmehr theilt sich auch die vierte der Makromeren in zwei grosse Furchungskugeln, welche WHITMAN als entsprechend dem Neuronephroblast und Mesoblast bei *Clepsine* deutet. Von ersterem würde nach dieser Auffassung, welcher auch BERGH zuneigt, die oberflächliche Lage, von letzterem hingegen die untere Schicht der Keimstreifen abzuleiten sein. Mit den Vorgängen bei *Clepsine* stimmt nicht überein, dass der „Neuronephroblast“ noch zwei kleine Zellen bilden soll, die sich den schon vorhandenen vier Ectodermzellen beifügen. „Neuronephroblast“ und „Mesoblast“ theilen sich je in zwei Zellen, die symmetrisch zur Mittellinie gelagert sind. — Die Makromeren wölben sich mit ihren Rändern mehr oder weniger über die kleinen Furchungskugeln empor, so dass diese zuweilen ganz in sie eingebettet erscheinen, ein Vorgang, der sich in ähnlicher Weise auch bei *Clepsine* vollzieht. — Weiterhin liess sich das Schicksal der einzelnen Blastomeren nicht mehr verfolgen, doch ist zu vermuthen, dass sie sich in ähnlicher Weise wie bei *Clepsine* weiter differenziren. Jedenfalls werden auch hier zwei „Keimstreifen“ gebildet (Fig. 154), die sich von hinten nach vorn erstrecken und sich dort (in der Gegend des späteren Mundes) vereinigen. Wichtig und für die ganze Gestaltung des Embryos bedeutsam sind zunächst die Umbildungen des Entoderms. Zu den zuerst von den drei Makromeren gebildeten Entodermzellen haben sich weitere gesellt, die wohl auch von diesen geliefert wurden. Das Entoderm liegt jetzt in Form zweier Zellreihen den Makromeren auf, (Fig. 154 A), welche nunmehr eine Art von Nahrungsdotter darstellen. Umgeben und zum Theil überdeckt sind sie von den Keimstreifen, während das

sich jetzt rascher vermehrende Ectoderm den Vordertheil des Embryos überdeckt. Bald entsteht ein centraler Spalt (die Anlage der Mitteldarmhöhle) zwischen den Entodermzellen, die sich auf Kosten der Dotterzellen vergrössern (Fig. 154 *A* und *B*). Diese letzteren werden mehr an das Hinterende des Embryos gedrängt und schliesslich von dem sich auch nach hinten ausbreitenden Ectoderm überwachsen (Fig. 154 *B* und Fig. 156).



*a/!*  
Fig. 154. *A* und *B* Furchungsstadium und Embryo auf dem Stadium des Auschlüpfens von *Nepheleis vulgaris* (nach BÜTSCHELI).

*ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *kstr* Keimstreifen, *makr* Makromeren, *mikr* Mikromeren, *m* Mundöffnung, *s* Schlund.

dieser sich direct zum Wurm gestaltet, durchläuft der Embryo der Kieferegeln ein längeres Larvenleben. Wie die Larven der Oligochäten schwimmen auch die der Gnathobdelliden in dem Eiweiss des Cocons und nehmen dieses durch Schluckbewegungen in den Darm auf. Zu diesem Zweck entwickelt sich ein provisorisches Organ, nämlich der mit kräftiger Muskulatur versehene Schlund (Fig. 154 *B* u. 156 *s*). Doch besitzt die Larve noch andere provisorische Bildungen, welche bei *Clepsine* gänzlich fehlen. Bei *Nepheleis* entwickelt sich ein Kopfbüschel, der dicht mit Wimpern besetzt ist (Fig. 156). Diese Bewimperung erinnert an diejenige, wie sie bei den Larven der Oligochäten auftritt, zumal sie sich auch ähnlich wie bei *Lumbricus trapezoides* auf die Ventralseite fortsetzt und hier in der Mittellinie der ganzen Bauchfläche

## 2. Die Larven der Gnathobdelliden.

Die Embryonen der Kieferegeln durchbrechen die Eihaut auf einem Stadium, in welchem sie kugelförmig oder oval gestaltet sind und ungefähr die Ausbildung besitzen, wie sie aus Fig. 154 *B* zu erkennen ist. Der noch höchst einfach gebaute Schlund führt in den Darm, welcher sich auszuweiten beginnt. Das Ectoderm hat die Makromeren meist noch nicht ganz überwachsen. Zwischen ihm und dem Entoderm liegen die „Keimstreifen“. Man sieht, dass die Ausbildung eine weniger hohe ist, als sie der ausschlüpfende Embryo von *Clepsine* besitzt. Während

zu finden ist (ROBIN). Wie die Larven der Oligochäten besitzen auch die der Gnathobdelliden provisorische Excretionsorgane, die jenen zu vergleichen sind, wenn sie auch in anderer Gestalt und Zahl auftreten. Bei *Nephelis* sind zwei (Fig. 156  $un_1$  und  $un_2$ ), bei *Hirudo* drei, bei *Aulastoma* vier Paare von Urnieren vorhanden. Bei letzterer Form findet man sie an der Ventralfläche der Larve, seitlich von den Keimstreifen, gelegen. Nach BERGH nehmen sie von letzteren aus als anfangs einreihige, später mehrreihige Zellwucherungen ihren Ursprung (Fig. 155), lösen sich dann später von den Keimstreifen ab und stellen nun ungefähr ringförmige, aus zwei Zellreihen bestehende Gebilde dar (Fig. 156  $un_1$ ). Diese beiden Zellreihen differenzieren sich später in der Weise, dass sie aus zwei nebeneinander herlaufenden Canälen bestehen, von denen der eine als der stärkere Hauptcanal erscheint, der andere schwächere ihn mehrfach umwindet (Fig. 156  $un_1$ ). An der Umbiegungsstelle gehen beide Canäle ineinander über, stellen also in Wirklichkeit nur einen Canal dar. Eine Wimperung ist in den Canälen nicht beobachtet worden. Bei *Nephelis* ist nicht nur der ringförmige, um sich selbst aufgewundene Canal vorhanden, sondern derselbe setzt sich in einen Gang fort, der gewissermassen als Ausführungsgang des Organs erscheint und auch von BERGH einem solchen verglichen wird, derart, dass die beiden Urnieren den zwei Schenkeln der Urniere von *Polygordius* entsprechen und jene Gänge zu der Vereinigungsstelle beider führen würden. Nun sind bei *Hirudo* drei, bei *Aulastoma* vier Urnieren vorhanden, und vom medicinischen Blutegel beschreibt LEUCKART sogar die Mündung derselben nach aussen, doch konnte eine solche von BERGH nicht constatirt werden.

Mit den definitiven Excretionsorganen sollen die Urnieren der Hirudineen nach BERGH nichts zu thun haben, da jene sich erst am Keimstreifen anlegen, nachdem sich die Urnieren bereits früher von demselben abgelöst haben (vgl. auch pag. 222).

Wie die Urnieren werden auch andere Organe der Larve bei deren Verwandlung in den fertigen Wurm rückgebildet. Unter der Epidermis der Larve findet sich eine aus Längs- und Ringsfasern bestehende Muskulatur, die in der Umgebung des Mundes zu einem stärkeren Ringmuskel anschwillt. Zwischen den Muskelfasern findet BERGH spindelförmige und verzweigte Zellen, die er für nervöser Natur hält. Diese gesammte Larvenhaut soll nach BERGH bei der Metamorphose abgeworfen werden, und der ganze Körper des Blutegels mit einziger Ausnahme des Mitteldarms entsteht aus den sog. Kopf- und Rumpfkernen, von denen später noch die Rede sein wird. Dabei schliesst sich auch der Mund. Der provisorische Schlund der Larve wird durch einen definitiven ersetzt. Näheres über diese Vorgänge soll noch bei Behandlung der Organbildung mitgetheilt werden.

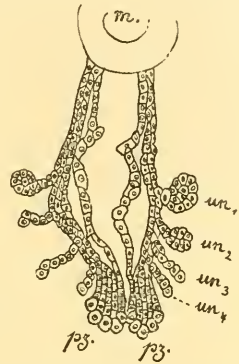


Fig. 155. Entstehung der Urnieren ( $un_1 - un_4$ ) vom Keimstreifen („Rumpfkern“) aus;  $m$  Mund,  $ps$  Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens von *Aulastoma gulo* (nach BERGH).

### 3. Die weitere Ausbildung des Körpers. Anlage von Kopf und Rumpf.

Schon bei den Chätopoden trat ein Gegensatz von Kopf und Rumpf hervor, welcher sich in dem Verhalten des Mesoderms zu erkennen gab und allem Anschein nach auch in der Bildungsweise des Nervensystems seinen Ausdruck fand. Bei den Hirudineen ist dieser Gegensatz ein noch weit entschiedenerer, indem die Anlage des Nervensystems von Kopf und Rumpf eine getrennte ist und die sog. Keimstreifen wohl keinerlei Antheil an der Ausbildung des Kopfes nehmen. Nach BERGH's Untersuchungen, welche in gewisser Weise frühere Befunde von LEUCKART und SEMPER bestätigen und weiterführen, sind ausser den „Keimstreifen“, welche wir bereits früher kennen lernten und welche von BERGH als Rumpfkeime bezeichnet werden, noch zwei sog. Kopfkeime vorhanden. Diese Kopfkeime, deren erster

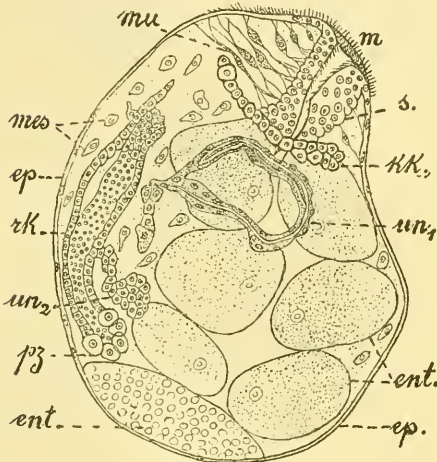


Fig. 156. Längsschnitt einer Larve von *Nephelis* (nach BERGH).

ent Entodermalelemente, ep provisorische Epidermis, kk „Kopfkeim“, m Mundöffnung, mes einzelne Mesodermzellen, mu Muskelzellen, pz Polzellen der Zellreihen des Keimstreifens (resp. Rumpfkeimes), rk „Rumpfkeim“, s provisorischer Schlund, un<sub>1</sub> und un<sub>2</sub> Urterien resp. Anlagen derselben.

Ursprung noch dunkel ist, liegen zwischen Schlund und Epidermis als zwei Zellencomplexe, die sich vereinigen, indem ein verbindender Zellenstrang von dem einen zu dem anderen hinüberzieht (Fig. 156). Aus diesen Kopfkeimen soll der ganze Kopfabschnitt gebildet werden, auch die Epidermis, denn die jetzt vorhandene (Fig. 156 ep) ist nur provisorischer Natur. Ganz ebenso soll aus den Rumpfkeimen der gesammte Rumpf (mit Ausnahme des Mitteldarms) hervorgehen. Kopf- und Rumpfkeime vereinigen sich in der Umgebung des Mundes. Somit wäre in der Anlage des Körpers eine entschiedene Differenz zwischen Kopf und Rumpf gegeben.

Auch WHITMAN nimmt einen principiellen Unterschied zwischen Kopf- und Rumpfabschnitt an und ist geneigt, den Ursprung des ersteren auf die zuerst gebildeten vier Mikromeren zurückzuführen, doch ist die Differenz bei der von WHITMAN beobachteten *Clepsine* keine so auffällige, indem hier die Epidermis nicht abgeworfen wird.

Wenn sich der definitive Körper des Blutegels wirklich aus vier Anlagen hervorbildet, so liegt die Vergleichung mit der Bildung des Nemeritenkörpers aus dem Pilidium, die von BERGH versucht wurde, nahe. Auch beim Pilidium wird ja die Larvenhaut abgeworfen werden, und der



Körper geht aus mehreren gesonderten Anlagen hervor, von denen diejenigen des Mesoderms in der Vierzahl (zwei im Kopf- und zwei im Rumpfteil) auftreten (vgl. pag. 145). Doch scheinen diese Vorgänge, soweit sie überhaupt bekannt sind, bei Nemertinen und Hirudineen doch zu wenig übereinstimmend zu verlaufen, um eine Vergleichung zu rechtfertigen.<sup>1)</sup> Auch die weitere Ausbildung der „Kopf- und Rumpfkeime“, welche bei den Nemertinen als Ectodermeinstülpungen und Anlagerungen von Mesenchymzellen, bei den Hirudineen als frühzeitige Differenzirungen embryonaler Zellen entstehen, zeigt wenig Uebereinstimmung, abgesehen davon, dass die Anneliden- und Nemertinenlarven selbst nur recht geringe Aehnlichkeit besitzen.

#### 4. Die Bildung der Organe.

Die Körperdecke. Auf früher Stufe der Embryonalentwicklung umwächst die Schicht kleiner Zellen die Keimstreifen sowie Makromeren und bildet so die Epidermis. Diese Epidermis, unter welcher sich wohl von den Keimstreifen her bereits Muskeln ausgebildet haben, geht bei Clepsine in diejenige des ausgebildeten Wurmes über, während sie bei den Kieferegeln sammt der zugehörigen Muskulatur allmählich veröden und durch eine neue Epithellage ersetzt werden soll, die sich aus der oberflächlichen Schicht der „Kopf- und Rumpfkeime“ bildet. Diese haben sich in der Umgebung des Mundes vereinigt, und so ist der ganze Körper von der neuen Epidermis überdeckt. Zugleich bildet sich aus den Kopf- und Rumpfkeimen die Körpermuskulatur. Die Reste der Larvenhaut werden schliesslich abgeworfen.

Nach den von WHITMAN für Clepsine und von BERGH für Aulastoma und Nephelis gegebenen Darstellungen erscheint die Epidermis des Wurmes in beiden Gruppen nicht als homologe Bildung und beide entfernen sich dadurch von einander, dass die Larvenhaut in der einen Gruppe direct in das ausgebildete Thier übernommen, in der anderen dagegen abgeworfen und durch eine Schicht von andersartiger Herkunft ersetzt wird. Eine Vermittlung soll übrigens auch bei Clepsine vorhanden sein, indem nach WHITMAN zwei Zellen der Keimstreifen an der Bildung der Epidermis theilnehmen, doch stellt WHITMAN ausdrücklich in Abrede, dass dieselbe nur aus ihnen hervorgehe.

Bei Clepsine entwickelt sich zwischen dem unterhalb des Schlundes gelegenen Ganglion und der Epidermis aus der letzteren ein Complex grosser und zahlreicher Drüsenzellen, deren Secret dazu dient, die ausgeschlüpften Jungen an der Mutter festzuheften, so lange die Saugnäpfe noch nicht ausgebildet sind (WHITMAN).

Das Nervensystem. Ectodermale und mesodermale Elemente sind bei der Entwicklung der Hirudineen schwer auseinander zu halten. So lassen sich auch die Keimstreifen als aus beiderlei Elementen gebildet auffassen (WHITMAN). Wie wir sahen, setzt sich jeder Keimstreifen aus vier oberflächlichen und einer tiefer gelegenen Zellreihe zusammen (Fig. 151 C). Aus der innersten Reihe jedes Keimstreifens geht die Bauchganglienkeite hervor. Die Zellen vermehren sich, und dadurch entsteht aus der einfachen Reihe ein aus mehreren Lagen bestehender Zellenstrang. Von vorn nach hinten tritt an diesem eine Segmentirung auf. Ausserdem differenziren sich mittlere und seitliche Parthien an den einzelnen Zellencomplexen und beide Stränge verbinden sich in der Mittellinie. So entstehen die Ganglien und ihre Commissuren.

<sup>1)</sup> Es muss hinzugesetzt werden, dass BERGH dieser immerhin naheliegenden Vergleichung später selbst keinen Werth mehr beilegte.

Wie WHITMAN leitet auch BERGH die Bauchganglienkette von den Keimstreifen her, nur dass nach ihm auch die definitive Epidermis aus derselben Quelle stammt und demnach das Nervensystem erst unter dieser seinen Ursprung nimmt.

Eine von der geschilderten abweichende Ansicht hat NUSBAUM über die Entstehung des Nervensystems (No. 75). Sowohl Bauchganglienkette wie Gehirn leitet er von einer Verdickung des Ectoderms, d. h. von der primitiven Epidermis her und huldigt damit einer Auffassung, welche auch (wohl mehr in Folge theoretischer Erwägungen) von KOWALEVSKY und BALFOUR vertreten wurde. Die Angaben NUSBAUM'S über diese und andere Entwicklungsvorgänge der Hirudineen stimmen so wenig mit den Angaben der anderen Autoren auf diesem Gebiet zusammen, dass hier ein Eingehen auf sie vermieden werden muss.

Die Entstehung des oberen Schlundganglions wird dadurch eingeleitet, dass sich in den Kopfkeimen unterhalb der die Epidermis liefernden Schicht eine compacte Zellenmasse abgrenzt, in welcher bald die Punktsubstanz zu erkennen ist (BERGH). Die Anlage von Gehirn- und Bauchganglienkette würde demnach eine getrennte sein, und erst mit dem Zusammenwachsen der „Kopf- und Rumpfkeime“ vereinigen sich beide durch Bildung der Schlundcommissur.

Die Nephridien. Nach WHITMAN sind es die beiden mittleren Zellreihen jedes Keimstreifens<sup>1)</sup>, aus denen die Nephridien hervorgehen, und zwar findet WHITMAN im Gegensatz zu BERGH (vgl. oben pag. 219) eine gewisse Uebereinstimmung zwischen Urnieren und bleibenden Nephridien, indem beide aus denselben Theilen, eben aus den mittleren Reihen des Keimstreifens entstehen. Allerdings sind bei den Rhynchobdelliden selbst, welche WHITMAN untersuchte, Urnieren nicht vorhanden. Die Entstehung der Nephridien aus einem zusammenhängenden Zellenstrang, die übrigens in gleicher Weise von WILSON für Lumbricus beschrieben wird, erinnert an die von HATSCHEK vertretene Auffassung, dass bei *Criodrilus* die bleibenden Nephridien aus einem Zellenstrang im somatischen Blatt des Mesoderms entstehen (vgl. oben pag. 196).

Die Ausbildung der Nephridien erfolgt von vorn nach hinten, indem der Zellenstrang mehrschichtig wird und eine segmentale Gliederung erfährt. Wie die Nephridien aus den so entstandenen Zellencomplexen hervorgehen, ist noch nicht genauer festgestellt. Angelegt wird in jedem Segment ein Paar von Nephridien, die jedoch nicht alle zur Ausbildung gelangen, da beim fertigen Wurm nur 16 Paare vorhanden sind.

Die Leibeshöhle und ihre Auskleidung. Muskulatur. Blutgefässe. Aus den beiden tiefer gelegenen Zellreihen des Keimstreifens, deren Polzellen wir als Mesoblasten kennen lernten, geht die peritoneale Auskleidung der Leibeshöhle, sowie die Körper- und Darmmuskulatur hervor. Die beiden Zellreihen haben sich durch rege Vermehrung ihrer Elemente in umfangreiche Zellstränge verwandelt. Diese erfahren in der Richtung von vorn nach hinten eine Gliederung. Die so entstandenen Ursegmente dehnen sich gegen den Rücken zu aus, und in ihnen treten Höhlungen auf. Letztere entsprechen den Segmenthöhlen der Chätopoden. Nach völliger Umwachsung des Darms sollen sie zusammenfließen und den zum lacunären Theil des Blutgefässsystems gerechneten Marginalsinus bilden (WHITMAN). Nach anderer Auffassung

<sup>1)</sup> Das Schicksal der vierten, äusseren Zellenreihe ist WHITMAN unbekannt geblieben.

bleiben jedoch beide Höhlen getrennt und stellen den beiderseitigen Lateralsinus dar. Die übrigen Vorgänge: die Bildung der Septen, der Darm- und Körpermuskulatur scheinen in ähnlicher Weise zu verlaufen, wie bei den Chätopoden. Die Leibeshöhle kann durch Wucherung der Mesodermelemente eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren. Bei den Rüsselregeln zeigt sich die Leibeshöhle noch wohl entwickelt und mit einem deutlichen Peritonealepithel versehen, während sie bei den Kieferregeln fast ganz zurücktritt (BOURNE). Dass Abschnitte der Leibeshöhle zu Theilen des Blutgefässsystems umgewandelt werden, wurde bereits früher erwähnt. Von dem dorsalen und ventralen Blutgefässstamm ist angegeben worden, dass sie vom splanchnischen Blatt aus, durch Spaltung desselben ihren Ursprung nehmen.

Die Genitalorgane sind wohl mesodermatischen Ursprungs, doch lauten die Angaben, welche über ihre Entstehung gemacht werden, wenig sicher.

Der Darmcanal. Sowohl bei den Rüssel- wie Kieferregeln lernten wir bereits die Entstehung des Mitteldarms aus den drei Entoblasten kennen. Diese liefern eine aus umfangreichen Zellen gebildete Blase, welche die in ihr eingeschlossenen oder ausserhalb von ihr liegenden Entoblasten allmählich resorbirt und sich durch eine Ectodermeinstülpung mit der Aussenwelt in Verbindung setzt (vgl. pag. 216 u. 218). Der Schlund, welcher so zu Stande kommt, zeigt ein verschiedenes Verhalten, je nachdem die Entwicklung eine directe oder indirecte ist. Im ersteren Falle geht der durch Zusammenwirken von ecto-, ento- und wohl auch mesodermatischen Theilen entstandene Schlund direct in Oesophagus, Pharynx und Rüsselscheide des ausgebildeten Thieres über. Der Darm erhält seine definitive Gestalt, indem die Dissepimente gegen ihn vorwachsen und dadurch die blindsackartigen Ausbuchtungen des Darms hervorbringen. Zugleich wird der Darm mit seiner Muskulatur versehen. Bei Clepsine sind sechs Paare solcher Divertikel am Darm vorhanden; das siebente Paar wächst nach hinten durch fünf Segmente aus und erhält infolgedessen ähnliche Einschnürungen wie der Darm selbst. Der Endtheil des Darms setzt sich gerade gestreckt nach hinten fort und verbindet sich mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters.

Weniger einfach liegen die Verhältnisse bei den Kieferregeln. Hier ist der zuerst gebildete Schlund provisorischer Natur und functionirt nur beim Aufnehmen der Eiweissnahrung. Nachdem dieses Geschäft erledigt ist, wird er rückgebildet; der Mund schliesst sich infolge des Verwachsens der „Kopf- und Rumpfkeime“ (BERGH). An derselben Stelle bildet sich eine Einstülpung der vereinigten Kopf- und Rumpfkeime, die Anlage des definitiven Schlundes, welche in den Larvenschlund hineinwächst und sich mit dem Entoderm verbindet, während das Gewebe des alten Schlundes allmählich resorbirt wird. Im Pharynx entstehen als faltenförmige, von derber Cuticula überzogene Erhebungen die Kiefer (LEUCKART). Durch eine ringförmige Aufwulstung der oberflächlichen Körperschicht bildet sich der Mundsaugnapf. Die Ausbildung des Mitteldarms vollzieht sich in ähnlicher Weise, wie schon oben von Clepsine geschildert wurde. Dagegen legt sich nach BERGH's Beobachtung der Enddarm bei den Kieferregeln als eine solide Wucherung des Gewebes der „Rumpfkeime“ an, die sich später aushöhlt und mit dem Entoderm vereinigt. Eine solche Entstehungsweise stimmt mit BERGH's ganzer Auffassung zusammen, nach welcher der gesammte Blutegelkörper mit

alleiniger Ausnahme des Mitteldarms aus den sog. Kopf- und Rumpfkeimen gebildet wird.

Die Rück- und Neubildung des Schlundes bei den Gnathobdelliden erinnert an den von KLEINENBERG beschriebenen Ersatz des larvalen Stomodäums durch einen definitiven Schlund bei *Lopadorhynchus*, wenn auch dort die Umwandlung in anderer Weise vor sich geht.

### Allgemeines.

Die Entwicklung der Hirudineen weist zweifellos darauf hin, dass man es in ihnen mit Anneliden zu thun hat. Obwohl in Einzelheiten verschieden, so zeigt doch der ganze Gang der Entwicklung Uebereinstimmung mit derjenigen der Chätopoden und zumal der Oligochäten. Die sog. Keimstreifen der Hirudineen und die Mesodermstreifen der Chätopoden erscheinen zwar nicht als homologe Gebilde, aber ihre ganze Anlage, ihr Verhältniss zum Embryonalkörper überhaupt, sowie ihre spätere Ausbildung weist darauf hin, dass beide auf gleichartige Bildungen zurückzuführen sind und dass bei den Hirudineen nur insofern eine Modifikation eingetreten ist, als der einfachere Mesodermstreifen durch Hinzutreten ectodermaler Theile eine complicirtere Gestaltung annahm. Ihrem Entwicklungsmodus nach erscheinen die Hirudineen gegenüber den Chätopoden als weniger ursprüngliche Formen.

Wie die Entstehungsweise der einzelnen Organsysteme, zumal der Leibeshöhle, des Nerven- und Excretionssystems, die Blutegel als Anneliden erkennen lässt, so ist diess auch in Bezug auf ihren anatomischen Bau der Fall. Es soll diess nur deshalb hervorgehoben werden, weil man verschiedentlich nach directen Beziehungen zwischen Hirudineen und Plattwürmern gesucht hat. Auffällig scheint in dieser Beziehung nur der Bau der Genitalorgane und seine Aehnlichkeit mit denjenigen der dendrocölen Turbellarien. Es wäre höchst wünschenswerth, in Bezug auf diesen Punkt Genaueres als bisher zu erfahren.

Kurz zusammengefasst, muss gesagt werden, dass sich die Hirudineen in Bau und Entwicklung den Chätopoden gegenüber als höher entwickelte Formen documentiren, welche mancherlei secundäre Abänderungen erkennen lassen.

### VI. Branchiobdella.

Die systematische Stellung von *Branchiobdella* erscheint noch nicht sichergestellt. Gründe anatomischer Natur sprechen dafür, dass diese Form den Oligochäten zuzurechnen ist und nur infolge ihrer parasitischen Lebensweise gewisse Merkmale, so z. B. den hinteren Saugnapf, angenommen hat, welche sie den Hirudineen ähnlich erscheinen lassen (VOIGT, VEJDOVSKY). Die Entwicklung zeigt in einigen Zügen Aehnlichkeit mit derjenigen der Hirudineen, doch ist sie im übrigen eine so eigenartige, falls wir uns auf die Berichte SALENSKY's verlassen können, dass daraus weder auf die Zugehörigkeit von *Branchiobdella* zur einen, noch zu der anderen Abtheilung der Anneliden geschlossen werden kann.

*Branchiobdella* legt ihre Eier, umgeben von einer festen Hülle, die nur ein einziges Ei enthält, an die Kiemen des Krebses ab, wo sie vermittelt eines Stiels, in welchen die Eihülle ausläuft, befestigt sind. Ein eigentlicher Cocon wie bei den Oligochäten und Hirudineen ist

nicht vorhanden, obwohl das Ei wie bei jenen noch von einer besonderen Hülle umgeben, die äussere Hülle also doch vielleicht dem Cocon gleichwerthig ist.

Bei der Furchung und Keimblätterbildung zeigen sich Verhältnisse, welche denen der Hirudineen und Oligochäten nicht gleichen, aber vielleicht noch am ehesten zu letzteren in Beziehung gebracht werden können. Wir beginnen mit dem Stadium, in welchem eine grössere und drei kleinere Furchungskugeln gebildet wurden. Alle vier sind als Makromeren zu bezeichnen, denn bald schnüren sich von ihnen vier Mikromeren ab. Wahrscheinlich entsteht von jeder grossen Furchungskugel aus eine kleine. Durch Theilung der Mikromeren und Neubildung solcher von seiten der Makromeren findet eine reichliche Vermehrung dieser kleinen Ectodermzellen statt. Sie bilden bald eine unregelmässig begrenzte Zellplatte, welche nach den Seiten hin auswächst und die Makromeren in Form einer Kappe überdeckt. Auffällig ist dabei, dass die Mikromeren der Ventralseite des Wurmes entsprechen sollen, doch wird ja auch von Clepsine angegeben, dass der Mund in der Gegend der ersten vier Mikromeren zum Durchbruch kommt, und bei *Nepheleis* (vgl. Fig. 154 pag. 218) hat er eine ähnliche Lage. — Zwischen Mikromeren und Makromeren tritt eine nicht sehr umfangreiche Furchungshöhle auf, welche später durch Neubildung von Zellen von den Makromeren her verdrängt wird. Diese letzteren haben sich ebenfalls getheilt und in zwei Paaren von grossen Zellen am Hinterende angeordnet (Fig. 157 A). Zwischen beide Paare schiebt sich ein Strang von Ectodermzellen ein. Die zweireihige Anordnung der Makromeren bleibt bestehen, auch wenn sie sich weiter theilen (Fig. 157 B).

Diese beiden Reihen von Makromeren sind mit den Makromeren der Hirudineen verglichen worden, doch lässt sich dieser Vergleich nicht aufrecht erhalten, so viel man bis jetzt sieht, da die Makromeren sich fortwährend weiter theilen sollen und aus sich das Mesoderm und Entoderm hervorgehen lassen. Bei den Hirudineen sowohl, wie bei den Oligochäten tritt aber bereits weit früher die Sonderung der beiden Keimblätter ein.

Die Theilung der Makromeren schreitet stetig von hinten nach vorn fort. So entstehen zwei differente Parthieen von Zellen, eine, welche dem Ectoderm zunächst gelegen ist und das Mesoderm darstellt, sowie eine andere, den Makromeren anliegende, das Entoderm. Was von den Makromeren selbst noch übrig bleibt, theilt sich fortgesetzt, so dass die dadurch entstehenden Zellen dem Ectoderm gleich werden. Sie bedecken den hinteren Theil des Embryos (Fig. 157 D).

Schon bevor die Makromeren auf die geschilderte Weise in die verschiedenen Elemente zerfielen, trat vor ihnen, also an der Dorsalseite des Embryos, eine Vertiefung in dem Ectoderm auf (Fig. 157 A), welche nicht lange erhalten bleibt und vielleicht die Anlage des oberen Schlundganglions darstellt. Dieses nimmt getrennt von der Bauchganglienreihe seine Entstehung. Die letztere wird nach SALENSKY in Form einer umfangreichen Rinne an der Ventralseite angelegt (Fig. 157 C). Die Rinne erscheint am hinteren Theil des Embryos sehr breit. Hier wird sie von den noch übrigen grossen Zellen begrenzt, welche, indem sie sich weiter theilen, zur Bildung des Randes der Rinne beitragen. Nach vorn zu verengert sich die Rinne, tritt auf die Dorsalseite des Embryos über und gabelt sich hier (Fig. 157 D). Der Theil des Ectoderms, welchen die beiden Aeste umschliessen, entspricht wahrscheinlich jener oben erwähnten Ectodermreinsenkung und liefert das obere Schlundganglion, welches sich

secundär durch zwei wulstförmige Ausläufer, die Schlundcommissuren, mit den beiden Ausläufern der Bauchganglienreihe verbindet. Die Entstehung des Bauchstranges selbst soll sich auf ganz ähnliche Weise wie beim Medullarrohr der Wirbelthiere vollziehen. Die Rinne schliesst sich, indem sich ihre oberen Ränder zusammenbiegen (jedoch hier in der Richtung von vorn nach hinten), und bildet dadurch ein Rohr, welches sich schliesslich von dem überdeckenden Ectoderm ablöst, sein Lumen verliert und als zelliger Strang in der ventralen Mittellinie des Embryos gelegen ist.

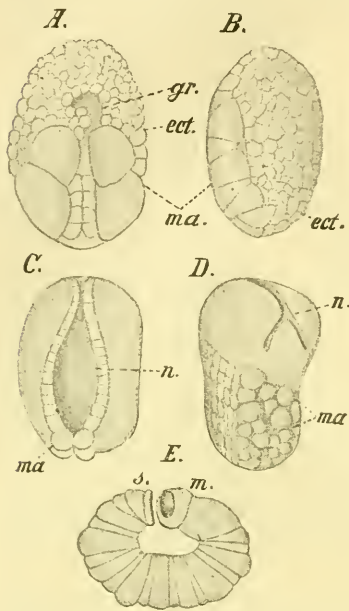


Fig. 157. A—E Embryonen von Branchiobdella in verschiedenen Stadien (nach SALENSKY).

*ect* Ectoderm, *gr* Grübchen im Ectoderm der Dorsalseite, *ma* Makromeren, *m* Mundöffnung, *n* Neuralrinne, *s* Saugnapf.

einem embryonalen Zustande verharren. Jedes Segment zeigt äusserlich eine Theilung in einen breiteren und schmälern Abschnitt (Fig. 157 E); der erstere entspricht einem Ganglion, letzterer einem Septum. — Vor dem vorderen Ende der Ganglienreihe liegt ein Theil des Mesoderms, welcher die Kopfhöhle bildet, von welchem SALENSKY aber nicht entscheiden konnte, ob diese Parthie auch von den Mesodermstreifen herstammte.

Mit dem Auftreten der äusseren Segmentirung macht sich eine eigenthümliche Veränderung in der Lage des Embryos geltend. Bisher erschien die Ventralseite desselben stark gekrümmt, indem das Vorder- und Hinterende stärker gegen die Dorsalseite zu wuchsen. Später nimmt er die entgegengesetzte Lagerung ein. Diess geschieht durch Drehen des Embryos um seine eigene Axe. Die Bewegung beginnt am Anfang und Endtheil des Embryos und setzt sich allmählich auf die mittleren Parthieen fort. Während die Ganglienreihe früher an der convexen Seite des Embryos lag, findet sie sich nunmehr an der concaven Fläche desselben. Im Verlauf dieses Processes nehmen vorderer und hinterer Körpertheil ihre definitive Gestaltung an (Fig. 157 E). Das Hinterende

An jeder Seite des Nervenstranges liegt ein bandförmiger Zellenstrang, der Mesodermstreifen. Beide Mesodermstreifen sind durch einen medianen Theil mit einander verbunden. Entstanden sind sie dadurch, dass sich von der gemeinsamen Ento-Mesodermmasse, deren Ursprung wir oben kennen lernten, eine ventrale Schicht, das Mesoderm, von der dorsalen Schicht, dem Entoderm, abhob. Wie im Bauchstrang eine Segmentirung auftritt, so auch im Mesoderm, welches in die Ursegmente zerfällt. Die hierbei sich vollziehenden Vorgänge, auch die Bildung der Leibeshöhle und Septen verlaufen in ähnlicher Weise, wie diess bereits von den übrigen Anneliden geschildert wurde. Der Ausdruck der inneren Segmentirung überträgt sich erst spät auf den äusseren Körper und unterbleibt in dessen vorderem und hinterem Theil, wo die Ursegmente vorläufig keine Höhle erhalten, also noch auf

erscheint scharf abgestumpft. Eine Einsenkung, die bald an ihm auftritt, stellt die Anlage des Saugnapfes dar. Am Vorderende fällt das Fehlen der Segmentirung auf, doch setzt sich der Kopf gegen den vorderen Körpertheil ab (Fig. 157 E). Ganz vorn und zwar wahrscheinlich an der Stelle, wo sich die Medullarrinne gabelte, erscheint als eine flache Einsenkung des Ectoderms die Mundöffnung. Sie verbindet sich mit dem Vorderdarm, der ebenso wie der Hinterdarm aus dem Entoderm hervorgehen soll. Das Entoderm stellt sehr lange eine compacte Zellenmasse dar, die sich mit dem Wachsthum des Embryos in die Länge streckte. Die Bildung des Epithels erfolgt auf die Weise, dass sich die Zellen an die Peripherie der Masse zurückziehen und, umgeben von ihnen, das Nährmaterial central gelagert bleibt, ähnlich wie sich die Bildung des Darmes bei *Rhynchelmis* vollzieht. — Zuerst höhlen sich der Vorder- und Hinterdarm aus. Letzterer verbindet sich mit dem sehr kurzen Rohr, welches die dorsal vom Saugnapf gelegene Afereinstülpung bildet. Der ganze Oesophagus, selbst die Kiefer, sollen nach SALENSKY entodermaler Natur und nur die Lippen mit ihrer inneren Ausbildung vom Ectoderm gebildet sein. — Erst zuletzt erfolgt die Ausbildung des Mitteldarms und noch bei den ausschlüpfenden Jungen, welche ungefähr die beschriebene Ausbildung besitzen (Fig. 157 E), ist der Mitteldarm von einer noch unverdauten Dottermasse erfüllt. —

Um die Hauptpunkte in der Entwicklung dieser alleinstehenden Gruppe, die sich bisher weder mit den Oligochäten noch Hirudineen ohne Zwang vereinigen liess, nochmals hervorzuheben, so ist es ausser den im Ganzen recht abweichenden Furchungsercheinungen, das Auftreten der Mesodermstreifen, welches ins Auge fällt, sowie die höchst eigenartige Bildung des Nervensystems. Ein „Keimstreifen“ im Sinne der Hirudineen ist nicht vorhanden, doch weicht andererseits wieder die Anlage des Nervensystems von derjenigen bei den Chätopoden ab. Zwar ist die Entstehung der Ganglienketten in Form einer ventralen Ectodermeinstülpung für die Anneliden verschiedentlich angegeben worden, doch konnten sich diese Angaben keine Geltung verschaffen. Jedenfalls verdient die Entstehung des Nervensystems und der Mesodermstreifen von *Branchiobdella* eine erneute Untersuchung.

### Allgemeines.

Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden giebt uns einige Hinweise rücksichtlich der phylogenetischen Ableitung des Annelidenstammes und dessen verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Thiergruppen, sowie hinsichtlich der Entstehung der metameren Segmentirung. Diese Hinweise sind bedeutungsvoll, wenn sie gleich noch nicht die Grundlage sicherer Erkenntnisse abgeben, sondern nur Theorien von grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zur Stütze dienen.

Fassen wir die Larvenformen der Anneliden ins Auge, so sehen wir, dass die verschiedenen Formen derselben, wie mannigfaltig sie sich auch darstellen mögen, auf die Trochophora zurückführbar sind. Die Trochophora ist die typische Larvenform des Annelidenstammes. Selbst bei den abgeleiteten und vielfach veränderten Gruppen, wie den Oligochäten und Echiuriden, sowie auch bei dem abweichenden Genus *Myzostoma* ist die Larvenform der Trochophora mehr oder minder deutlich nachzuweisen. *Dinophilus* entspricht seiner Gestalt und Organisation nach einer sog. polytrochen

Larve, welche wir direct von der Trochophora ableiten konnten (vgl. pag. 183). Die Embryonen der Hirudineen zeigen die grösste Uebereinstimmung mit denen der Oligochäten, nur sind sie noch stärker verändert als diese, weshalb sie nicht ohne Weiteres, wohl aber durch Vermittlung der Oligochäten, auf die Trochophora zu beziehen sind.

Höchst wahrscheinlich liegt in der Trochophora der Anneliden die ontogenetische Recapitulation einer Stammform vor, welche den Anneliden, Mollusken und Molluscoïden gemeinsam war, und von der aus sich diese Thierstämme als selbstständige Gruppen abzweigten. Die Annahme, dass die Trochophoralarve einer Stammform entspricht, wird nicht bloss gestützt durch den Umstand, dass die Larvenformen in den angeführten Gruppen sich sämmtlich mehr oder weniger direct auf die Trochophora beziehen lassen; sie erhält eine weitere gewichtige Stütze in der Thatsache, dass wir in der Abtheilung der Rotiferen Formen vor uns sehen, welche in ihrem ausgebildeten Zustande im Wesentlichen auf der Organisationsstufe des ungliederten Trochophorastadiums verharren. Wir haben schon früher betont (pag. 170), dass nicht bloss das mit den Genus-Namen *Trochospaera* bezeichnete Räderthier, sondern auch die übrigen Rotatorien überhaupt sich ungezwungen auf das Schema der Trochophora zurückführen lassen. Die Räderthiere sind demnach Formen, welche noch die nächsten Beziehungen zu der Trochophora-ähnlichen Stammform erkennen lassen und welche deren Bewegungsweise und Organisationscharacter mit einigen secundären Veränderungen beibehalten haben.

Ziehen wir die übrigen Gruppen der sog. Vermes zum Vergleich heran, so ergibt sich zunächst eine in die Augen fallende Aehnlichkeit zwischen der Trochophora der Anneliden und der als *Pilidium* bezeichneten Larvenform der Nemertinen (vgl. pag. 151), wengleich die weitere Entwicklung in beiden Gruppen zunächst verschiedene Wege einschlägt. Unter Vermittlung des *Pilidiums* werden wir auch dazugeführt, gewisse Larven der Turbellarien zu einem entfernteren Vergleiche mit der Trochophora heranzuziehen (vgl. pag. 109 u. 150).

Beträchtliche Schwierigkeiten bietet die Aufsuchung der Ahnenformen, aus welchen die Trochophora-ähnliche Stammform hervorging. Um zu einer Vorstellung über diese Ahnenformen zu gelangen, hat man die Trochophora mit einer *Meduse* verglichen. Ihre pelagische Lebensweise, ihre Gestalt und vor Allem der von KLEINENBERG aufgefundene Nervenring des Wimperkranzes waren es, welche diesen Forscher und BALFOUR zur Annahme ihrer Ableitung von einer Medusenform führten. Bei einer solchen Ableitung wird der präorale Wimperreif der Lage nach auf den Schirmrand, und die aborale Kuppel der Trochophora auf die Exumbrella bezogen, während der hinter dem Wimperkranz gelegene Theil der Larve als die nach unten vorgewölbte Subumbrella in Anspruch genommen werden muss. Eine genauere Betrachtung ergibt jedoch erhebliche Schwierigkeiten einer derartigen Ableitung. Wenn wir auch davon absehen, dass die Meduse die abgeleitete und höchstentwickelte Form des Cnidariertypus darstellt, und dass solche nach einseitiger Richtung hochentwickelte Formen für gewöhnlich nicht zum Ausgangspunkt neuer Entwicklungsreihen werden, so ergibt sich doch schon aus dem Vergleich der Bewegungsweise beider Formen die Schwierigkeit der angedeuteten Ableitung. Die Meduse bewegt sich durch Ruderstösse eines complicirten, auf Muskelwirkung beruhenden Locomotionsapparates. Ihr



gegenüber repräsentirt die Trochophora mit ihrem durch Wimperbewegung wirkenden Räderorgan einen viel ursprünglicheren, direct an die Locomotionsweise der bewimperten Planula sich anschliessenden Bewegungsapparat (vgl. pag. 99 u. ff. die Gründe, welche gegen die Ableitung der Ctenophoren von Medusen geltend gemacht wurden). Eine Hauptschwierigkeit der in Rede stehenden Ableitung finden wir in dem Vorhandensein des centralen Nervensystems am Scheitel, einer Gegend, in der bei Medusen niemals wichtigere Organe zur Ausbildung gelangen. Wir müssten dann den Nervenring der Trochophora als den Haupttheil des Centralnervensystems und die Scheitelplatte als einen später erworbenen, secundären Antheil desselben betrachten, wozu wir nach dem Stande unserer Kenntnisse nicht berechtigt sind. Wir halten an der Zusammengehörigkeit beider Theile des centralen Nervensystems fest, welche sich wahrscheinlich im engen Anschluss an den Locomotionsapparat als Regulatoren der Bewegung entwickelt haben. So ist die Scheitelplatte vielleicht in ihren ersten Ursprüngen auf einen als Steuerruder fungirenden Wimperschopf (wie er sich am Apicalpole vieler Actinienlarven vorfindet) zurückzuführen, während der Ringnerv erst im Anschluss an die Entwicklung des Räderorgans zur Ausbildung gekommen sein dürfte — beide als Localisationen eines unter der ganzen Ectodermfläche vertheilten Systems nervöser Leitungsbahnen. Es mag hier erwähnt sein, dass sich auch beim *Pilidium* ausser der Scheitelplatte ein Nervenring vorfindet.

Wir haben oben die Schwierigkeiten angeführt, welche sich nach unserer Ansicht einer Ableitung der Trochophora von der Medusenform entgegenstellen, und haben schon einige Andeutungen über eine Herleitung der Trochophora gemacht, die, wenn auch durchwegs auf hypothetischer Grundlage stehend, dennoch durch die vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen mehr gestützt erscheint, als die erstere Ansicht. Es ist diess eine Anschauungsweise, welche die Trochophora mit den Ahnenformen der Nemertinen, Turbellarien und Ctenophoren in Beziehung bringt und dieselbe ziemlich direct aus viel ursprünglicheren Cölenteratenformen hervorgehen lässt, als diess bei der Ableitung von Medusen möglich ist. Ausdrücklich sei hier erwähnt, dass wir mit diesen Ausführungen den Boden sicherer Beweisführung verlassen müssen, und dass dieselben kaum höheren Werth, als denjenigen blosser Vermuthungen besitzen.

Uns scheinen die Thatsachen dafür zu sprechen, dass die Stammform ziemlich direct aus einer allseitig bewimperten, Gastrula-ähnlichen Stammform hervorging und zwar durch eine Aenderung in der Bewegungsweise. Eine solche ursprünglich allseitig und gleichmässig bewimperte Form wies einen vorderen, apicalen Pol und einen hinteren Mundpol auf. Nebenaxen waren noch nicht zur Ausbildung gekommen; die Form zeigte ursprünglich den monaxonen, heteropolen Typus. Es ist möglich und mit Rücksicht auf die Ctenophorennahe wahrscheinlich, dass an der geschilderten Form gewisse Differenzirungen auftraten, ohne dass zunächst der monaxone, heteropole oder der aus demselben hervorgehende radiäre Bau aufgegeben wurde. Wir rechnen hieher einen als Steuerruder fungirenden Wimperschopf am animalen Pole (erste Anlage der Scheitelplatte), ein ectodermales Schlundrohr und Divertikelbildungen des entodermalen Darmabschnittes, durch deren regelmässige Vertheilung im Unkreis der Hauptaxe wahrscheinlich der erste Anstoss zur Entwicklung bestimmter Nebenradien gegeben wurde.

Es muss erwähnt werden, dass manche Actinienlarven vollkommen den geschilderten Bau aufweisen (*Scyphula*); doch ist diese Uebereinstimmung wahrscheinlich bloss auf Analogie begründet, da wir bei den Cnidariern die Ausbildung von radiären Magentaschen erst nach erfolgter Festsetzung und Entwicklung eines Archhydra-Stadiums annehmen, während den Ctenophoren und Bilaterien wahrscheinlich niemals eine festsitzende Stammform zukam.

Die ursprüngliche Bewegungsweise der oben geschilderten, allseitigen bewimperten, aus dem Gastrulastadium durch einige höhere Differenzirungen hervorgegangenen radiären Stammform war — wie wir an den bewimperten Planulae vieler niederer Thierformen sehen können — eine schraubenförmige. Sie beruhte auf einer Combination der fortschreitenden Bewegung in der Richtung der Längsaxe mit Umdrehung des gesammten Körpers um diese Axe. Aus einer solchen allseitig bewimperten Stammform haben sich vielleicht direct durch Annahme der kriechenden Lebensweise die Ahnenformen der Plathelminthen, durch eine Aenderung in Art des pelagischen Schwärmens und durch Ausbildung von Wimperplättchenreihen die Ahnen der Ctenophoren entwickelt. Während im letzteren Falle die Umdrehungen um die Längsaxe in den Hintergrund traten und die Gesamtkraft der Wimperplättchen auf Propulsion in der Richtung der Längsaxe gerichtet wurde, trat bei jenen Formen, welche den Uebergang zur Trochophora-ähnlichen Stammform vermittelten, eine Bewegungsänderung in der Weise ein, dass der Gesamtkörper ebenfalls seine Rotationen aufgab, dass die drehende Bewegung dagegen dem Räderorgan in Form einer regelmässig umlaufenden Contractions-welle erhalten blieb, wodurch dasselbe in den Stand gesetzt wurde, dem nun in gleichmässiger Lage sich weiterbewegenden Körper gegenüber eine ähnliche Function zu übernehmen, wie die Schiffsschraube gegenüber dem Schiffsrumpf. Hand in Hand mit dieser Aenderung der Bewegungsweise ging eine höhere Differenzirung des wimpernden Locomotionsapparates, durch welche der Uebergang des ursprünglich allseitigen Wimperkleides in distincte Locomotionsorgane vermittelt wurde. Als solche sind zu erwähnen: der als Steerruder fungirende apicale Wimper-schopf und die Wimperreifen, vor Allem der präorale Wimperkranz.

Es ist möglich, dass im Anschluss an die erwähnte Umänderung der Bewegungsform, durch welche eine gleichmässig schwebende Lage des Körpers bei der Vorwärtsbewegung ermöglicht war, sich direct die bilateral-symmetrische Vertheilung der Körpermassen entwickelte. Einer der wichtigsten Factoren für die Entwicklung der bilateralen Symmetrie ist jedenfalls in der Verlagerung der Mundöffnung zu suchen, welche nun vom hinteren Körperpole nach vorne rückte, wodurch die entsprechende Körperseite, an welcher diese Verlagerung sich vollzog, als Ventralseite gekennzeichnet wurde. Die erste Ursache für diese Wanderung des Mundes nach vorne, während welcher die hinteren Theile des Blastoporus sich einander successive bis zur Bildung eines Spaltes näherten, bis dieser zuletzt ganz verschlossen wurde, ist wohl in der Bedeutung des Räderorgans als nahrungsbeschaffender Apparat und in der Wichtigkeit einer Annäherung des Mundes an diesen zu suchen. Durch eine solche Verlagerung des Mundes wurden die primären Axenverhältnisse gestört, so dass von nun an die Hauptaxe des Körpers nicht mehr direct auf die Primäraxe zu beziehen ist, weshalb die Bilaterien auch als Heteraxonia bezeichnet werden. (HATSCHEK.)

Bei der Aehnlichkeit, welche das Piliidium und manche Turbellarienlarven mit der Trochophora aufweisen, möchte man wohl geneigt sein, die

Plathelminthen und Nemertinen ebenfalls von der Trochophora-ähnlichen Stammform direct abzuleiten. Es wäre dann die allseitige Bewimperung dieser Formen keine ursprüngliche, sondern erst nach dem Uebergang zur kriechenden Lebensweise wiedererworbene (also ähnlich wie bei *Coeloplana* vgl. pag. 101). Andererseits muss darauf hingewiesen werden, dass Wimperkränze bei pelagischen Larven in grosser Mannigfaltigkeit zur Entwicklung kommen und wir durchaus nicht in der Lage sind, die Homologie aller dieser Wimperreifen zu erweisen. Es wird daher die Aehnlichkeit dieser Larvenformen mit der echten Trochophora der Anneliden vielleicht bloss auf analoge Entwicklung zurückzuführen sein, welche in einer von der gemeinsamen Ahnenform überkommenen Entwicklungstendenz nach dieser Richtung ihre Ursache hätte.

Durch Entwicklung der wichtigsten Locomotionsorgane in der vorderen Körperhälfte war es bedingt, dass die Organe der animalen Sphäre hauptsächlich in dieser Region zur Ausbildung kamen. Dieser Körpertheil ist es, welchen wir als Kopf dem hinteren, später lang auswachsenden Abschnitt der Trochophora gegenüberstellen, welcher als Rumpf bezeichnet wird und vorwiegend Organe der vegetativen Sphäre zur Entwicklung bringt. So fruchtbar der Gesichtspunkt der Scheidung zwischen Kopf und Rumpf für die Auffassung des Annelidenkörpers auch geworden ist, so schwierig ist die exacte Feststellung der Grenze zwischen diesen beiden primären Körperregionen.

Hier tritt vor Allem die Frage auf, ob der Mund zum Kopf oder zum Rumpf zu rechnen ist. Für die Lösung dieser Frage spielt besonders das Verhalten des Mesoderms eine wichtige Rolle. In dem Abschnitt, welcher vor dem Munde gelegen ist, scheint sich kein echtes Cölom zu bilden, dagegen soll der Schlund von dem vordersten Ursegmentpaar ungewachsen werden. Wenn sich diess so verhielte, so würde thatsächlich ein Unterschied zwischen dem präoralen und dem oralen Abschnitt hervortreten und letzterer den Körpersegmenten ähnlicher erscheinen. Allerdings wird dieser Unterschied dadurch wieder verwischt, dass Mesodermtheile von den vordersten Ursegmenten in den präoralen Theil einwandern und dessen Muskulatur bilden. So gestalten sich die Auffassungen verschieden, indem man sowohl den präoralen Abschnitt allein (KLEINENBERG), als auch ihn und das Mundsegment zusammen (HATSCHEK) für den Kopfabschnitt erklärt hat. Ja, man ist dann, veranlasst durch die eigenthümlichen Erscheinungen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, noch weiter gegangen und hat eine grössere Anzahl (bis zu sechs) Segmenten als den Kopfabschnitt des Wurmes betrachtet (SEMPER, v. KENNEL). Die erstere und letztere Auffassung scheinen uns zu weit zu gehen, und wir möchten bis zur endgiltigen Lösung der Frage, wie sich der Mund resp. der Schlund zum ersten Ursegment verhält, den Mundabschnitt zum Kopf des Wurmes rechnen.

Der Uebergang von der Trochophora-ähnlichen Stammform zu den eigentlichen Annelidenahnen (*Archianneliden*) vollzog sich unter beträchtlichem Längenwachsthum, durch welches der Rumpfabschnitt des Körpers vergrössert wurde, während der primäre Kopfabschnitt immer mehr in den Hintergrund trat. Gleichzeitig fand eine Aenderung der Lebensweise statt, indem die pelagische Bewegungsform gegen die kriechende eingetauscht wurde. Die auf jenen Uebergang bezüglichen Larvenstadien zeichnen sich vor Allem durch ihr terminales Körperwachsthum aus. Nahe dem hinteren Körperende, welches wir von nun an als das Afterführende Endsegment unterscheiden können, findet sich eine Wachs-

thumszone, von welcher aus immer neues Zellmaterial an den in die Länge wachsenden Rumpfabschnitt nach vorne abgegeben wird. Da gleichzeitig mit diesem Längenwachsthum die Segmentirung des Rumpfes sich geltend macht, so folgt daraus, dass die vordersten Rumpfsegmente die zuerst angelegten und daher an der sich entwickelnden Larve die am meisten differenzirten sind, während nach hinten immer jüngere nachfolgen. Das Auswachsen des Annelidenkörpers beruht demnach nicht auf allseitigem Körperwachsthum, sondern auf einem partiellen (terminalen) Wachsthum, indem von einer, nahe dem hinteren Körperende (vor dem Endsegment) gelegenen Wachsthumzone immer neue Segmente geliefert werden. Diese Productivität eines beschränkten Körperabschnittes erinnert vielfach an gewisse Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, und man hat deshalb auch hier in ungenauere Ausdrucksweise von einem „Knospen der Segmente“ gesprochen. Vor Allem lag der Vergleich mit der Bandwurmkette und mit der Strobila der Scyphomedusen nahe. Der Vergleichungspunkt lag in allen diesen Fällen in der Erzeugung gleichwerthiger, zu einer gewissen Selbstständigkeit kommender Körperabschnitte von einer bestimmten Wachsthumzone aus. Es hat deshalb nicht an der Ansicht gefehlt, dass wir in den Segmenten des Annelidenkörpers (nicht zu vollständiger Sonderung gelangende) Einzelindividuen und in dem Gesamtkörper der Anneliden demnach einen Thierstock oder Cormus vor uns hätten. Für diese Auffassung erscheint es wenig günstig, dass der Grad der Selbstständigkeit, welchen die einzelnen Segmente aufweisen, ein verhältnissmässig geringer ist. Die wichtigsten Organe (Nervensystem, Körpermuskulatur, Blutgefässsystem) erweisen sich, wenn sie auch segmentale Gliederung erkennen lassen, als einheitliche Anlagen des Gesamtkörpers und werden auch als solche entwickelt. Selbst die Excretionscanäle können ihre segmentale Isolirtheit aufgeben und durch Längscanäle unter einander in Verbindung treten. Der Vergleich mit der einheitlichen Anlage der übrigen Organsysteme legt uns die Vermuthung nahe, dass die Entwicklung der Nephridien aus getrennten Anlagen (BERGH) ein secundäres, cenogenetisch abgeändertes Verhalten darstellt, und dass das Nephridialsystem ursprünglich sich durch Abgliederung von einem gemeinsamen Strange entwickelt hat (HATSCHKE). Es würde durch eine solche Annahme der Vergleich des Nephridialsystems der Anneliden als Ganzes mit dem Excretionsorgan der Plathelminthen ermöglicht, indem die beiden Längsstämme hier und dort als einander entsprechend angesehen werden könnten (wobei wir eben an einen früheren Zusammenhang der bleibenden Nephridien mit der Kopfniere denken). Jedenfalls lässt die Anatomie und Entwicklung des Annelidenkörpers die Auffassung des Gesamtkörpers als Individuum begründet erscheinen. Ebenso wie wir bei Betrachtung der Bandwurmkette durch den Vergleich mit ungegliederten Formen dazugeführt wurden, die ganze Kette auf ein ungegliedertes Individuum zurückzuführen<sup>1)</sup>, in der Proglottis dagegen kein vollwerthiges Individuum, sondern nur das abgegliederte hintere Körperende des Cestoden zu erblicken, in gleicher Weise und mit noch grösserer Berechtigung werden wir an der individuellen Einheit des Annelidenkörpers festhalten. Wir können demnach in der metameren Segmentirung nur die regelmässige Wiederholung bestimmter Organgruppen des Rumpfes in gleichmässigen Abständen erkennen.

<sup>1)</sup> Dadurch ergibt sich eine bedeutende Verschiedenheit gegenüber dem Process der Strobilation.

Bei der Frage nach der Entstehung der metameren Gliederung werden wir uns darüber klar zu werden haben, ob das zeitliche Zusammenfallen des terminalen Körperwachsthums mit dem Auftreten der metameren Gliederung einem paläogenetischen Verhalten entspricht. Mit anderen Worten: Wurden der hypothetischen Stammform bei zunehmender Längenausdehnung des Körpers successive hinten neue Segmente hinzugefügt, so dass die vielgliedrige Form aus weniggliedrigen durch allmähliche Vermehrung der Segmentzahl hervorgegangen wäre? Für diese Auffassung spricht, dass das Auswachsen des Körpers durch Anbildung neuer Segmente am hinteren Körperende bei sämtlichen Anneliden und den von diesen sich ableitenden Formen (Arthropoden) das Typische ist. Dann könnten wir vielleicht uns zu der Annahme neigen, wie sie von HATSCHEK ausgesprochen worden ist, dass bei den durch terminales Längenwachsthum sich vergrößernden Stammformen die ursprünglich kontinuierlich fortschreitende Differenzirung in eine absatzweise fortschreitende verwandelt worden sei, wodurch der Typus der metamerischen Thiere erreicht wurde. Aber es lässt sich auch — und, wie uns scheint, mit ebensoviel Berechtigung — eine andere Ansicht vertheidigen, welche von der Annahme ausgeht, dass durch terminales Längenwachsthum zunächst eine ungegliederte, langgestreckte Stammform erreicht wurde, worauf der Gesamtkörper durch eine Umordnung der einzelnen Organe gleichzeitig in eine grössere Anzahl von Segmenten zerfällt wurde. Diese Annahme stützt sich auf den Gedanken, dass bei der seitlich schlingelnden Bewegung des Körpers und bei der durch die zunehmende Differenzirung bedingten Starrheit der Gewebe die Ausbildung alternirender Regionen grösserer und geringerer Beweglichkeit von beträchtlichem Vortheil für das Individuum war und eine weitere Längenausdehnung des Körpers ermöglichte. Es würde dann die erste Ursache für das Auftreten der metameren Gliederung in der Bewegungsweise und in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Allerdings wird diese letztere Annahme durch die Entwicklungsgeschichte in keiner Weise gestützt.

Wenn es uns auch nicht geglückt ist, in diesen schwierigen Fragen eine bestimmte Ansicht definitiv auszusprechen, so scheint es uns doch dem Stand der jetzigen Kenntnisse angemessen, die Richtung anzudeuten, in der eine etwaige Fragestellung vorzunehmen und eine mögliche Lösung der Fragen zu suchen ist.

### Litteratur.

#### I. Chätopoden und Archanneliden.

1. Agassiz, Alex. *On the young stages of a few Annelids. Annals of the Lyceum of Nat. Hist. of New York. Vol. 8. 1867.*
2. Agassiz, Alex. *The embryology of Autolytus cornutus. Boston. Journal Nat. Hist. Vol. 7.*
3. Beddard, F. E. *On the anatomy and histology of Pleurochaeta Moseleyi. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 7. 1883.*
4. Benham, W. B. *Studies on Earthworms. Qu. Journ. of micr. sc. Vol. 26 u. 27. 1886 u. 1887.*
5. Bergh, R. S. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*
6. Bergh, R. S. *Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Eine Zusammenfassung. Kosmos. 1886.*
7. Bergh, R. S. *Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei Criodrilus. Arb. Zool. Institut. Würzburg. 8. Bd. 1888.*
8. Bülow, G. *Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus Gr.). Arch. f. Naturgesch. 49. Bd. 1883.*

9. Claparède, E. u. Metschnikoff, E. Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chätopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 19. Bd. 1869.
10. Drasche, R. von. Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. Wien. 1884 u. 85.
11. Ehlers, E. Die Borstenwürmer (*Annelida chaetopoda*). Leipzig. 1864—68.
12. Eisig, H. Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin. 1887.
13. Fewkes, J. W. On the development of certain Worm Larvae. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College Cambridge. Vol. 11. 1883—85.
14. Fraipont, J. Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin. 1887.
15. Goette, A. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig. 1882 u. 84.
16. Grobben, C. Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden etc. Sitz.-Ber. der K. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Cl. 97. Bd. 1888.
17. Hatschek, B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitz.-Ber. der Wiener Akad. Math. Naturw. Cl. 74. Bd. 1877.
18. Hatschek, B. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878.
19. Hatschek, B. Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Ebenda. 6. Bd. 1886.
20. Hatschek, B. Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus*. Ebenda. 6. Bd. 1886.
21. Horst, R. Over Berruchting en ontwikkeling van *Hermella alveolata*. Versl. en Mededeeling der Akademie Amsterdam. Afdeling Naturk. 16. Bd. 1881.
22. Huxley, Th. On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelid. Edinburg New Phil. Journ. Vol. 1. 1855.
23. Kennel, J. von. Ueber *Otenodrilus pardalis* etc. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 5. Bd. 1882.
24. Kleinenberg, N. The development of the Earth-worm, *Lumbricus trapezoides*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 19. 1879.
25. Kleinenberg, N. Sull' origine del sistema nervosa centrale degli Annelidi. Mem. R. Acad. dei Lincei. Tom. 10. 1881.
26. Kleinenberg, N. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.
27. Kowalevsky, Alex. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg VIIe sér. T. 16. 1871.
28. Krohn, A. Ueber die Erscheinungen bei der Fortpflanzung von *Syllis prolifera* und *Autolytus prolifer*. Arch. f. Naturgesch. 18. Bd. 1852.
29. Lovén, S. Beobachtungen über die Metamorphose einer Annelide. Ebenda. 8. Bd. 1842.
30. Metschnikoff, E. Ueber die Metamorphose einiger Seethiere (*Mittraria* und *Actinotrocha*). Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.
31. Meyer, E. Studien über den Körperbau der Anneliden. 1. u. 2. Theil. Mittheil. Station Neapel. 7. u. 8. Bd. 1887—89.
32. Milne Edwards, M. Observations sur le développement des Annelides. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 3. 1845.
33. McIntosh, W. The report on the Annelida Polychaeta. Challenger Report. Zool. 12. Vol. 1885.
34. Quatrefages, M. A. de. Mémoire sur l'embryogénie des Annelides. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 10. 1848.
35. Rietsch, M. Étude sur le *Sternaspis scutata*. Ann. sc. nat. 6e sér. Zool. T. 13. 1882.
36. Roule, L. Sur la formation des feuilletts blastodermiques et du coelome chez un Oligochaete limicole (*Euchytraeoides Marionii*). Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 106. 1888.
37. Salensky, W. Études sur le développement des Annelides. Archives de Biologie. T. 3, 1882; T. 4, 1883 u. T. 6, 1887.
38. Schneider, Ant. Ueber Bau und Entwicklung von *Polygordius*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1868.
39. Schultze, M. Ueber die Entwicklung von *Arenicola piscatorum*. Halle 1856.
40. Semper, C. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 3. Bd. 1876—77.
41. Semper, C. Beiträge zur Biologie der Oligochäten. Ebenda. 4. Bd. 1877—78.
42. Vejdovsky, F. Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denkschr. d. Wien. Akademie. Math. Naturw. Cl. 43. Bd. 1882.
43. Vejdovsky, F. System und Morphologie der Oligochäten. Prag. 1884.

44. Vajdovsky, F. *Die Embryonalentwicklung von Rhynchelmis*. Sütz.-Ber. Kgl. böhm. Gesellsch. Wiss. 1886.
45. Vajdovsky, F. *Reifung, Befruchtung und die Furchungsvorgänge des Rhynchelmis-Eies*. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag. 1886.
46. Viguiet, C. *Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger*. Arch. Zool. exp. et gén. 2e sér. T. 2. 1884.
47. Wilson, E. B. *Observations on the early developmental stages of some polychaetous Annelids*. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 2. 1882.
48. Wilson, E. B. *The germ bands of Lumbricus*. Journ. of Morphology. Vol. 1. 1887.
49. Zeppelin, Graf M. *Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. Bd. 1883.

## II. Echiuriden.

50. Conn, H. W. *Life History of Thalassema*. Stud. from Biol. Lab. John Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.
51. Hatschek, B. *Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus etc*. Arb. Zool. Inst. Wien. 3. Bd. 1881.
52. Kowalevsky, Alex. *Mittheilungen über die Entwicklung von Thalassema*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd., pag. 284. 1872.
53. Rietsch, M. *Étude sur les Géphyriens armés ou Échiuriens*. Recueil zool. Suisse. T. 3. 1886.
54. Salensky, W. *Ueber die Metamorphose des Echiurus*. Morphol. Jahrb. 2. Bd. 1876.
55. Spengel, J. *Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen*. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 1. Bd. 1879.

## III. Dinophilus.

56. Harmer, S. F. *Notes on the anatomy of Dinophilus*. Journ. Marine Biological Association. Vol. 1. 1889.
57. Korschelt, E. *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.
58. Meyer, E. *Studien über den Körperbau der Anneliden*. Mittheil. Station. Neapel. 7. Bd. 1887.
59. Repiachoff, *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus gyrociliatus (russisch)*. Odessa. 1886.
60. Schmidt, O. *Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer etc*. Jena. 1848.
61. Weldon, W. F. R. *On Dinophilus gigas*. Quart. Journal of Micr. Sc. Vol. 27. 1885.

## IV. Myzostoma.

62. Beard, J. *On the life history and development of the Genus Myzostoma*. Mittheil. der Zool. Stat. Neapel. Vol. 5. 1884.
63. Graff, L. von. *Das Genus Myzostoma*. Leipzig. 1877.
64. Graff, L. von. *Report on the Myzostomida*. Voy. of. H. M. S. Challenger. Zool. Vol. 10. 1884.
65. Metschnikoff, E. *Zur Entwicklungsgeschichte von Myzostomum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 16. Bd. 1866.
66. Nansen, F. *Bidrag til Myzostomernes Anatomie og Histologi*. Bergens Muscum. 1885.
67. Wagner, F. von. *Das Nervensystem von Myzostoma*. Graz. 1886.

## V. Hirudineen.

68. Bergh, R. S. *Ueber die Metamorphose von Nephelis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.
69. Bergh, R. S. *Die Metamorphose von Aulastoma gulo*. Arb. Zool. Institut Würzburg. 7. Bd. 1885.
70. Bergh, R. S. *Ueber die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kiefernigel*. Zool. Anzeiger. 9. Bd. 1886.
71. Bourne, A. G. *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24. 1884.
72. Bütschli, O. *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.
73. Hoffmann, C. K. *Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsiniden*. Niederl. Arch. f. Zool. 4. Bd. 1877—78.
74. Leuckart, R. *Die menschlichen Parasiten etc*. Leipzig und Heidelberg. 1863.
75. Nusbaum, J. *Recherches sur l'organogénèse des Hirudiniés*. Arch. slav. de Biologie. T. 1. 1886.

76. Rathke, H. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen*, herausgegeben von R. Leuckart. Leipzig. 1862.
77. Robin, Ch. *Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées*. Paris. 1875.
78. Whitman, Ch. O. *The embryology of Clepsine*. Quart. Journ. Micr. Sc. 18. Vol. 1878.
79. Whitman, Ch. O. *A contribution to the history of the germ-layers in Clepsine* Journ. of Morphology. Vol. 1. 1887.

## VI. Branchiobdella.

80. Salensky, W. *Études sur le développement des Annelides. IIe partie. Développement de Branchiobdella*. Arch. de Biologie. T. 6. 1887 und *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden*. Biolog. Centralblatt 2. Bd. 1882—83.
81. Vejdovsky, F. *System und Morphologie der Oligochäten*. Prag. 1884.
82. Voigt, W. *Untersuchungen über die Varietätenbildung bei Branchiobdella varians, sowie weitere Arbeiten desselben Verfassers über Branchiobdella*. Arb. Würzburg. Zool. Inst. 7. Bd. 1885. 8. Bd. 1888.



## XI. Capitel.

### SIPUNCULIDEN.

---

Die Kenntniss, welche wir von der Entwicklung der Sipunculiden besitzen, ist noch eine sehr geringe. Von *Sipunculus* und *Phascolosoma*, deren Entwicklung untersucht wurde, wissen wir, dass sie Larven besitzen, welche sich mit der *Trochophora* vergleichen lassen. Die von HATSCHEK eingehend behandelte *Sipunculus*-Entwicklung weist mancherlei Eigenthümlichkeiten auf, so vor Allem die Bildung einer Embryonalhülle. Die *Trochophora*-ähnliche Larve geht nicht direct aus dem Embryo hervor, sondern dieser wird von einer zelligen Membran wie von einem Amnion umwachsen.

#### 1. Die Entwicklung von *Sipunculus*.

Die ersten Stadien der Entwicklung von *Sipunculus* sind nicht bekannt. HATSCHEK fischte die im Stadium der Blastula befindlichen Embryonen pelagisch. An diesen Embryonen sind schon die drei Keimblätter in der Anlage zu erkennen (Fig. 158 A). Der verdickte Theil der kugligen Blastula besteht aus höheren Zellen, dem Entoderm; vor Allem fällt hier eine besonders umfangreiche Zelle auf, die im Gegensatz zu den anderen prismatischen Zellen eine mehr kuglige Gestalt bewahrt. Diess ist die erste Mesodermzelle. Sie liegt in der Medianebene zwischen Ectoderm und Entoderm und bezeichnet den hinteren Theil des Embryos (Fig. 158 A). — Noch während des Blastulastadiums schwindet der freie Raum, welcher zwischen dem Embryo und der radial von Poren durchsetzten Eihaut vorhanden war, indem sich die Zellen an die Eihaut anlegen. Durch die Poren der letzteren senden sie Wimpern nach aussen, so dass der Embryo nunmehr mitsammt der Eihaut zu rotiren anfängt. Frei von Wimpern bleibt der vegetative Pol, der sich abzuplatten beginnt und an dem die Invagination damit ihren Anfang nimmt.

Bei der Bildung des Urdarms stülpt sich ein nur wenig umfangreiches Stück von demjenigen Theil der Keimblase mit nach innen, welcher noch dem Ectoderm zuzurechnen ist (Fig. 158 B). Zwischen ihm und dem Entoderm wird die Grenze durch das Mesoderm bezeichnet, welches auf zwei Zellen (die Urmesodermzellen) vermehrt worden ist und nunmehr ins Innere rückt. Beide Zellen sind symmetrisch zur Medianlinie gelagert. — Die erwähnte Einsenkung des Ectoderms, welche derjenigen des Entoderms folgt, giebt den ersten Anlass zur Bildung der definitiven Larvenhaut. Sie senkt sich immer tiefer ein und schlägt sich nach vorn um, auf diese Weise eine Platte

dicker Zellen bildend (Fig. 158 *C* u. *D*, *rp*). Mit dem primitiven Ectoderm, welches bald nur noch als Serosa erscheint, bleibt die Platte vorläufig durch eine allerdings nur wenig umfangreiche, amnionartige Umschlagsstelle in Verbindung (Fig. 158 *D*). HATSCHKEK bezeichnet die Platte als Rumpfflatte gegenüber der Kopfplatte, die sich ebenfalls vom ursprünglichen Ectoderm sondert. Diess geschieht dadurch, dass sich im Umkreis des nunmehr ebenfalls verdickten animalen Pols (der Scheitelplatte entsprechend) das Zellplasma in einer ringförmigen Furche von der Eihaut zurückzieht und dadurch zwischen dem definitiven Ectoderm und einer äusseren Schicht (Serosa) ein freier Raum entsteht (Fig. 158 *B—D*, *ka*). Die Kopfplatte entspricht demnach zugleich der Scheitelplatte. Den freien Raum zwischen ihr und der Serosa (das Amnion ist hier nur wenig entwickelt) nennt HATSCHKEK die Kopfammonhöhle (*ka*), wie denjenigen zwischen Rumpfflatte und Serosa die Rumpfammonhöhle (*ra*). Die Umschlagsstelle, welche an der Rumpfflatte dem Amnion entsprechen würde, bleibt nur kurze Zeit erhalten und wird dann in die Bildung der Rumpfflatte mit einbezogen. Rumpfflatte und Kopfplatte sind es nun allein, welche das Ectoderm der Larve liefern. Das gesammte übrige Ectoderm des Embryos wird zur Bildung der Embryonalhülle (Serosa) verwendet. Die Serosa überwächst die Rumpfflatte und schliesst sich völlig (Fig. *D* u. *E*, *se*), doch ist letzteres am gegenüberliegenden (animalen) Pol nicht der Fall. Die Kopfplatte wird von der Serosa nicht überwachsen, und diese behält infolgedessen hier immer einen kreisförmigen Ausschnitt.

Infolge eines complicirten Wachstumsprocesses, bezüglich dessen Einzelheiten auf HATSCHKEK's Ausführungen verwiesen werden muss, dehnt sich die anfangs bandförmige, median gelegene Rumpfflatte bedeutend aus und wächst sowohl gegen die Seiten wie gegen den Rücken hin aus, um sich schliesslich zu Ende der Embryonalperiode mit der ebenfalls etwas verbreiterten Kopfplatte zu vereinigen. Während dieser Umwachsung der inneren Theile durch die Rumpfflatte hat gleichzeitig eine Lagenveränderung am Embryo stattgefunden. Der hintere Theil der Rumpfflatte hatte sich schon früher gegen den animalen Pol hin gerichtet und war dadurch seiner Bestimmung, den Rückentheil des Ectoderms zu liefern, zugeführt worden (vgl. Fig. 158 *D* u. *E*). In der Gegend des Blastoporus, der zum Schluss gelangt, hatte sich aus dem Ectoderm schon früh der Oesophagus gebildet (Fig. 158 *D*, *bl*). Auch dieser Theil verändert seine Lage, indem er mehr gegen die Scheitelplatte hintrückt, während der Entodermsack mehr nach hinten gedrängt wird (Fig. 158 *E*). Damit musste sich auch die Lage des Mesoderms verschieben (Fig. 158 *C*, *D* u. *E*). Wir sehen dasselbe vom hinteren Theil der Larve mehr nach vorn gerückt. Seine Zellen haben sich unterdessen stark vermehrt, und es sind zwei Mesodermstreifen aus ihm hervorgegangen (Fig. 158 *E*, *mes*). Eine Segmentirung erfahren die letzteren nicht, dagegen tritt in ihnen eine Spaltung auf, welche sie in ein somatisches und splanchnisches Blatt zerlegt. Diese Differenzirung macht sich zuerst im vorderen Theil der Mesodermstreifen bemerkbar und schreitet von vorn nach hinten fort.

Die völlige Ausbildung des Embryos wird dadurch erreicht, dass das definitive Ectoderm allmählich zum Schluss gelangt. Wir sahen, dass die anfangs bandförmige Rumpfflatte sich gegen den Rücken umbog und ihr Ende gegen die Scheitelplatte vorrückte. Auf einem Medianchnitt erscheint der Embryo eines solchen Stadiums, weil die bandförmige Rumpfflatte in der Medianlinie liegt, beinahe ganz vom

definitiven Ectoderm umschlossen (Fig. 158 *E*), doch ist diess in Wirklichkeit nicht der Fall, denn obwohl sich der ventrale und dorsale Theil der Rumpfplatte auch seitlich ausdehnten, so blieben sie doch an beiden Seiten noch durch einen breiten Spalt getrennt. Jetzt wachsen nun die ventralen und dorsalen Theile der Rumpfplatte noch mehr seitlich aus und verschmelzen schliesslich in den Seitenlinien; ausserdem

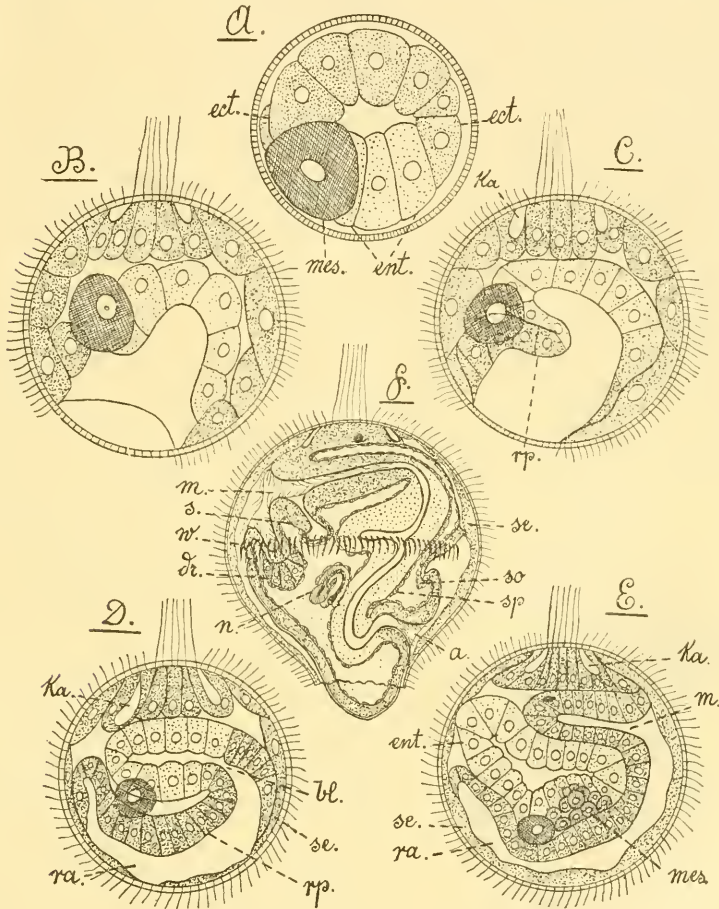


Fig. 158. *A*—*F* Entwicklungsstadien von *Sipunculus nudus* (nach HARSCHER). *A* Blastula, *B* Gastrula, *C*—*E* weitere Stadien, in denen die Ausbildung der Kopf- und Rumpfplatte stattfindet, *F* Embryo während des Ausschlüpfens.

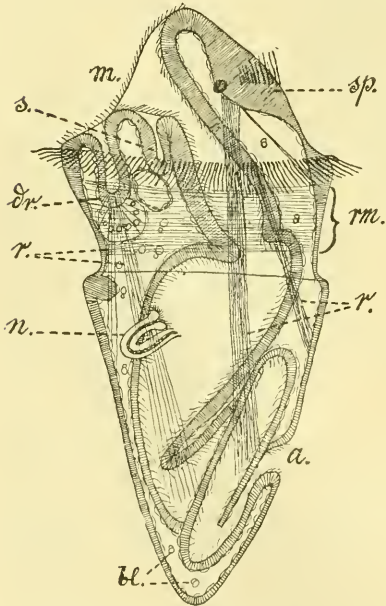
*a* After, *bl* Blastoporus, *dr* Anhangsdrüse des Vorderdarms, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *ka* Kopfammonhöhle, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *n* Nephridium, *ra* Rumpfammonhöhle, *rp* Rumpfplatte, *s* Schlundkopf, *se* Serosa, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *w* Wimperkranz.

Das Ectoderm ist fein, das Entoderm grob punktiert, das Mesoderm schraffirt.

findet die völlige Verwachsung mit der Kopfplatte statt (Fig. 158 *E* u. *F*). — Eine Ectodermeinsenkung am hinteren dorsalen Theil der Larve liefert den Enddarm und verschmilzt mit dem Entoderm. Dasselbe thut nun auch die tiefe und voluminöse Anlage des Vorderdarms. Am Oesophagus treten zwei Einstülpungen auf, eine vordere, die sich

zu einer Drüse mit wimperndem Ausführungsgang gestaltet, und eine hintere, die Anlage des Schlundkopfes (Fig. 158 *F*, *dr* u. *s*). Im Umkreise des Körpers hinter der Mundöffnung kommen starke Wimpern zum Vorschein und bilden den postoralen Wimperkranz (Fig. 158 *F*). Nunmehr ist der Embryo reif zum Ausschlüpfen. Er hatte bis jetzt seine kuglige Gestalt bewahrt. Zur Zeit des Ausschlüpfens geht dieselbe aber in die definitive Form der Larve über, indem hinter dem Wulst, welcher den Wimperkranz trägt, eine Einschnürung auftritt, die den breiten Vordertheil des Körpers gegen den kegelförmigen Hintertheil absetzt (Fig. 159). Gleichzeitig dehnt sich der ganze Körper, und seine Zellwände werden infolgedessen dünner. Das Ausschlüpfen selbst erfolgt dadurch, dass das zugespitzte Ende der Larve gegenüber von der Scheitelplatte die Serosa sowie Eihaut durchbricht und hier nach aussen tritt (Fig. 158 *F*). Die Verbindung mit der Serosa, soweit sie noch vorhanden ist, reißt, und der Wimperschopf der Scheitelplatte zieht sich durch die Poren der Eihaut hindurch, um der Larve erhalten zu bleiben. Die Eihaut selbst sitzt der Larve noch eine Zeit lang wie ein Helm auf.

Die Larve von *Sipunculus* hat mit der *Trochophora* grosse Aehnlichkeit, zeichnet sich vor dieser aber durch das Fehlen des präoralen Wimperkranzes und das starke Zurücktreten des präoralen Theiles oder Kopflappens aus (Fig. 159). Infolgedessen kommt die Scheitelplatte in die Nähe des Mundes zu liegen, welche letzterer sich bis ziemlich an das Vorderende der Larve verschoben hat. Am Darmcanal sind die gewöhnlichen drei Abschnitte zu unterscheiden, doch mündet



**Fig. 159.** Larve von *Sipunculus nudus* (nach HATSCHKE).

*a* After, *bl* Blutkörperchen ähnliche Zellen, *dr* Anhangsdrüse des Vorderdarms, *m* Mund, *n* Nephridium, *r* Retractoren, *rm* Ringsmuskel, *s* Schlundkopf, *sp* Scheitelplatte.

der Enddarm dorsal nach aussen (Fig. 159), was übrigens auch bei Annelidenlarven vielfach beobachtet wird. Eine Kopfmere wurde bisher nicht nachgewiesen. Die innere Organisation steht auf höherer Stufe, als diess im Allgemeinen bei der *Trochophora* der Fall ist, und entspricht zum Theil schon derjenigen des fertigen Thieres. Es gilt diess z. B. für die Anordnung des Mesoderms. Wir sehen dasselbe als somatisches und splanchnisches Blatt die Körper und Darmwand bekleiden, doch liefert nach HATSCHKE das erstere auch die Bekleidung von Vorder- und Enddarm, so dass vom splanchnischen Blatt allein der Ueberzug des entodermalen Darmtheiles (des Mitteldarmes) herrührt. Vom somatischen Blatt stammen auch die vier Retractoren des vorderen Körpertheils her, welche bereits bei der Larve ausgebildet sind und sich von der Kopfgegend bis zum After erstrecken (Fig. 159 *r*). Infolge dieser Einrichtung kann der vordere Theil der Larve in den hinteren eingestülpt werden. Ein hinter dem

Wimperkranz gelegener Ringmuskel (Fig. 159 *rm*) dient zum Verschluss der Einstülpungsöffnung bei der in diesem Zustande beinahe kugelförmigen Larve.

Vom somatischen Blatt des Mesoderms werden auch die paarigen Nephridien geliefert, welche in ihrem Bau denjenigen der Anneliden entsprechen. Schon auf einem ziemlich frühen Stadium des Embryos unterschied sich eine Mesodermzelle durch ihre auffällig gelbe Färbung von den übrigen. Zu ihr traten dann einige weitere Zellen hinzu. Das ganze Gebilde nahm Schleifenform an und ein Canal höhle sich in seinem Innern aus (Fig. 158 *F* u. 159 *n*). — Ebenfalls vom Mesoderm abstammend, findet man in der Leibeshöhle freie, Blutkörperchen ähnliche Zellen, die sich von dem Peritonealepithel loslösten.

Die Umwandlung der *Sipunculus*larve in das ausgebildete Thier spricht sich zunächst in dem bedeutenden Wachstum des Rumpfes und in dem Zurücktreten des Kopfabschnittes aus. Verbunden ist damit die völlige Verlagerung des Mundes an das Vorderende und das weitere Vorrücken des Afters, letzteres bedingt durch das raschere Wachstum des hintersten Körpertheils. Der Wimperkranz wird allmählich rückgebildet. Er hat nichts zu thun mit der Ausbildung der Tentakel, die als Ausstülpungen des Mundrandes ihren Ursprung nehmen. — Aus den unteren Lagen der Scheitelplatte, welche mehrschichtig geworden ist, geht das Gehirn hervor. Das Bauchmark entsteht, von vorn nach hinten fortschreitend, aus einer Ectodermverdickung der ventralen Mittellinie. Von seinem Vorderende wachsen die Schlundcommissuren gegen das Gehirn hin, also in umgekehrter Richtung, als das Wachstum des Bauchmarkes vor sich geht und das Auswachsen der Scheitelplatte in die Commissuren bei den Anneliden stattfindet. —

Zu den beiden Pigmentflecken, die schon bei der Larve in Verbindung mit der Scheitelplatte entstanden waren (Fig. 158 *F*), kommen zwei weitere hinzu. — Die provisorischen Organe des Darmes, die Drüse und der sog. Schlundkopf, werden rückgebildet; der Darm selbst nimmt an Länge zu und legt sich in mehrere Schlingen (Fig. 159). An der dorsalen Seite des Darmes entsteht aus dessen Mesodermbekleidung erst sehr spät ein Blutgefäss. Weit früher differenzirte sich aus dem somatischen Blatt die Rings- und Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauchs. Eine eigenthümliche Veränderung sollen die Nephridien durchmachen, indem sie sich nach innen bläschenförmig abschliessen, während ihre äussere Oeffnung erhalten bleibt.

Das Verhalten der Nephridien erinnert an die von SCHAUINSLAND gemachten Angaben, dass die Nephridien bei den Priapuliden geschlossen sind und einestheils mit ihrem blinden Ende als Excretionsorgan functioniren, andernteils aber mit den keimbereitenden Organen direct in Verbindung stehen, ja nach SCHAUINSLAND'S Darstellung dieselben sogar aus sich hervorgehen lassen. So wäre auch bei geschlossenen Nephridien ihre Function als Ausleitungsapparat der Genitalproducte erklärlich. Doch muss bemerkt werden, dass man die Nephridien des ausgebildeten *Sipunculus* als nach der Leibeshöhle hin offen beschrieben findet und dass die Geschlechtsdrüsen als Wucherungen des Peritonealepithels aufgefasst werden, deren Producte in die Leibeshöhle und von da in die Trichter der Nephridien gelangen.

## 2. Die Entwicklung von *Phascolosoma*.

Nach SELENKA'S Darstellung gestaltet sich die Entwicklung von *Phascolosoma elongatum* weit einfacher als die des *Sipunculus*. Infolge der inäqualen Furchung entsteht eine epibolische Gastrula,

die aber nach der baldigen Theilung der Makromeren und Einstülpung derselben in eine Art Invaginationsgastrula übergehen soll. Bald treten Wimpern auf, welche wie bei *Sipunculus* die Eihaut durchsetzen. Sie bilden einen Schopf am Scheitelpol und einen postoralen Wimperkranz, doch ist auch ein präoraler Wimperkranz vorhanden, so dass bei *Phascolosoma* die Uebereinstimmung mit der *Trochophora* eine grössere ist. Der Blastoporus soll direct zum Munde werden; der After liegt auch hier an der Dorsalseite. Die Bildung einer Embryonalhülle wird von SELENKA nicht beschrieben, vielmehr giebt dieser Forscher an, dass die Eihaut in die Cuticula der Larve übergeht, wie diess früher schon von einigen Anneliden dargestellt wurde. Der Embryo bezw. die Larve streckt sich dann einfach in die Länge, so dass hier ein ziemlich ähnliches Stadium wie bei *Sipunculus* auf weit einfacherem Wege erreicht wird.

Die Larve, welche als eines der letzten Stadien von SELENKA beobachtet wurde, ist lang gestreckt (Fig. 160). Der weit umfangreichere Rumpf wird von dem kleinen Kopfabschnitt durch einen dicken kragenähnlichen Wulst getrennt, welcher den postoralen Wimperkranz trägt. Ein grosser Theil des Kopfes wird von dem breiten präoralen Wimperkranz eingenommen, und am Vorderende ragt der Wimperbüschel der Scheitelplatte vor. Der Kopf trägt zwei Augenflecke. Vor dem Kragen treten die Haken auf, welche die Bewaffnung des ausgebildeten Thieres bilden. Am Rumpf entstehen zwei Paare steifer Borsten von denen je eine einer Ectodermzelle angehört (Fig. 160). Zu ihnen kommt später ein drittes Paar hinzu. SELENKA ist geneigt, sie den Borsten der Chätopoden zu vergleichen. Letztere entstehen ja allerdings auch als ectodermale Bildungen, doch nicht auf so einfache Weise, wie es hier der Fall ist.

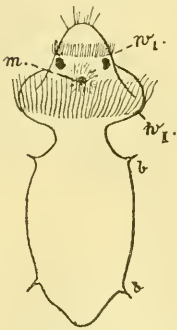


Fig. 160. Larve von *Phascolosoma elongatum* (nach SELENKA).

b Borsten, m Mund,  $w_i$  präoraler,  $w_1$  postoraler Wimperkranz.

### Allgemeines.

Bei der geringen Kenntniss, welche wir von der Entwicklung der verschiedenen Sipunculidengattungen besitzen, ist es schwierig, über die systematische Stellung dieser Abtheilung ein Urtheil abzugeben. Noch bis in die neuere Zeit pflegten die Sipunculiden mit den Echiuriden zu der Gruppe der Gephyreen zusammengefasst zu werden. Die Gründe, welche zu dieser Vereinigung führten, waren mehr äusserer Natur. Eine Vergleichung der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Daten ergibt, dass beide Abtheilungen keine besondere Uebereinstimmung aufweisen. Der sog. Rüssel der Echiuriden entspricht dem verlängerten Kopfklappen der Larve; der Mund liegt an seinem Grunde, bei den Sipunculiden jedoch an der Spitze des Rüssels. Der Kopfklappen tritt schon an der Larve völlig zurück (vgl. Fig. 159, pag. 240 und Fig. 146, pag. 206). Auffällig sind die Unterschiede in der Gestaltung des Nervensystems und besonders der Muskulatur, welche die Sipunculiden von den Echiuriden und zugleich auch von den Anneliden trennen. Inwieweit und ob sich diese Unterschiede allerdings bei einer umfassenderen Kenntniss der Sipunculiden-Entwicklung aufrecht erhalten

liessen, scheint sehr fraglich. Der Hauptpunkt ist der, ob die Sipunculiden von segmentirten Formen abzuleiten, d. h. mit den Anneliden in Beziehung zu setzen sind, oder nicht. Bei den Echiuriden sahen wir in der Larve eine Segmentirung angelegt und erhielten dadurch, wie auch durch die übrigen Organisationsverhältnisse der Larve Aufschluss über ihre Zugehörigkeit zum Annelidenstamm. Bei *Sipunculus* fehlen solche Andeutungen. Zwar spaltet sich auch hier das Mesoderm, von vorn nach hinten vorschreitend, in zwei Blätter und erfolgt die Differenzirung des im Uebrigen durch seine unpaare Anlage wiederum abweichenden Nervensystems in derselben Richtung, aber es wird auch vorübergehend keine Segmentirung angelegt, eine Kopfniere ist nicht vorhanden, der präorale Wimperkranz fehlt, und der Kopfabschnitt der Larve tritt gänzlich zurück (Fig. 159, pag. 240). Was die Bildung der Embryonalhüllen anbetrifft, so könnte dieselbe eine spätere Erwerbung sein, zumal sie bei *Phascolosoma* fehlen soll. Bei letzterer Form tritt übrigens SELENKA für die Andeutung einer Segmentirung durch die sog. Borstenpaare ein, ohne dass man diese Ausführungen für beweisend halten könnte.

Als Endergebniss ist hinzustellen, dass zwar die Sipunculiden in Bau und Entwicklung Anklänge an die Anneliden nicht verleugnen, dass aber bisher keine Berechtigung vorliegt, sie mit denselben zu vereinigen. Wir reihen sie hier den Anneliden an, weil bestimmte Beziehungen zu einer anderen Abtheilung des Thierreichs nicht nachweisbar sind und weil sie sich durch die Form ihrer Larven am ersten den Anneliden anschliessen. Eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu Phoronis und den Molluscoiden scheint uns bisher nicht sicher genug erkennbar zu sein.

#### Litteratur.

1. Hatschek, B. *Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus.* Arb. Zool. Institut Wien. 5. Bd. 1884.
2. Selenka, E. *Eifurchung und Larvenbildung von Phascolosoma elongatum* Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. 1875.
3. Selenka, E. *Die Sipunculiden.* Wiesbaden 1883.
4. Schauinsland, H. *Die Excretions- und Geschlechtsorgane der Priapuliden.* Zool. Anz. 9. Bd. 1886.

## XII. Capitel.

### CHAETOGNATHEN.

Die Chätognathen nehmen sowohl hinsichtlich ihres Baues, als auch hinsichtlich ihrer Entwicklungsweise eine vollständig isolirte Stellung ein. Wenn sie sich durch Eigenthümlichkeiten des Baues noch am meisten den Anneliden nähern, so unterscheiden sie sich durch wichtige Züge der Entwicklungsgeschichte gerade von dieser Gruppe. Zu den charakteristischsten Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Chätognathen sind zu zählen: die Entstehung des Mesoderms durch Bildung zweier Urdarmdivertikel und die frühzeitige Sonderung der Geschlechtsanlage. Durch den Mangel eigenthümlicher Larvenformen giebt sich die Entwicklung der Chätognathen als eine abgekürzte zu erkennen. Ihre Entwicklungsgeschichte ist vor Allem durch GEGENBAUR, KOWALEVSKY, BÜTSCHLI und O. HERTWIG bekannt geworden.

Die Eier der Chätognathen (*Sagitta*) werden nach erfolgter Befruchtung ins umgebende Wasser abgelegt. Sie sind rund, durchsichtig und enthalten zahlreiche, wasserhelle Dotterkugeln. Sie werden von einer Dottermembran und einem äusseren Gallertmantel umhüllt. Die Furchung muss als eine totale und äquale bezeichnet werden und führt zur Ausbildung einer regelmässigen Blastula, welche durch die hohe, prismatische Gestalt ihrer Zellen, die sich um eine verhältnissmässig kleine Furchungshöhle gruppieren, characterisirt ist. Bald flacht sich die eine Hälfte des Embryo's ab und stülpt sich ein, wobei die Furchungshöhle auf einen Spalt reducirt wird. Es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer sehr regelmässigen Invaginationsgastrula (Fig. 161 *A*), deren Urmund sich bald verengert. Frühzeitig machen sich im Grunde der Urdarmeinstülpung, dem Blastoporus gerade gegenüber, zwei grössere Zellen, die Genitalzellen, bemerkbar. Eine Ebene, welche diese beiden Zellen von einander trennt, entspricht der späteren Symmetrieebene. Im weiteren Verlaufe treten die Genitalzellen aus dem epithelialen Verbinde der Urdarmwandung heraus und gelangen in die Urdarmhöhle. Hierbei theilen sie sich, so dass wir 4 in der Queraxe gelegene Genitalzellen unterscheiden können (Fig. 161 *B*). Von diesen repräsentiren die zwei mittleren die Anlage beider Hoden, die beiden äusseren dagegen die der beiderseitigen Ovarien. Es erfolgt nun im vorderen erweiterten Theile des Urdarms die Ausbildung zweier von vorne nach hinten fortschreitenden Falten, welche die Genitalanlage vor sich herschieben (Fig. 161 *B*) und durch deren Entwicklung der Urdarm



in drei neben einander gelegene Räume getheilt wird, von denen der mittlere den Mitteldarmraum, die beiden seitlichen dagegen die paarigen Cölomsäcke darstellen.

Während nun der Embryo sich in die Länge streckt, erfolgt der Verschluss des Blastoporus und der Durchbruch der definitiven Mund-

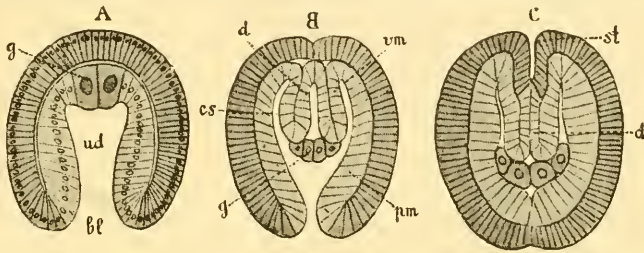


Fig. 161. Drei Embryonen von Sagitta im Stadium der Keimblätterbildung, im frontalen Längsschnitt (nach O. HERTWIG aus LANG's Lehrbuch).

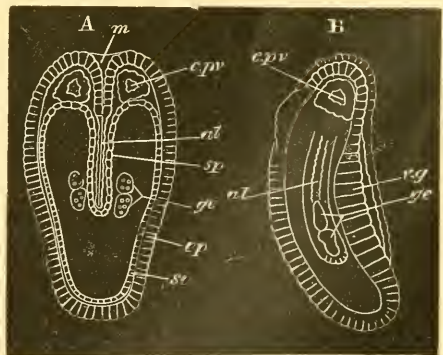
*bl* Blastoporus, *ud* Urdarm, *g* Urzellen der Geschlechtsorgane, *vm* viscerales (splanchnisches), *pm* parietales (somatisches) Blatt des Mesoderms, *d* Mitteldarmanlage, *cs* Cölomsäcke, *st* Stomodaeum (Vorderdarm).

öffnung unter Ausbildung des wahrscheinlich als Ectodermeinstülpung entstehenden Vorderdarms (Fig. 161 C, *st*). Das mittlere der drei früher gebildeten Divertikel erhält auf diese Weise eine Oeffnung nach vorne. Bei der Ansicht von der Dorsalseite (Fig. 162 A) scheinen Blastoporus und definitive Mundöffnung einander gerade gegenüber zu liegen, doch lehren seitliche Ansichten, dass der Blastoporus ein wenig, wie es scheint, gegen die ventrale Seite des Embryos gerückt ist, so dass demnach die definitive Längsaxe gegen die Gastrulahauptaxe eine etwas schiefe Lagerung einnimmt.

Bei weiterem Längenwachsthum schieben sich die beiden Falten immer weiter nach hinten (Fig. 161 C). Hierbei werden die beiden Urzellen der Hoden ebenfalls nach hinten geschoben (Fig. 161 C), während die Urzellen der Ovarien zu den Seiten der Falten gelagert sind und auf diese Weise mehr in die paarigen Cölomsäcke hineingerückt er-

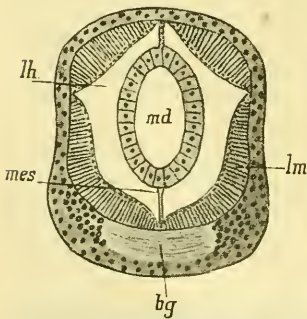
Fig. 162. Dorsalansicht und Seitenansicht eines vorgeschrittenen Embryos von Sagitta (nach BÜTSCHLI aus BALFOUR's Handbuch).

*m* Mund, *al* Darmcanal, *vg* Bauchganglionanlage, *ep* Ectoderm, *epv* Kopftheil der Leibeshöhle, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *ge* Geschlechtsorgane.



scheinen, was dem späteren definitiven Lagerungsverhältniss entspricht (Fig. 162). Der Embryo krümmt sich nun ventralwärts immer mehr und mehr ein, wobei eine ventrale Ectodermverdickung sich als Anlage des Bauchganglions bemerkbar macht (Fig. 162 B, *vg*). —

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung herrschen noch manche Unklarheiten. Bei einer von BÜTSCHLI untersuchten Art schnüren sich frühzeitig von den Cölomdivertikeln zwei im Kopf gelegene Abschnitte (Kopfhöhlen) ab (Fig. 162 *C, c. pv.*), deren Wandung hauptsächlich zum Aufbau der Muskulatur des Kopfes aufgebraucht werden soll. Bei der von O. HERTWIG untersuchten Art dagegen war die Anlage solcher paarigen Kopfhöhlen nicht zu erkennen, da hier die Wände des Mitteldarms und der Cölomsäcke sich im Verlauf der weiteren Entwicklung so dicht aneinanderlegen, dass diese Organe bald nur mehr ein spaltförmiges Lumen erkennen lassen, welches schliesslich vollständig verschwindet. Wir können nun einen soliden, seitlich comprimierten Entodermstrang und zwei ebenfalls solide, laterale Mesodermmassen unterscheiden, welche in ihrem Inneren die Genitalanlagen bergen. Alle drei Stränge wachsen nach hinten aus und zwar nicht bloss im Bereiche der späteren Rumpf-, sondern auch der Schwanzregion, so dass auch letzterer eine, wenn auch weniger mächtige Entodermanlage zukommt. Dieser rudimentäre Schwanzantheil des Darmcanals wird später zur Bildung des sagittalen, die beiden Schwanzhöhlen von einander trennenden Septums verwendet und geht daselbst, ohne ein Lumen zu gewinnen, unter. In welcher Weise das Querseptum zwischen Rumpf- und Schwanzhöhlen sich ausbildet und die Afteröffnung sich entwickelt, wurde bisher ebensowenig beobachtet, als die Art der Ausbildung der Geschlechtsausführungsgänge. Von Interesse ist die mächtige Ausdehnung der zeitlebens mit der Haut vereinigt bleibenden, ventralen Ganglienmasse (Fig. 162 *B, vg* und Fig. 163, *bg*), welche



**Fig. 163.** Querschnitt durch den Rumpf von *Sagitta* (nach O. HERTWIG aus LANG's Lehrbuch).

*lh* Leibeshöhle, *mes* Mesenterium des Darms, *md* Mitteldarm, *lm* Längsmuskulatur, *bg* Bauchganglion.

sich im jugendlichen Thiere längs der Ventralseite und der lateralen Parthien der gesammten Rumpfreigion ausdehnt und erst später relativ geringere Ausdehnung zeigt. Die quergestreiften Fasern der vier Längsmuskelnzüge werden nach dem Typus der epithelialen Muskulatur von den Zellen des somatischen Blattes der Cölomauskleidung (Fig. 162 *A, so*) abgetrennt. Die Flossen entstehen als einfache Ausstülpungen der lateralen Ectodermparthien, während das in ihnen befindliche cuticulare Skelet wahrscheinlich als eine Abscheidung dieser Ectodermzellschicht an ihrer basalen Seite entsteht. In späteren Stadien der Entwicklung rücken im Rumpfab-schnitte die beiden Cölomsäcke über und unter dem Darmcanale dicht aneinander, so dass durch ihre sich berührenden Wandungen ein dorsales und ventrales Mesenterium (Fig. 163 *mes*) gebildet wird. Die aus dem Eie schlüpfende, junge *Sagitta*, weist schon im Wesentlichen die Gestalt des ausgewachsenen Thieres auf.

**Allgemeines.** Die Frage nach der Stellung der Chätognathen im zoologischen System wird auch durch die Entwicklungsgeschichte ihrer Lösung nicht näher gebracht und kann vorläufig nur unter aller Reserve

behandelt werden. Schon von O. HERTWIG wurde auf die Uebereinstimmung hingewiesen, welche zwischen dem Querschnitte durch eine Sagitta und dem von Polygordius besteht. Thatsächlich zeigt sich in dem Vorhandensein paariger, mit Epithel ausgekleideter Cölomsäcke, eines dorsalen und ventralen Mesenteriums des Darms, sowie der 4 in gefiederten Blättchen angeordneten Längsmuskelbänder, zu denen in einzelnen Fällen noch Andeutungen einer transversalen Muskulatur hinzukommen, eine bedeutsame Uebereinstimmung in der Tektonik beider Gruppen. Was uns am meisten hindert, eine sichere Entscheidung hinsichtlich der Stellung der Chätognathen zu treffen, ist die Unkenntniß, in der wir uns über das Excretionssystem derselben befinden. Die Geschlechtsorgane, vor Allem die des männlichen Abschnittes, zeigen eine bedeutende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der Anneliden, und, wenn es erlaubt ist, die Geschlechtsausführungsgänge auf umgewandelte Nephridien zu beziehen, so müssten wir den Sagitten zum mindesten zwei Rumpfsegmente zuschreiben und sie demnach als Formen auffassen, bei denen vielleicht im Anschluss an die Bewegungsweise eine ursprüngliche Segmentirung des Rumpfs nur in rückgebildeter Form sich erhalten hat.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht unterscheiden sich die Chätognathen von den Anneliden durch den Mangel eines Trochophora-ähnlichen Embryonal- oder Larvenstadiums und vor Allem durch die eigenthümliche Abfaltung des Mesoderms. Um diese Art der Mesodermbildung mit der den Anneliden zukommenden Bildung von Mesodermstreifen in Uebereinstimmung zu bringen, müsste man annehmen, dass die Mesodermelemente schon im Blastula- und Gastrulastadium sich durch Proliferation erheblich vermehrten, so dass auf diese Weise paarige Mesodermstreifen entstanden, welche in der Fläche der Urdarmwand liegen blieben, mit dem Entoderm epithelialen Zusammenhang bewahrten und sich erst später durch Divertikelbildung abtrennten. Unter dieser Voraussetzung würde es verständlich, wie selbst bei nahe verwandten Thieren zwei anscheinend so verschiedene Formen der Mesodermbildung zur Beobachtung kommen können.

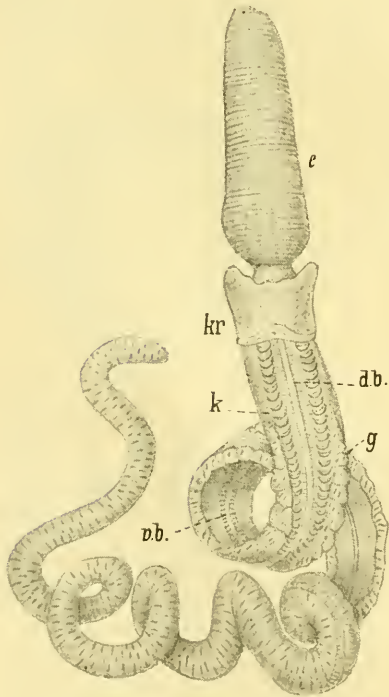
#### Litteratur.

1. Bütschli, O. *Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 23. Bd. 1873.
2. Gegenbaur, C. *Ueber die Entwicklung der Sagitta.* Abh. Naturf. Ges. Halle 1856. Uebers.: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 7. pag. 47.
3. Grassi, B. *I Chätognati.* Fauna und Flora Neapels. Leipzig 1883.
4. Hertwig, O. *Die Chätognathen.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.
5. Kowalevsky, A. *Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden.* Mém. Acad. St. Petersbourg. 7. Ser. Tom. 16. 1871.

### XIII. Capitel.

## ENTEROPNEUSTEN.

Unter dem Namen Enteropneusten pflegt man den Balanoglossus, diese isolirt stehende Form, welche kaum zu einer anderen Abtheilung nähere Beziehungen erkennen lässt, für gewöhnlich den Echinodermen anzureihen. Ueber seine vermuthliche Stellung im System werden zum Schluss dieser Ausführungen noch einige Worte zu sagen sein. Um uns über die Entwicklungsvorgänge leichter verständlich zu machen, scheint es nöthig, vor deren Betrachtung einige morphologische Verhältnisse zu besprechen.



**Fig. 164.** Balanoglossus Kowalevskii (nach A. AGASSIZ).

*e* Eichel, *kr* Kragen, *k* Kiemenregion, *g* Genitalregion des Körpers, *d. b.* dorsales, *v. b.* ventrales Blutgefäss.

### Anatomisches.

Balanoglossus besitzt einen langgestreckten wurmförmigen Körper, an dem sich äusserlich verschiedene Abschnitte unterscheiden lassen. Vorn setzt sich die sog. Eichel, weniger passend als Rüssel bezeichnet, von dem übrigen Körper ab; darauf folgt der muskulöse Kragen und auf ihn die Kiemenregion, welche allmählich in den hinteren Theil des Körpers übergeht (Fig. 164). Eichel und Kragen dienen wesentlich als Bewegungsapparat des Thieres und setzen sich daher grösstentheils aus Muskelfasern zusammen, die sich als äussere Rings- und innere Längsmuskeln unterscheiden lassen. Im Innern beider Organe befindliche Hohlräume, welche zwischen den Längsmuskeln und Bindegewebszellen frei bleiben, lassen sich durch ein oder zwei (dorsal) am Grunde der Eichel gelegene Poren von aussen her mit Wasser füllen (Fig. 165 p). Aehnliche Poren führen auch den Hohlräumen im Kragen Wasser

zu (SPENGL). Diese Verhältnisse hat man mit denen des Wassergefäßsystems der Echinodermen verglichen und wohl auch gemeint, dass man in der Eichel ein Rudiment dieses Systems vor sich habe, zumal der Hohlraum der Eichel in seiner Anlage eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entstehungsweise des Wassergefäßsystems bei den Echinodermen zeigt. Sicher scheint es, dass die Eichel als Bewegungsorgan dient. Man glaubte, dass sie durch den Eichelporus Wasser von aussen her in sich aufnehme, dadurch also in ähnlicher Weise wie die Ambulacalfüßchen der Echinodermen wirke (SPENGL). Andererseits ist allerdings behauptet worden,

dass Farbstoffpartikel, welche man in Wasser vertheilte, nie im Innern der Eichel gefunden wurden, der Eichelporus also nicht zur Aufnahme, sondern nur zur Ausfuhr von Stoffen aus dem Innern diene (BATESON). Diese Wahrnehmung würde insofern von besonderem Interesse sein, als die Eichel ein drüsiges als Excretionsorgan gedeutetes Gebilde enthält. — Die Fortbewegung des

Balanoglossus geht auf die Weise vor sich, dass die Eichel peristaltische Bewegungen macht und sich dadurch in den Sand einschiebt. Ihr folgt der Kragen, welcher sich auf ähnliche Weise an der Fortbewegung des Thieres beteiligt. Dabei tritt der Sand in die an der Eichelbasis gelegene Mundöffnung ein, füllt allmählich den ganzen Darm aus und tritt schliesslich als ein wurstförmiger Strang

am Hinterende des Körpers durch den After wieder nach aussen. So frisst sich das Thier gewissermassen durch den Sand hindurch.

Der Darmcanal beginnt mit der breiten, nicht verschliessbaren Mundöffnung dicht unterhalb der Eichel (Fig. 165). Er verläuft

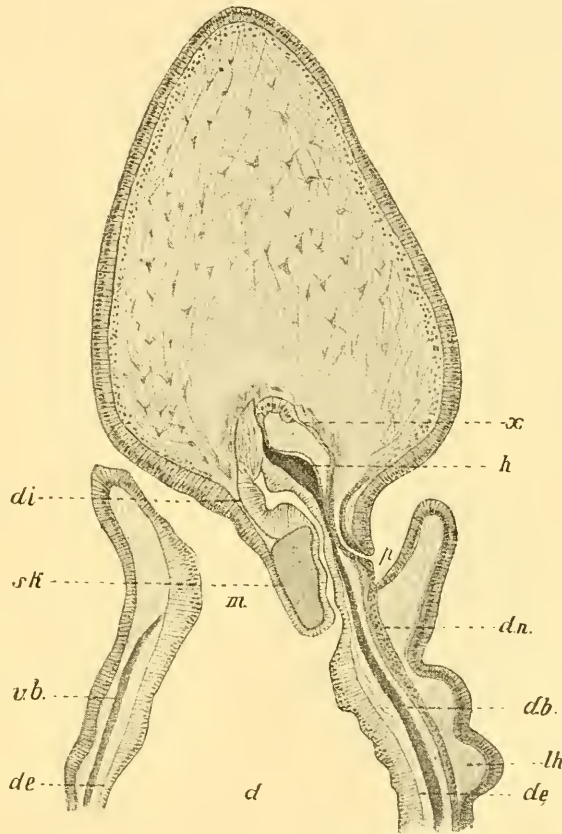
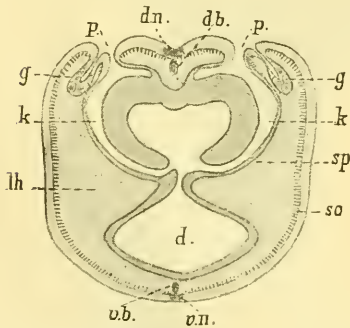


Fig. 165. Sagittaler Längsschnitt durch Eichel und Kragen von *Balanoglossus sarniensis* (in etwas schematisirter Darstellung nach KÖHLER).

*d* Darm, *de* Darmepithel, *d. b.* dorsales Blutgefäss, *di* Divertikel des Darms, *d. n.* dorsaler Nerv, *h* das sog. Herz, *lh* Leibeshöhle, *m* Mund, *p* Eichelporus, *sk* Skeletkörper, *v. b.* ventrales Blutgefäss, *x* die sog. Rüsseldrüse.

ziemlich gerade gestreckt nach hinten. Wichtig für die Organisation des Thieres sind die Anhangsgebilde, welche vom Darm aus entstehen und zum Theil mit ihm in inniger Verbindung bleiben. Schon in seinem Anfangstheil bildet der Darm nach der dorsalen Fläche zu eine Ausstülpung, welche sich in die Eichelbasis hinein erstreckt (Fig. 165 *di*). Zwischen die ventrale Wand dieser Ausstülpung und die Epidermis der Eichel schiebt sich der vordere Theil des sog. Rüssel- oder Eichelgestells ein (Fig. 165 *sk*), eines Skeletkörpers, dessen unpaarer Theil die beschriebene Lage hat, während zwei Schenkel, die nach hinten und unten von ihm abgehen, den Vorderdarm spangenartig umfassen. Sie liegen in Falten der Darmwand; in die Figur konnten sie nicht eingetragen werden. Dieser ganze Skeletkörper ist nach SPENGLER ein Product des Darmepithels, bezgl. der erwähnten Ausstülpung desselben. Diese letztere, welche also skeletbildende Eigenschaft besitzt, soll nach BATESON eine dem Chordagewebe der Wirbelthiere ähnliche Structur zeigen und wird von ihm mit der Chorda verglichen. Dem schliesst sich auch KÖHLER an.

Etwas weiter nach hinten am Darm, nachdem derselbe die Kragenregion des Körpers verlassen hat, treten an ihm die für die ganze Auffassung des Thieres höchst wichtigen Kiemen auf. Die Kiemen sind paarige zu beiden Seiten der Mittellinie gelegene taschenförmige Aussackungen der dorsalen Darmwand (Fig. 166 *k*). Jede dieser mit Wimperepithel ausgekleideten Taschen schiebt einen kurzen Gang nach oben, und dieser mündet durch einen Porus auf der Rückenfläche (Fig. 166 *p*). Aeusserlich am Körper sind die beiden Reihen von Kiementaschen durch die queren Bogenstreifen zu erkennen (Fig. 164 *h*). Nach hinten zu werden



**Fig. 166.** Querschnitt durch die Kiemenregion von *Balanoglossus minutus* (nach SPENGLER).

*d* Darm, *d. b.* dorsales Blutgefäss, *d. n.* dorsaler Nerv, *g* Genitalorgane, *k* Kiementaschen, *lh* Leibeshöhle, *p* Porus der Kiementaschen, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *v. b.* ventrales Blutgefäss, *v. n.* ventraler Nerv.

diese Querbogen weniger umfangreich, was damit zusammenhängt, dass auch in späteren Lebensstufen des Thieres eine Neubildung von Kiemen stattfindet. Zur Stütze der Kiemen dient ein aus zarten Chitinspangen gebildetes Skelet, welches sich in die Wände der Kiementaschen einlagert. — Das Wasser wird durch den Mund aufgenommen, gelangt aus dem Vorderdarm in die Kiementaschen und von da durch die Rückenhöhlen nach aussen.

Auch in den Parthien, welche hinter der Kiemengegend gelegen sind, zeigt der Darm paarige, dorsal gelegene Ausstülpungen. Es sind diess Leberanhänge. Dieselben sind insofern auch von Einfluss auf die äussere Gestalt des Körpers, als sie die Körperhaut vorbuchen (Fig. 164) und die Muskulatur an diesen Stellen nur schwach entwickelt ist. Der hinterste Theil des Darmes entbehrt der Anhangsgebilde und verläuft gerade gestreckt bis zum After.

Zur Befestigung des Darmes dient ein in der dorsalen und ein in der ventralen Mittellinie verlaufendes Mesenterium. Durch die Mesenterien wird die Leibeshöhle in eine rechte und linke Abtheilung getrennt, doch fliessen beide bei manchen Arten zusammen, indem das dorsale Aufhängeband durchbrochen wird. Von der Leibeshöhle des Rumpfes gesondert und auch durch ihre Entstehungsweise unterschieden, ist diejenige des Kragens, die übrigens durch Ausfüllung mit Bindegewebe und Muskulatur grösstenteils rückgebildet wird (Fig. 165). Im Rumpf dagegen soll die Leibeshöhle grösstentheils bestehen bleiben, und ihre Wand setzt sich aus der Längs- und Ringmuskulatur des somatischen und splanchnischen Blattes zusammen (SPENGLER). Nach anderen Angaben soll jedoch auch die Rumpfhöhle die Natur des echten Cöloms verlieren und sich mit Bindegewebe und Muskeln erfüllen (KÖHLER).

In der ventralen und dorsalen Mittellinie, zwischen Darm- und Körperwand gelegen, verlaufen die zwei Hauptgefässstämme des Balanoglossus (Fig. 165 u. 166 *vb* u. *db*). Im dorsalen Gefäss fliesst das Blut nach vorn, im ventralen nach hinten. Sie geben in regelmässigen Abständen Zweige ab, die zu der Körperwand, dem Darm und den übrigen Organen verlaufen. Nach KOWALEVSKY sind auch zwei Seitengefässe vorhanden, welche vom Darm und den Kiemen her Gefässe in sich aufnehmen. Ihr Vorhandensein wurde auch von KÖHLER bestätigt. Ob das von KÖHLER und BATESON als Centralorgan des Blutgefässsystems angesprochene sackförmige Gebilde, welches am Grunde der Eichel liegt und allerdings mit den Körpergefässen in Verbindung steht, als Herz anzusehen ist, erscheint noch zweifelhaft. In der Fig. 165 sieht man es an der dorsalen Seite des Darmdivertikels gelegen (*b*). Darüber liegt ein Organ (*x*), dessen Bedeutung noch weniger sichergestellt ist. Es ist ein ringsum geschlossener sackförmiger Körper, dessen epitheliale Auskleidung nach vorn hin besonders voluminös erscheint (Fig. 165 *x*). Infolge der durch die Art der Lage bedingten engen Beziehung zum Blutgefässsystem sprach SPENGLER den vorderen Theil dieses Organs als innere Kieme (Eichelkieme) an, während BATESON und KÖHLER es für eine Drüse (Rüsseldrüse) erklären, welcher excretorische Function zukäme. Freilich tritt bei dieser Erklärung eine Schwierigkeit ein, nämlich das Fehlen des Ausführungsganges; denn wie der Eichelporus die Producte der ringsum geschlossenen „Drüse“ nach aussen befördern soll, was angenommen wurde, ist ohne Weiteres nicht ersichtlich. Im Uebrigen erscheint diese Deutung, beim Fehlen sonstiger Excretionsorgane, immerhin naheliegend.

Als Centralorgan des Nervensystems ist ein dicker Strang anzusehen, welcher dorsal in der Mittellinie des Kragens gelegen ist (Fig. 165 *dn*). Er soll im Innern einen Hohlraum aufweisen, welcher dem Centralcanal des Rückenmarks der Wirbelthiere zu vergleichen wäre (BATESON), der jedoch von SPENGLER in Abrede gestellt wird. Nach ihm wie nach KÖHLER ist der Innenraum von Zellsträngen durchzogen, so dass nur unregelmässige Lücken in ihm auftreten. KÖHLER giebt weiter das eigenthümliche Verhalten an, dass sich der Innenraum des Nervenstranges an seinem hinteren Ende nach aussen öffnen soll, indem die Zellen seiner Wandung in die Epithelzellen der Körperwand übergehen. Aehnliche Communicationen des Innenraums sollen auch am vorderen Ende auftreten (Neuroporus nach BATESON). — Von dem centralen Organ geht ein starker Nerv ab, welcher in der ganzen dorsalen Mittellinie des Körpers verläuft. Derselbe giebt seinerseits bald hinter dem Kragen

zwei Nerven ab, welche nach unten ziehen, sich in der Gegend des ersten Kiementaschenpaares vereinigen und als ventraler Mediannerv nach hinten im Körper verlaufen (Fig. 166 *vn*).

Die Genitalorgane von *Balanoglossus* gehören entweder noch der Kiemenregion des Körpers an oder liegen hinter dieser. *Balanoglossus* ist getrennt geschlechtlich. Männliche und weibliche Organe sind einander in Bezug auf Gestalt und Lage völlig gleich. Die Genitaldrüsen liegen in Form einfacher oder verästelter Schläuche zu beiden Seiten des Körpers, und ihre Ausmündungsöffnungen finden sich in einer Reihe hintereinander auf der Rückenfläche (Fig. 166 *g*). Ausser diesen lateralen Reihen von Geschlechtsorganen (Fig. 164 *g*), können auch noch zwei mediane, zwischen Kiementaschen und Rückengefäss liegende, auftreten. Bei manchen Arten lässt sich auch der auf die Kiementaschen folgende Theil des Körpers als Genitalregion bezeichnen, da hier die Geschlechtsorgane besonders stark entwickelt sind. Indem bei gewissen Arten, z. B. bei dem von KOWALEVSKY untersuchten *B. claviger* und *minutus* die Theile, welche die Geschlechtsdrüsen enthalten, eine starke Abplattung und seitliche Ausdehnung erfahren, entstehen dadurch flügelartige Verbreiterungen des Körpers.

### Entwicklung ohne Tornarialarve.

Die Befruchtung der Eier findet wohl ausserhalb des Körpers im Meerwasser statt, wohin beiderlei Geschlechtsproducte bei der amerikanischen, von BATESON untersuchten Form (*Balanoglossus Kowalevskii*) durch Ruptur der Leibeshaut gelangen sollen. Künstliche Befruchtung liess sich nicht vornehmen, doch fand BATESON die Eier in grosser Anzahl in dem schlammigen Sand, welchen die erwachsenen Thiere bewohnen. Die Eier sind dicht von einer zarten Hülle umgeben, die sich vom Ei abhebt, wenn die Befruchtung stattgefunden hat. Die

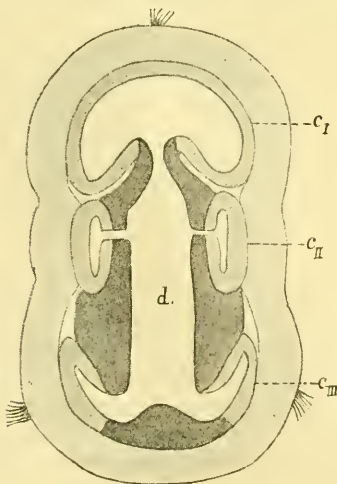


Fig. 167. Schema eines Längsschnittes durch eine Larve von *Balanoglossus Kowalevskii* (nach BATESON).

*c<sub>I</sub>* vordere, *c<sub>II</sub>* mittlere, *c<sub>III</sub>* hintere Cölomsäcke, *d* Darm.

Furchung ist eine totale und ziemlich äquale. Als ihr Resultat erscheint eine Blastula, die anfangs kugelförmig ist und sich später an einer Seite abflacht. An dieser Seite erfolgt sodann eine Einstülpung, und man hat nunmehr eine typische Invaginationsgastrula vor sich. Bald verengert sich aber der anfangs weite Blastoporus bis auf einen kurzen und schmalen Spalt. Gleichzeitig bedeckt sich die Oberfläche des Embryos mit kurzen Wimpern, und in der Umgebung des Blastoporus erscheint ein Ring stärkerer Cilien. In der Folge schliesst sich der Blastoporus gänzlich. Die beiden primären Keimblätter hängen an dieser Stelle nur noch durch einen Zellenpfropf zusammen, trennen sich aber bald völlig von einander, so dass der Embryo dann aus zwei in einander liegenden getrennten Zellenblasen besteht. Gleichzeitig streckt sich der Embryo etwas in die Länge und nimmt dadurch eine Gestalt an, wie sie die



Fig. 168 *A* darstellt. Auf diesem Stadium ungefähr oder schon etwas früher durchbricht der Embryo die Eihaut und wird zur frei schwärmenden Larve, die aber nicht pelagisch, sondern am Grunde lebt und an Stellen gefunden wurde, an denen das Wasser nicht sehr tief war.

Die innere Structur der Larve ändert sich bald in einer Weise, welche eine innere Segmentirung erkennen lässt. Der längliche ringsum geschlossene Urdarm buchtet sich an seinem vorderen Ende aus und bildet zwei nach hinten gerichtete Divertikel (Fig. 167 *c*). Dieselben schnüren sich im Zusammenhang mit einander vom Urdarm ab und liegen nun als geschlossene Blase vor denselben. Desgleichen bilden sich weiter nach hinten zwei Paare von Cölomsäcken als Ausstülpungen des Urdarms (Fig. 167 *c<sub>II</sub>* u. *c<sub>III</sub>*), die sich ebenfalls ablösen und später als platte Säcke neben dem Darm gefunden werden. In etwas späterem Stadium bildet sich der Mund an der ventralen Fläche da, wo die Querfurche äusserlich an der Larve auftritt (Fig. 168 *A*). Der After entsteht am Hinterende der Larve in der Nähe der Stelle, wo der Blastoporus zum Schluss gelangte. Beide werden durch Verlöthung des inneren mit dem äusseren Keimblatt gebildet. — Während dieser Vorgänge macht die äussere Form der Larve wesentliche Veränderungen durch. Zuerst entsteht ungefähr in der Mitte des Körpers eine Querfurche, die sich allmählich mehr vertieft und hinter der bald eine zweite auftritt (Fig. 168 *A* u. *B*). Während die erste Furche den vorderen Abschnitt des Körpers, nämlich die Eichel, schon so früh von dem übrigen Körper absetzt, begrenzt die zweite Furche mit der ersten zusammen den späteren Kragen. Dahinter ist auch die Kiemenregion schon dadurch gekennzeichnet, dass zwei Poren als Andeutung des ersten Kiementaschenpaares auftreten (Fig. 168 *B* u. *C*, *k*). Der hinter dem Wimperreifen gelegene Abschnitt der Larve verlängert sich allmählich (Fig. 168 *C*). So sind in dieser Larve schon die hauptsächlichsten Theile vom Körper des ausgebildeten Thieres angelegt.

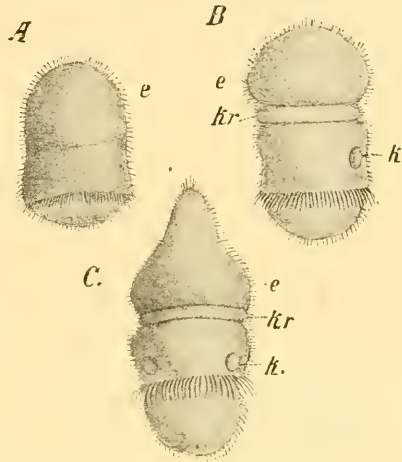


Fig. 168. *A—C* Freischwärmende Larven von *Balanoglossus* Kowalevskii in verschiedenen Entwicklungsstadien (nach BATESON).

*e* Eichel, *k* Kiemenöffnung, *kr* Kragen.

### Entwicklung durch die Tornarialarve.

Nicht bei allen Arten jedoch entwickelt sich der *Balanoglossus* in so einfacher Weise, wie eben beschrieben, aus dem Ei zur Form des ausgebildeten Thieres, sondern er durchläuft ein Larvenstadium, dessen Gestaltung an die Larven der Echinodermen erinnert. Die als *Tornaria* bezeichnete Larve wurde von JOH. MÜLLER als Echinodermenlarve beschrieben. Ihre Gestalt, die übrigens bei den verschiedenen Arten Modificationen aufweist, wird durch die Fig. 169 erläutert. An der ventralen Seite der glockenförmig gestalteten Larve liegt die Mundöffnung, von welcher der Schlund aufsteigt und sich dann nach abwärts biegt,

um in den weiten Magen überzugehen. An diesen schliesst sich der Enddarm an, der am Hinterende der Larve durch den After nach aussen mündet. An der Oberfläche der Larve tritt eine Umkränzung mit Wimperschnüren hervor, die sich aber von denjenigen der Echinodermenlarven dadurch unterscheiden, dass ihre einzelnen Abschnitte eine grössere Selbstständigkeit gewinnen. Wir unterscheiden zunächst einen präoralen von einem postoralen Wimperkranz, die beide mit mehrfachen Ausbuchtungen versehen sind (Fig. 169 A). Beide berühren sich am Vorder-

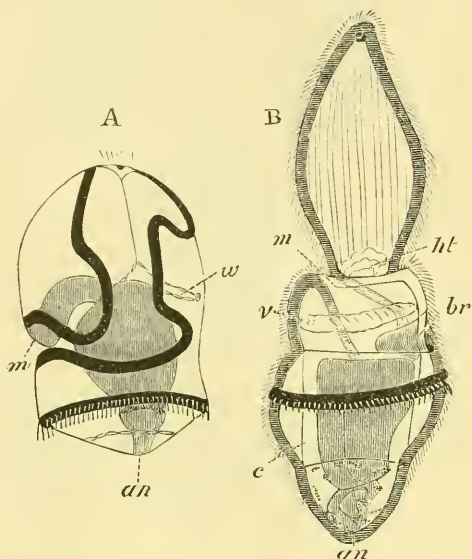


Fig. 169. A und B *Tornaria* und späteres Entwicklungsstadium von *Balanoglossus* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR'S Handbuch). Die schwarzen Linien bezeichnen die Wimper-schnur und den hinteren Wimperring.

an After, br Kiementasche, c Leibeshöhle, lt „Herz“, m Mund, w die sog. Wassergefässblase.

facheren Verlauf. Die weitere Entwicklung der *Tornaria* besteht darin, dass ihr vorderes Ende sich auszieht und zur Eichel des *Balanoglossus* wird. Dabei schwindet die präorale und postorale Wimper-schnur, doch bedeckt sich dafür der ganze Körper mit Wimpern (Fig. 169 B). An der Spitze des Vorderendes bleiben die Augenflecken vorläufig noch erhalten. Der mittlere Körperabschnitt zeigt sich von dem queren Wimperkranz umgürtet und lässt dadurch erkennen, dass die hinter ihm gelegenen Theile sich ebenfalls in die Länge gestreckt haben. Aussen am Körper und zwar auf der dorsalen Seite des Vordertheils treten zwei Oeffnungen auf, die Ausmündungen der Kiementaschen. Somit ist ungefähr das gleiche Stadium erreicht, welches wir auf directerem Wege aus der von BATESON beschriebenen Larve hervorgehen sahen. Jene einfachere Form der Entwicklung dürfte wohl als die abgeleitete, und die der *Tornaria* als die ursprünglichere zu betrachten sein, da das Fehlen von Mund und After bei einer frei lebenden Larve keinen ursprünglichen Zustand darstellt.

ende der Larve beinahe. An dieser Stelle findet sich, der Scheitelplatte der Annelidenlarven vergleichbar, eine Ectodermverdickung mit zwei darüber gelagerten Augenflecken. Von dieser Gegend aus zieht ein contractiles Band nach hinten. Mesenchymzellen scheinen zwischen Darm und Körperwand aufzutreten. Der hintere Körpertheil der Larve wird von einem Wimperkranz umgürtet, der von der übrigen Wimper-schnur unabhängig ist (Fig. 169 A), und ein ebensolcher kann in späteren Stadien der Larve auch noch hinter diesem auftreten.

Der geschilderte Zustand der Larve wird erst allmählich während ihres freien pelagischen Lebens erreicht. Anfangs fehlen noch die queren (hinteren) Wimperkranze, und die präorale sowie postorale Wimper-schnur zeigt einen ein-

### Weitere Entwicklungsvorgänge beider Typen.

Bisher fassten wir hauptsächlich die äussere Form der *Tornaria* ins Auge. Bezüglich der inneren Entwicklung finden wir die schon früher nach BATESON geschilderten Vorgänge bestätigt. Am Urdarm, der jedoch hier seine Verbindung mit dem Ectoderm niemals aufgibt, bildet sich in dem jüngsten bisher beobachteten Stadium der *Tornaria* eine unpaare Ausstülpung (Fig. 170). Das soll die Anlage der sog. Wassergefässblase sein, die sich wie das entsprechende Organ der Echinodermenlarven auf der Rückenfläche durch einen Porus nach aussen öffnet (Fig. 169 A). Sie hat besonders zum Vergleich mit den Echinodermenlarven Anlass gegeben. Ausser diesem Divertikel entstehen weiter nach hinten am Darm noch zwei Paar andere Ausstülpungen (AGASSIZ). Es sind die Cölomsäcke, welche sich bald vom Darm ablösen und sich als zwei Paar plattgedrückter Blasen zu beiden Seiten neben den Darm lagern. Indem sie sich bald bedeutend erweitern, legen sie ihre Wände als splanchnisches und somatisches Blatt der Darm- und Körperwand an<sup>1)</sup>. Dorsal und ventral bildet sich ein die beiderseitigen Leibeshöhlensäcke trennendes Mesenterium, von denen aber das dorsale nach SPENGLER später rückgebildet werden kann. Das hinterste Paar von Cölomsäcken

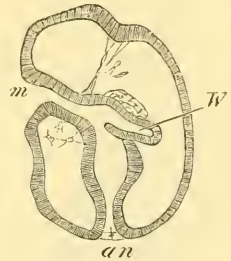


Fig. 170. Frühes Stadium einer *Tornaria* (nach GOETTE aus BALFOUR'S Handbuch).

*m* Mund, *an* After, *w* die sog. Wassergefässblase.

liefert den grössten Theil der Leibeshöhle, nämlich diejenige des ganzen Rumpfes, während die Leibeshöhle des Kragens aus dem vorderen Paar hervorgeht und die Eichelhöhle aus der sog. Wassergefässblase gebildet wird (SPENGLER). Die Uebereinstimmung der letzteren mit den paarigen Gebilden weist darauf hin, dass auch sie ursprünglich die gleiche Bedeutung besaßen, und das Auftreten zweier Eichelporen bei *Balanoglossus Kupfferi* scheint die paarige Anlage auch dieses vorderen Cölomsackes anzudeuten. Der Eichelporus geht aus dem Rückenporus der *Tornaria* hervor. Bei dem das *Tornaria*-Stadium nicht durchlaufenden *Balanoglossus* bildet der vordere Cölomsack, wie ihn BATESON direct bezeichnet, einen zipfelförmigen Fortsatz, dessen Ende mit dem Ectoderm verlöthet und nach aussen durchbricht.

Nachdem sich vom Urdarm die Cölomsäcke losgelöst haben, liefert das zurückbleibende Entoderm in Form einer nach vorn gerichteten Ausstülpung das am Grunde der Eichel liegende Darmdivertikel (vgl. Fig. 165 *di*), und von diesem geht wahrscheinlich die Bildung des Eichelgestells aus. Schon früher haben sich aber etwas weiter nach hinten am Darm als paarige Ausstülpungen desselben die Kiementaschen gebildet. Sie sind nach der dorsalen Fläche gerichtet (Fig. 169 B) und verbinden sich bald mit dieser, indem sie durch einen anfangs ziemlich weiten Porus

<sup>1)</sup> Ganz entsprechende Verhältnisse treten auch bei dem sich nicht durch eine *Tornaria* entwickelnden *Balanoglossus Kowalevskii* auf, wie die Fig. 172 (pag. 257) erkennen lässt.

nach aussen münden (Fig. 168 C). Bei mehreren Formen wurde zuerst nur ein Paar von Kiementaschen beobachtet (Fig. 168 C u. 169 B), bei der von AGASSIZ untersuchten *Tornaria* treten dagegen vier Paare von Kiementaschen gleichzeitig auf (Fig. 171). Die anfangs so einfache Gestaltung der Kiementaschen complicirt sich später, indem ihre Wände sich falten und die Skelettspangen zwischen ihnen gebildet werden. Die Bildung neuer Kiementaschen nimmt noch ihren Fortgang, wenn der *Balanoglossus* schon längst seine definitive Gestaltung angenommen hat. — Hinter der Kiemenregion kommen, nachdem der hintere Theil des Körpers bereits bedeutend in die Länge gewachsen ist, die paarigen Ausstülpungen des Darmes zu Stande, die als Leberanhänge gedeutet werden. —

In der *Tornaria* findet man neben der sog. Wassergefäßblase, oder sogar in eine Vertiefung derselben eingesenkt, ein rundes Bläschen, welches gewöhnlich als Herz der *Tornaria* bezeichnet worden ist. (Fig. 169 B u. 171 ht). Diesen Namen verdient es deshalb nicht, weil aus ihm (nach SPENGLER) dasjenige Organ hervorgehen soll, welches BATESON und KÖHLER als den sackförmigen hinteren Theil der „Rüsseldrüse“ bezeichnet haben (vgl. Fig. 165). Bei *Balanoglossus Kowalevskii* entsteht die Rüsseldrüse durch Spaltung aus dem Gewebe des vorderen Cölomsackes, nachdem sich dasselbe bereits im Innern der Eichel ausgebreitet hatte. Diese Entstehungsweise scheint uns darauf hinzudeuten, dass auch das sog.

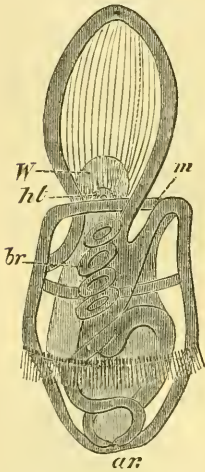


Fig. 171. Entwicklungsstadium von *Balanoglossus* (nach AGASSIZ aus BALFOUR'S Handbuch).

an After, br Kiementaschen, ht „Herz“, m Mund, W die sog. Wassergefäßblase.

Herz der *Tornaria* aus der Wassergefäßblase oder dem vorderen Cölomsack, was dasselbe besagt, hervorgehen mag.<sup>1)</sup> Das frühe Auftreten des Organs in der *Tornaria* spricht für die Erklärung, welche man dem ausgebildeten Organ gegeben hat. Auch in anderen Abtheilungen des Thierreichs sehen wir das Excretions-system sehr frühzeitig angelegt werden.

Als ein Spalt in dem Mesodermgewebe der Eichel legt sich nach BATESON auch das für das eigentliche Herz erklärte Organ an. Dieser Spalt tritt zwischen der Anlage der „Rüsseldrüse“ und dem Darmdivertikel auf und umgibt sich erst allmählich mit fester Wandung. Ob er von Anfang an mit den Blutgefäßen des Körpers in Verbindung steht, ist nicht nachgewiesen. Die Blutgefäße entstehen wohl in ähnlicher Weise wie das vermeintliche Centralorgan aus dem Mesoderm.

Die Genitalorgane treten in ihrer ersten Anlage als birnförmige Säckchen auf und befinden sich in engem Zusammenhang mit dem Ectoderm, was BATESON veranlasst, sie von letzterem und nicht vom Mesoderm herzuleiten, wie es natürlicher schiene, zumal sich in dieser Zeit Mesodermgewebe bereits dem Ectoderm dicht angelagert findet. Uebrigens erklärt BATESON den Ursprung der Genitalorgane als noch nicht sicher erwiesen.

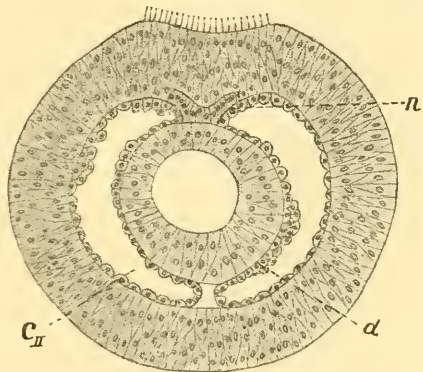
Der Centraltheil des Nervensystems entsteht nach BATESON auf die Weise, dass sich in der Mittellinie des Kragens von der untersten Zellenlage

<sup>1)</sup> SPENGLER giebt allerdings an, dass das „Herz“ als eine Verdickung der Epidermis neben dem Eichelporus gebildet würde, doch lässt sich diese Angabe vielleicht mit der oben ausgesprochenen Vermuthung vereinigen, indem in diesem Falle die Bildung des sog. Herzens erst später erfolgte, nämlich als die Auskleidung des Innenraums der Eichel durch die „Wassergefäßblase“ schon vor sich gegangen war. Doch ist das nur Vermuthung.

dse Ectoderms eine Parthie von Zellen in eigenthümlicher Weise differenzirt und sich schliesslich in der ganzen Länge des Kragens von dem Ectoderm ablöst (Fig. 172 *n*). Dieser Process soll übrigens vor einer oberflächlichen Einsenkung des Ectoderms begleitet werden, die sich als dorsale, mit Wimpern versehene Längsfurche an dem soeben erst zur Ausbildung gelangten Kragen der jungen Larve bemerklich macht (Fig. 172 nach BATESON). Auch SPENGLER spricht von einer Bildung des Nervensystems infolge einer dorsalen Einstülpung in der Mittellinie des Kragens. Doch sind die Hohlräume, welche sich beim ausgebildeten Thier im Centralnervensystem finden, nicht auf eine dem Neuralrohr der Vertebraten vergleichbare Bildung zurückzuführen, sondern sie entstehen in der vom Ectoderm abgespaltenen Zellenlage wohl durch Auftreten von Lücken. An den Enden des centralen Stranges allerdings, wo derselbe in die indifferenten Zellen des Ectoderms übergeht und wo das letztere bedeutend dünner ist, scheint sich eine Art von Faltingsprocess zu vollziehen; auch soll hier das Lumen des centralen Stranges mit der Aussenwelt communiciren (Neuroporus?). Beziehungen der dorsalen Rinne zum Blastoporus scheinen nicht vorhanden zu sein, da die Rinne nicht so weit nach hinten reicht. Eine directe Anlehnung an die bei den Chordoniern auftretenden Verhältnisse ist hierin also nicht gegeben (vgl.

**Fig. 172.** Querschnitt durch den vorderen Theil des Kragens einer Larve von *Balanoglossus Kowalevskii*, die sich ungefähr im Stadium der Fig. 168 *B* (pag. 253) befindet (nach BATESON). Oben erkennt man die dorsale bewimperte Rinne.

*d* Darm, *n* Anlage des Nervenstranges, *c<sub>11</sub>* Höhlung des mittleren Cölomsackes, der sich bereits als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand anlegt.



weiter unten). — Wie die Haupttheile des centralen Nervensystems differenziren sich auch dessen periphere Abschnitte aus den unteren Zellschichten des Ectoderms, welches nach BATESON allenthalben reiche Ansammlungen von Sinneszellen aufweist.

**Allgemeines.** Die äussere Aehnlichkeit der *Tornaria* mit den Echinodermenlarven und das Auftreten der durch einen Rückenporus ausmündenden Wassergefässblase hat veranlasst, dass man den *Balanoglossus* zu den Echinodermen in Beziehung brachte. Dementsprechend hat man die Eichel, deren Auskleidung von der sog. Wassergefässblase geliefert wird, als letzten Rest des Wassergefässsystems, als den einzig übrig gebliebenen Ambulacraltentakel aufgefasst. — Für die Echinodermen charakteristisch ist neben dem Wassergefässsystem die Beschaffenheit der mit Kalkgebilden versehenen Haut. Der gänzliche Mangel der Kalkkörper und die andersartige Beschaffenheit der Haut lässt uns bei der sonstigen Verschiedenheit des ganzen Körperbaues auch auf jene Deutung der Eichel kein grosses Gewicht legen. — Eine Vergleichung der *Tornaria* mit den Echinodermenlarven ist schwer durchzuführen, da die für die letzteren so charakteristischen Wimperschnüre hier eine ganz andere Vertheilung

zeigen. Zudem scheint die Tornaria eine Art von Scheitelplatte zu besitzen, welche den Echinodermlarven fehlt. Augenflecke weisen dieselben ebensowenig auf. So erscheint die Aehnlichkeit zwischen der Tornaria und den Echinodermlarven mehr äusserlicher Natur. Der Besitz einer Scheitelplatte und des davon ausstrahlenden Stranges weist eher auf Beziehungen der Tornaria zu der Trochophora hin.

Das paarweise Auftreten hinter einander liegender Cölomsäcke bei Balanoglossus deutet auf eine Segmentirung hin, und hier würde sich allerdings eine Uebereinstimmung mit den Echinodermen ergeben, wenn sich die Angaben bewahrheiten sollten, dass auch bei letzteren mehrere Paare von Cölomsäcken gebildet werden (vgl. pag. 275). Diese innere Gliederung der Larve gelangt später zur Rückbildung und diejenige Gliederung, welche am ausgebildeten Balanoglossus zu erkennen ist, hat nichts mit ihr zu thun.

Indem man nach Beziehungen des besonders durch den Besitz von Kiemen charakteristisch erscheinenden Balanoglossus im Thierreich ausschaut, ist man auch zu einer Vergleichung desselben mit den Chordaten gelangt, ohne dass bisher eine sichere Basis für ein derartiges Vorgehen existirte. Man hat bei dieser Vergleichung besonders an Amphioxus gedacht und sie besonders auf die Kiemen, auf das von den Autoren als Chorda angesprochene Darmdivertikel mit seinem Skeletkörper und auf die Bildungsweise des Nervensystems gegründet. Eine auffällige Aehnlichkeit ist zwischen den vorderen Cölomsäcken des Balanoglossus und den ebenfalls schon sehr früh auftretenden vordersten Urdarmdivertikeln des Amphioxus zu bemerken, von denen sich das eine stark erweitert und mit einem flimmernden Canal nach aussen öffnet, ähnlich der sog. Wasserfäßsblase oder dem vorderen Cölomsack der Balanoglossuslarve.

#### Litteratur.

- 1 u. 2. Agassiz, A. *Notes on the embryology of Starfishes (Tornaria)*, *Annals Lyceum Natural History New York*. Vol. 8. 1867. *The History of Balanoglossus and Tornaria*. *Mem. Amer. Acad. Arts and So.* Vol. 9. 1867.
- 3—5. Bateson, W. *Early and later stages in the development of Balanoglossus. The ancestry of Chordata*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. 24—26. 1884—86.
6. Fewkes, J. W. *On the development of certain Worm Larvae*. *Bulltin Mus. Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Mass.* Vol. 11. 1883—85. (*Beschreibung einer in Newport gefundenen Tornaria*.)
7. Giard, A. *Systematic position of Balanogl.* *Journ. Roy. Micr. Soc.* Vol. 2. 1882.
8. Goette, A. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea*. *Arch. f. mikr. Anat.* 12. Bd. 1876.
- 9 u. 10. Koehler, R. *Contributions à l'étude des Entéropeustes*. *Internat. Monatschr. Anat. u. Hist.* 3. Bd. 1886. *Sur la parenté du Balanogl.* *Zool. Anz.* 1886.
11. Kowalevsky, Alex. *Anatomie des Balanoglossus delie Chiaje*. *Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg*. VIIe. sér. T. 10. 1867.
12. Marion, M. A. F. *Etudes zoologiques sur deux espèces d'Entéropeustes etc.* *Arch. Zool. Exp. et Gén.* II. sér. T. 4. 1886.
- 13 u. 14. Metschnikoff, E. *Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. 1. Ueber Tornaria*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 22. Bd. 1870. *Ueber die systematische Stellung von Balanoglossus*. *Zool. Anz.* 4. Bd. 1881.
15. Müller, Joh. *Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen*. *Abhandl. der Akad. d. Wiss. zu Berlin*. 1849 u. 1850.
16. Schimkewitsch, W. *Ueber Balanoglossus Mercschk*. *Zool. Anz.* 1888.
- 17 u. 18. Spengel, J. W. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Balanoglossus*. *Anth. Ber. der 50. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte in München*. 1877. *Zur Anatomie des Balanoglossus*. *Mittheil. aus der Zool. Stat. Neapel*. 5. Bd. 1884.

## XIV. Capitel.

# ECHINODERMEN.<sup>1)</sup>

Die Entwicklung bietet in den fünf Abtheilungen der Echinodermen so vieles Gemeinsame, dass wir dieselben möglichst im Zusammenhang abhandeln werden. Wir unterscheiden in der Entwicklung der Echinodermen die folgenden vier Perioden:

- 1) *Die Bildung der primären Keimblätter und des Mesenchyms, sowie die Anlage von Mund und After.*
- 2) *Die Entstehung des Enterocöls und Hydrocöls.*
- 3) *Die Ausbildung der typischen Larvenformen.*
- 4) *Die Umwandlung der Larve in das Echinoderm.*

### 1. Die Bildung der primären Keimblätter und des Mesenchyms, sowie die Anlage von Mund und After.

Soweit bekannt, ist die Furchung des Echinodermeneies immer eine totale. Bei den Holothurien (*Synapta*) zeigt sie sich zudem als eine völlig äquale, während sie bei den Seesternen und Seeigeln weniger regelmässig verläuft. Inmitten des durch die Furchung entstandenen Zellenhaufens bildet sich schon während dieser ein Hohlraum, der sich im fernerer Verlauf der Furchung mehr ausweitet und zu einem umfangreichen Blastocöl wird. Das Resultat der Furchung ist stets eine *Coeloblastula*. Auch das nächstfolgende Entwicklungsstadium zeigt im Wesentlichen eine Uebereinstimmung der verschiedenen Echinodermengruppen, indem es bei ihnen allen durch eine *Invaginationsgastrula* repräsentirt wird. In den Einzelheiten treten bei den verschiedenen Formen allerdings gewisse Abweichungen von dem gemeinschaftlichen Entwicklungsplan auf.

**Holothurien.** Bei den Holothurien verlaufen die ersten Entwicklungsvorgänge am einfachsten. Wir schildern sie nach der Darstellung SELENKA's (No. 54) von der Entwicklung der *Synapta digitata*.

Die Furchung ist eine durchaus reguläre. Bei der ersten Theilung wird das Ei halbirt. Indem auch die neugebildeten Blastomeren immer wieder in gleiche Theile zerfallen und dieser Process sich neun Mal nach einander wiederholt, kommt schliesslich ein Stadium zu Stande, dessen ungefähr gleich grosse prismatische Zellen in Form einer Hohlkugel angeordnet erscheinen. Sie haben bereits Geisseln erhalten; noch ist

---

<sup>1)</sup> Reifung und Befruchtung des Echinodermeneies werden im allgemeinen Theil besprochen.

die Blastula aber von der Dotterhaut umschlossen. (Ein ähnliches Stadium ist in Fig. 180 A von *Holothuria* dargestellt.) — Auf diesem Stadium pausirt die Weitertheilung der Blastomeren längere Zeit, um später zunächst am vegetativen Pole und zwar vorläufig nur an diesem, langsam vorzuschreiten. Durch diese auf den vegetativen Pol lokalisirte Zellvermehrung wird der Akt der Gastrulation eingeleitet (Fig. 173). Das

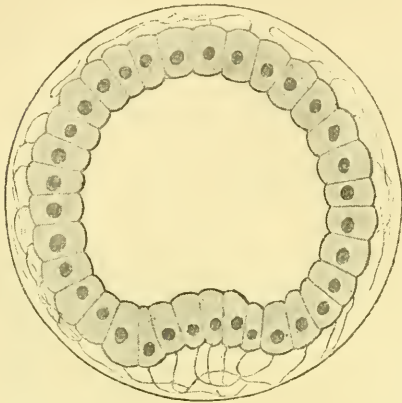
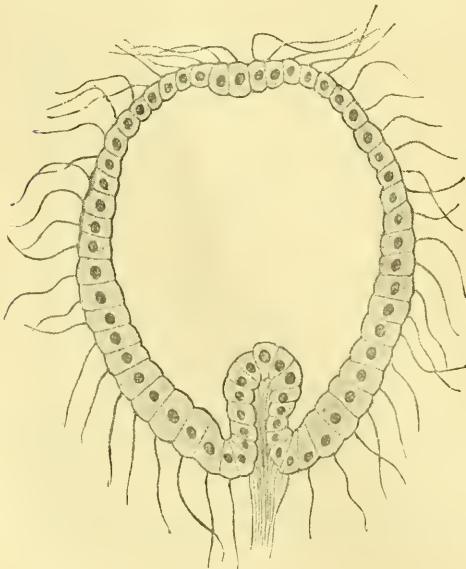


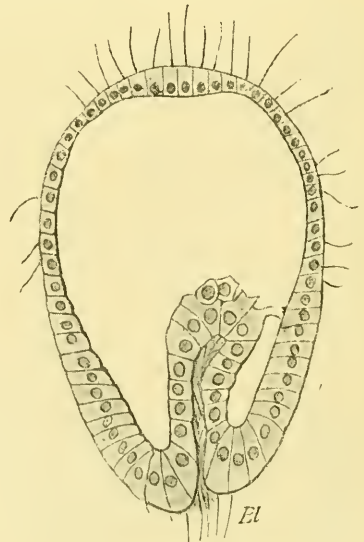
Fig. 173. Keimblase von *Synapta digitata* im Beginne der Gastrulation, noch innerhalb der Eihaut gelegen (nach SELENKA).

Resultat der letzteren ist eine regelmässige Gastrula mit wenig umfangreichem Urdarm (Fig. 174). In diesem Stadium wird der Embryo zur freischwärmenden Larve, die sich mit Hilfe der langen Cilien bewegt. — Schon sehr bald macht die Gastrula eine Veränderung durch, indem sich der Urdarm gegen die Wand der Gastrula neigt und mit dem Ectoderm in Verbindung tritt (Fig. 175). Diese Gegend entspricht der Rückenfläche der Larve. Indem, nach der Verschmelzung von Ectoderm und Entoderm, das Lumen des Urdarms mit der Aussenwelt communicirt, ist auf diese Weise der sog. Rückenporus gebildet (Fig. 176). JOHANNES MÜLLER, welcher diesen Vorgang

bereits kannte, hielt den Rückenporus für den Mund der Larve. eine Bedeutung, die ihm nicht zukommt. Bald nämlich trennt sich der



174



175

Fig. 174 u. 175. Gastrulastadien von *Synapta digitata* (nach SELENKA). Fig. 175 mit beginnender Mesenchymbildung. *El* Blastoporus.



Urdarm in zwei Abschnitte, von denen der mit dem Rückenporus in Verbindung stehende die Anlage des Wassergefäßsystems und der Leibeshöhle, der andere den Darm darstellt. Unter Vermehrung seiner Zellen biegt sich der letztere knieförmig ein (Fig. 177) und wendet sich, bei gleichzeitigem Längenwachsthum, gegen die Bauchseite hin. Noch ehe er diese erreicht, wird die Communication zwischen dem oberen und unteren Abschnitt des Urdarms unterbrochen (Fig. 177 u. 178). Von diesen beiden Abschnitten interessirt uns vorläufig nur der untere.

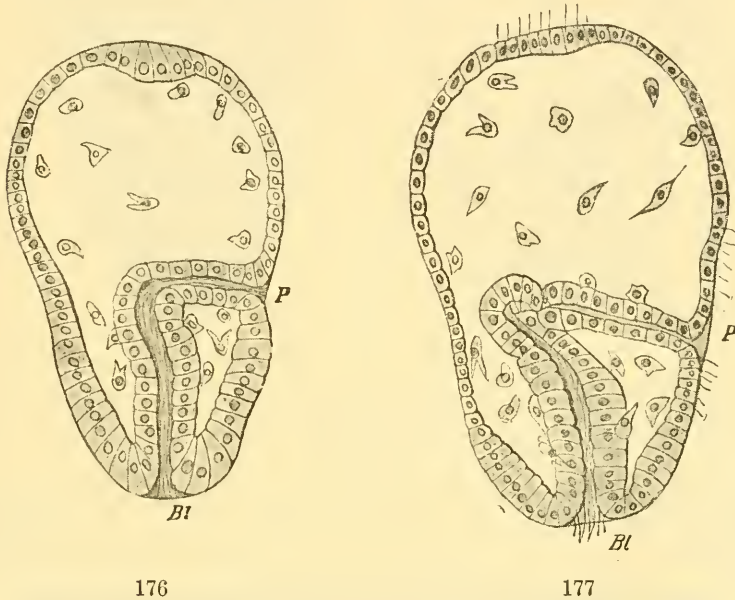


Fig. 176 u. 177. Larven von *Synapta digitata*, die Bildung des Rückenporus (P) und der Vasoperitonealblase zeigend (nach SELENKA).  
Bl Blastoporus.

Das blinde Ende desselben erweitert sich ein wenig und tritt in Berührung mit der Bauchwand der Larve (Fig. 178). Der betr. Theil der Wand buchtet sich napfförmig ein (Fig. 179), der Darm verlöthet mit ihr, und nunmehr bricht an dieser Stelle eine Oeffnung durch, welche in den Darm führt, die Mundöffnung der Larve. Die Mundöffnung stellt somit eine Neubildung dar. Der Darm mündet am hinteren Ende durch den Blastoporus nach aussen; der Gastrulamund ist also zum After der Larve geworden.

Mit diesen Umänderungen ist die Larve zugleich in eine gewisse Differenzirung ihrer äusseren Körperform eingetreten. Es kommt an ihr bereits die bilaterale Symmetrie zum Ausdruck. Mund und After bezeichnen bestimmte Körpergegenden. Ersterer liegt an der ventralen Fläche, letzterer am hinteren Ende der Larve. Dazu pflegt sich, wie wir vorgehend bemerken wollen, die Bauchseite etwas abzuflachen, während die Rückenseite mehr convex erscheint.

Ehe wir die Betrachtung der ersten Entwicklungsvorgänge von *Synapta* abschliessen, müssen wir noch eines Vorgangs gedenken, der sich vor der geschilderten Verlagerung des Urdarms abspielt. Es ist diess

die Bildung des Mesenchyms. Zur Zeit, da sich der Urdarm mit seinem blinden Ende gegen die Rückenfläche zu neigen beginnt, erscheinen auf seiner Kuppel zwei gegen die übrigen vorspringende Zellen

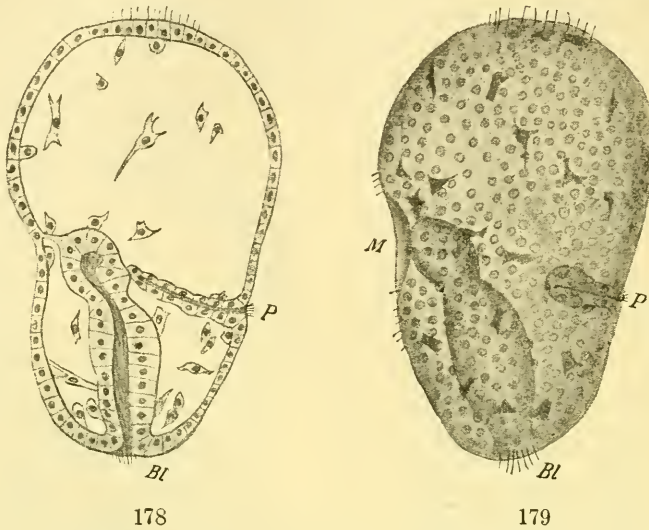


Fig. 178 u. 179. Larven von *Synapta digitata*, die Bildung des Darmes und der Vasoperitonealblase zeigend (nach SELENKA).

*Bl* Blastoporus, *M* Mund, *P* Rückenporus.

(Fig. 175), welche SELENKA als die beiden Urzellen des Mesenchyms anspricht. Diese Zellen lösen sich dann aus dem Verband des Urdarms los, wandern in das Blastocöl ein und legen sich an beliebigen Stellen

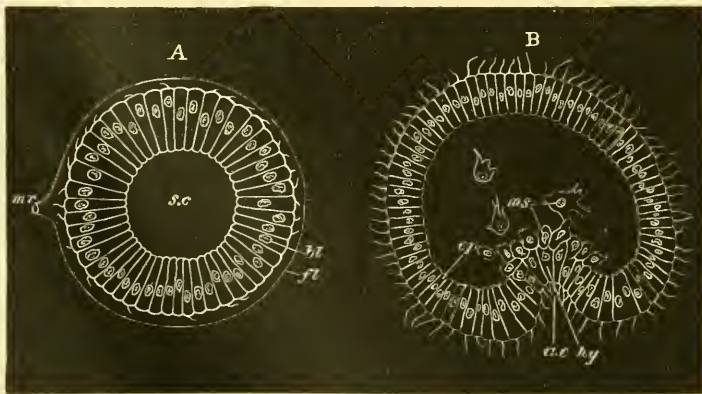


Fig. 180. *A* u. *B* Blastulastadium in der Eihaut und Larve von *Holothuria tubulosa* auf dem Stadium der beginnenden Gastrulation und Mesenchymbildung (nach SELENKA aus BALFOUR's Handbuch).

*ae* Urdarmhöhle, *bl* Keimblase, *ep* Ectoderm, *fl* Eihaut, *hy* Entoderm, *mr* Mikropyle, *ms* Mesenchymzellen, *s. c* Furchungshöhle.

dem Ectoderm an. Später findet sich eine grosse Anzahl solcher Mesenchym- oder Wanderzellen im Blastocöl (Fig. 176—179). Dieselben sollen nach SELENKA's Darstellung durch Theilung der beiden Urmesen-

chymzellen entstehen, doch lehrt der Vorgang der Mesenchymbildung, wie er bei anderen Holothurien stattfindet, dass es nicht zwei Urmesenchymzellen sind, welche dem gesammten Mesenchym den Ursprung geben, sondern dass eine grössere Anzahl von Zellen sich aus dem Verbande der übrigen löst und in das Blastocöl einwandert, um sich hier weiter zu vermehren (Fig. 180 B). Bei *Cucumaria doliolum* und *Holothuria tubulosa* geht die Bildung des Mesenchyms der Gastrulation voraus oder findet gleichzeitig statt (Fig. 180 B). Die vorher etwas verdickte Stelle der Blastula bezeichnet den Ort, von welchem sich die Wanderzellen ablösen. Vier bis zehn Zellen treten in das Blastocöl ein und bleiben zunächst an Ort und Stelle liegen, bis sie durch die beginnende Gastrulaeinstülpung weiter nach innen gedrängt werden. — Der Vorgang ist im Ganzen der nämliche wie bei *Synapta*. Es ist derselbe Theil der Larve, an welchem sich die Bildung des Mesenchyms vollzieht, nur dass dieselbe etwas früher vor sich geht. Wir werden bei den Seeigeln sehen, dass dort das Mesenchym noch früher, nämlich schon an der Blastula seinen Ursprung nimmt.

Die Wanderzellen bewegen sich nach den Beobachtungen der Einen mit grosser Leichtigkeit im Blastocöl hin und wider, so dass es scheint, als ob der Raum zwischen Ecto- und Entoderm mit einer Flüssigkeit ausgefüllt sei. Diese Ansicht vertritt z. B. LUDWIG (No. 35), während andere Forscher (HENSEN, SELENKA) dem Inhalt der Furchungshöhle eine gallertige Consistenz zuschreiben.

**Echiniden.** Nach den neueren Untersuchungen von SELENKA an *Strongylocentrotus lividus*, *Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus* und von FLEISCHMANN an *Echinocardium cordatum* vollzieht sich die Furchung bei den Seeigeln weniger regelmässig als bei den Holothurien. Nur während der ersten vier Furchungsphasen erstreckt sich die Furchung auf sämtliche der bereits vorhandenen Blastomeren. Sodann bleiben einige der nun vorhandenen Zellenkreise eine Zeit lang von der Weiterfurchung ausgeschlossen, so dass die Blastomeren des entgegengesetzten Eipols von ihnen bald an Grösse weit übertroffen werden. Indem sich aber mit dem Fortgang der Furchung die Grössendifferenzen der Blastomeren wieder ausgleichen, ergibt sich auch bei den Echiniden als Furchungsproduct eine reguläre Blastula, bestehend aus einer Lage ziemlich hoher Zellen von ungefähr gleicher Grösse.

Bei den Echiniden geht die Bildung des Mesenchyms regelmässig der Gastrulation voraus. Nach beendigter Furchung erfährt die Blastula Abflachung ihrer Zellen am animalen Pol, dagegen eine Verdickung derselben an dem vegetativen Pole (Fig. 181). Infolge der bedeutenden Verlängerung der Zellen des vegetativen Pols verkleinert sich die Furchungshöhle, und der Embryo wird schwach oval. An jeder Blastodermzelle erscheint eine lange Geissel; der Embryo beginnt innerhalb der Dotterhaut zu rotiren und durchbricht endlich die letztere, um als Larve auszuschwärmen. Zugleich beginnt an der verdickten Stelle der Blastula eine stärkere Vermehrung der Zellen, in Folge deren bald

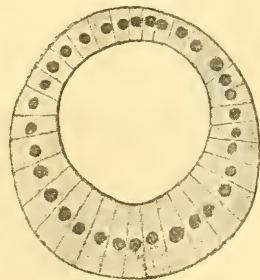
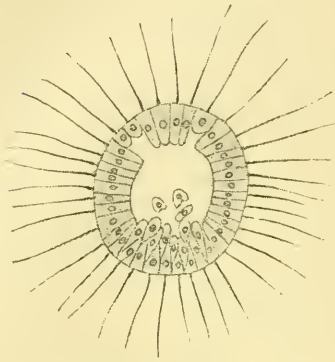


Fig. 181. Blastulastadium von *Strongylocentrotus lividus* (nach SELENKA).

Die Bewimperung der Larve ist bei diesen und den meisten folgenden Figuren fortgelassen.

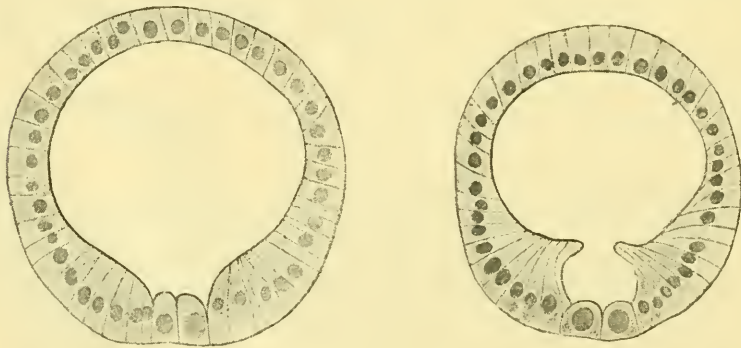
einige derselben in die Furchungshöhle hineingedrängt werden (Fig. 182), wo sie als Wanderzellen amöboid umherkriechen. Ihnen folgen andere, und indem sie sich im Blastocöl reichlich vermehren, füllen sie dieses zum grossen Theil aus.



**Fig. 182.** Blastulastadium von *Strongylocentrotus lividus*, die Einwanderung der Mesenchymzellen zeigend (nach KORSCHULT).

Die Geisseln sind zu dick ausgefallen.

Wir schilderten die Bildung des Mesenchyms so, wie sie sich uns aus eigenen Beobachtungen ergab (No. 26), doch sind über diesen Punkt auch andere Darstellungen gegeben worden. Nach den Beobachtungen von SELENKA und HATSCHER (No. 54) entsteht einige Zeit nach dem Ausschwärmen der Larve an dem vegetativen Pole der Blastula eine trichterartige Vertiefung (Fig. 183 und 184), die durch Verkürzung und Verdickung zweier am vegetativen Pole gelegenen Zellen ihren Ursprung nimmt. Diese beiden Zellen werden von den letztgenannten Forschern als die Urzellen des Mesenchyms angesehen, welcher Deutung sich auch FLEISCHMANN anschliesst. Nach ihm sind am vegetativen Pole vier solcher Urmesenchymzellen vorhanden, welche



**Fig. 183 u. 184.** Blastulastadien mit beginnender Mesenchymbildung (Urmesenchymzellen) (nach SELENKA u. HATSCHER).

Die Geisseln sind weggelassen, wie auch in Fig. 185.

sich dort bereits während der Furchung differenzirt haben. — Die Urmesenchymzellen sollen den Urzellen des Mesoderms entsprechen, welche man als Ausgangspunkt der Mesodermbildung unter Anderem bei den Anneliden antrifft (vgl. pag. 173 u. 186).

Durch Vermehrung der Urmesenchymzellen, indem sie selbst durch den Druck der umliegenden Zellen ins Innere der Blastula gedrängt werden (Fig. 185 nach SELENKA), oder indem sich neue Zellen von ihnen abschnüren (FLEISCHMANN), entstehen zwei Gruppen von Zellen, aus denen schliesslich zwei bilateral symmetrisch angeordnete Zellen-Streifen hervorgehen sollen, entsprechend den Mesodermstreifen der Anneliden. Infolge dieser Vorgänge

käme bereits sehr früh an der Larve eine bilaterale Symmetrie zum Ausdruck, welche dann durch die vom Rücken zum Bauch hin stattfindende Abplattung verstärkt wird.

Die geschilderte Entstehung des Mesenchyms aus 2 Urmesenchymzellen wird von SELENKA verallgemeinert, indem er auch bei anderen Echinodermen (Holothurien, Ophiuriden), die beiden Urzellen auffindet. So sind es bei Synapta die beiden am Gipfel des Urdarms gelegenen Zellen, (Fig. 175) bei *Ophioglypha* zwei Zellen, die sich eben aus dem Verband der Blastulazellen lösen. Diese Art der Mesenchymbildung erscheint schon durchaus nicht so typisch, als diess nach HATSCHKE und SELENKA bei den Echiniden der Fall sein soll, und erinnert viel eher an das Auftreten beliebiger Mesenchymzellen, die sich, wie die nachfolgenden auch, aus der Zellenreihe der Blastula oder Gastrula lösen, wie diess von Asteriden und Crinoiden bekannt ist (vgl. pag. 266 u. 267). Dementsprechend trat auch schon METSCHNIKOFF gegen die von HATSCHKE und SELENKA angenommene Auffassung von der Bildung des Mesenchyms auf, und wir müssen uns seinen Ausführungen im Ganzen anschliessen.

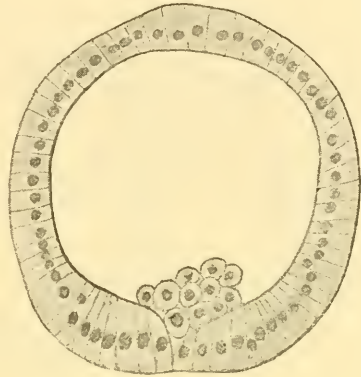
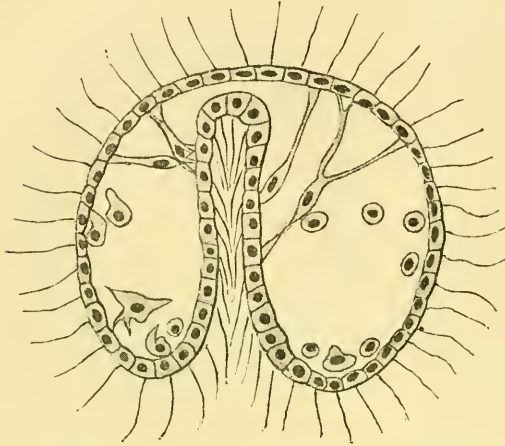


Fig. 185. Blastulastadium von *Strongylocentrotus lividus* mit den in das Blastocöl gerückten Mesenchymzellen (nach SELENKA).

Die Bilder, durch welche HATSCHKE und SELENKA zur Annahme der Existenz von Urmesenchymzellen gelangten, sind dadurch zu erklären, dass sich die Zellen der Blastula bei der Theilung verkürzen und dicker werden. So kommt es, dass direct nach der Theilung einer solchen verkürzten Zelle, zwei kleinere Zellen umgeben von hoch prismatischen Zellen neben einander liegen und dadurch solche Stadien, wie die von HATSCHKE und SELENKA zu Stande kommen (Fig. 183 und 184). Solche verkürzte Zellen treten an verschiedenen Stellen des Blastula-Umfanges auf, wenn am verdickten Pol derselben die Mesenchymbildung schon im Gange ist (Fig. 182). Man kann an der lebenden Blastula beobachten, wie die verkürzten Zellen sich strecken und bald die Länge der umgebenden Zellen erreichen. Nicht von Urmesenchymzellen aus, sondern durch Vermehrung einer grösseren Anzahl von Zellen nimmt also das Mesenchym seinen Ursprung. Auch bilden die in das Blastocöl eingetretenen Wanderzellen keine Mesenchymstreifen, sondern finden sich regellos zerstreut.

Die Gastrulation verläuft bei den Echiniden nach Austritt der Mesenchymzellen auf die gewöhnliche Weise (SELENKA No. 53). Der Urdarm wächst binnen einem halben Tage zu einem verhältnissmässig langen schlauchförmigen Rohr aus. Zwischen ihm und dem Ectoderm spannen sich oftmals einige der Mesenchymzellen aus, welche wohl dem Urdarm als Suspensorien dienen (Fig. 186). — Die Bildung des Larvenmundes geht bei den Echiniden direct vor sich, indem sich das Ende des Urdarms (nach Abschnürung des Entero-Hydrocöls) gegen die ventrale Fläche neigt und mit dem Ectoderm verlöthet, worauf die Mundöffnung durchbricht. Der Urmund wird auch hier zum After.

**Asteriden.** Die Furchung ist zwar eine inäquale, weicht aber von der äqualen nur wenig ab. Schon von dem 16zelligem Stadium an wird die Grössendifferenz der Blastomeren immer unmerklicher. LUDWIG hebt in seiner Darstellung der Entwicklung von *Asterina gibbosa* ganz besonders hervor, dass zwischen den Furchungskugeln bereits von Anfang



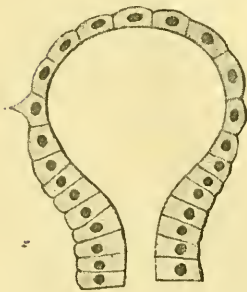
**Fig. 186.** Gastrulastadium von *Toxopneustes brevispinosus* (nach SELENKA).

Zwischen Ectoderm und Urdarm spannen sich die Mesenchymzellen suspensorienartig aus.

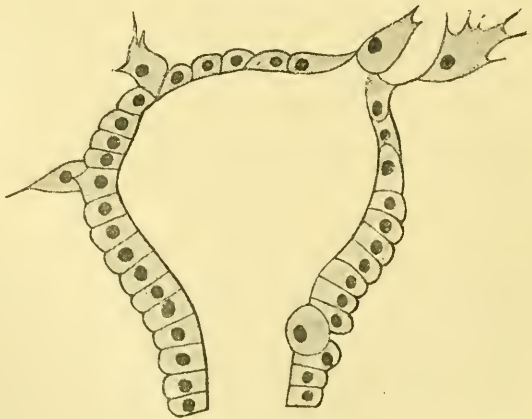
an ein Hohlraum enthalten ist, die Blastosphaera also sehr früh gebildet wird. Das Resultat der Furchung ist auch bei den Seesternen die von einer Schicht gleich grosser Zellen gebildete Blastula. Aus ihr geht die Gastrula durch Invagination hervor.

Die Bildung des Mesenchyms erfolgt nach den Beobachtungen METSCHNIKOFF's an *Astropecten* erst nach vollendeter Gastrulation. Die ursprünglich cylindrischen Zellen des Urdarms verflachen sich am blinden Ende desselben (Fig. 187). Hierauf beginnen sie kurze pseudopodienartige Fortsätze auszustrecken, und es lösen sich schliesslich einige von ihnen aus dem Verbande der übrigen los.

Denen folgen bald andere und zwar gewöhnlich 4—5 zu gleicher Zeit (Fig. 188). Die Auswanderung von Entodermzellen soll so stark werden können, dass am



187



188

**Fig. 187 u. 188.** Blindes Ende des Urdarms von Gastrulastadien des *Astropecten pentacanthus* während der Bildung des Mesenchyms (nach METSCHNIKOFF).

oberen Ende des Urdarms eine mehr oder weniger beträchtliche Lücke entsteht.

Man sieht, dass die von METSCHNIKOFF geschilderten Verhältnisse Ähnlichkeit mit denjenigen haben, welche wir weiter oben durch SELENKA von den Holothuriern kennen lernten. Auch dort lösen sich die Mesenchymzellen von der Kuppel des Urdarms ab; freilich sollen es nach SELENKA nur 2 Zellen, nämlich die Urmesodermzellen sein, welche auf diese Weise entstehen. METSCHNIKOFF giebt an, ein solches Stadium von 2 Zellen stets vergeblich gesucht zu haben. Seine Beobachtungen lassen ihn auch für die Holothuriern die Abstammung des Mesenchym von 2 Urzellen verwerfen und vielmehr eine fortgesetzte Auswanderung aus dem Entoderm annehmen, zumal ihm gewisse Beobachtungen SELENKA'S für seine eigene Ansicht zu sprechen scheinen. So fand SELENKA Larven, bei denen das freie Ende des Urdarms ganz unregelmässig konturirt oder mit sternförmigen Zellen besetzt war. SELENKA erklärt diese Erscheinung für eine pathologische, während METSCHNIKOFF sich für berechtigt hält, die betr. Larven als solche anzusehen, bei denen soeben eine Auswanderung zahlreicher Entodermzellen stattfindet.

Die Mundöffnung und der Munddarm entstehen bei *Asterina* in Form eines hohlen Zapfens, der sich vorn an der ventralen Seite des Embryos einstülpt und mit dem dort anliegenden Entoderm verschmilzt (LUDWIG). Auf dieser Entwicklungsstufe verlässt der Embryo die Eihülle und schwimmt als Larve von etwa birnförmiger Gestalt mit Hilfe des Cilienkleides, welches seine gesammte Oberfläche bedeckt, frei im Wasser umher.

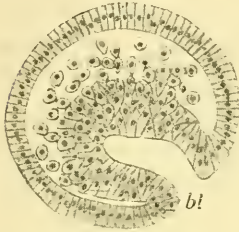
**Ophiuriden.** Die Furchung des Eies scheint ganz ähnlich zu verlaufen, wie bei den Asteriden (LUDWIG, SELENKA). Die auch hier auftretende Blastula zeigt an ihrem vegetativen Pole eine Verdickung. In ihr bildet sich das Mesenchym in entsprechender Weise wie bei den Echiniden, nur dass es nach SELENKA aus den beiden Urzellen, nach METSCHNIKOFF aber durch fortgesetzte Auswanderung von Zellen aus der verdickten Wandung seinen Ursprung nehmen soll.

Auf die durch FEWKES vertretene Ansicht von einer bilateral-symmetrischen Anordnung des Mesenchyms bei *Ophiopholis* dürfte grösseres Gewicht nicht zu legen sein, zumal auch dieser Autor bei dem von ihm untersuchten Seeigel (*Echinarachnius parma*) die Mesenchymstreifen nicht auffand (No. 13).

**Crinoiden.** Von den ersten Entwicklungsvorgängen der Crinoiden kennt man nur die Angaben über Antedon. Auch bei ihr bildet sich nach der äqualen Furchung eine Blastula und durch Invagination die Gastrula. Die Bildung des Mesenchyms erfolgt wie bei *Synapta* und den Asteriden erst nach der Gastrulation vom Urdarm aus (BARROIS No. 6, BURY No. 7). Die Zellen des Urdarms, zumal die am Gipfel desselben gelegenen verlieren ihre regelmässige Anordnung, offenbar in Folge einer hier eintretenden starken Zellenvermehrung, so dass der Urdarm nicht mehr streng einschichtig erscheint, sondern sich aus unregelmässig zwischen einander eingelagerten Zellen zusammensetzt. Eine grosse Anzahl dieser Zellen wandert in die Furchungshöhle ein und bildet das Mesenchym (Fig. 189).

Die verschiedenen Formen der Mesenchymbildung sind nicht so sehr von einander verschieden, als es beim ersten Anblick scheint. Es ist im Grunde immer dieselbe Gegend der Keimblase, von welcher aus das Mesenchym seinen Ursprung nimmt, nur dass dieselbe in dem einen Falle die

Einstülpung schon erfahren hat, während diese im anderen Falle erst später vor sich geht. Es scheint, als wenn diejenige Form der Mesenchymbildung die ursprünglichere wäre, bei welcher die Zellen vom Urdarm her ihren Ursprung nehmen. Später bilden sich auch die Cölomsäcke vom Urdarm aus, und so würden sich Mesenchym- und Mesodermbildung auf ein-



**Fig. 189.** Bildung des Mesenchyms in der Gastrula von *Antedon rosacea* (nach Bury).

*bl* Blastoporus.

ander zurückführen lassen. Von der Entstehung des Mesenchyms vom Urdarm aus bis zu einer Bildung am verdickten Pol der Blastula finden sich verschiedene Uebergänge dieser Rückverlegung, so bei den *Holothuri*en. Bei *Synapta* entsteht das Mesenchym vom Urdarm aus, während bei *Holothuria* seine Bildung zugleich mit der Gastrulation beginnt.

Die Umbildungen, welche der Urdarm von *Antedon* erfährt, sind insofern anders geartet als bei den übrigen *Echinodermen*, weil der Blastoporus nicht zum After wird, sondern sich schliesst, worauf sich der Urdarm vom Ectoderm abschnürt und als weiter Sack im Innern des Embryos liegt. Mund und After entstehen erst weit später als Neubildungen. Im Zusammenhang mit diesen Bildungsvorgängen verwickelter Art steht gewiss, dass die *Antedon*larve viel später als andere *Echinodermen*larven, nämlich erst am 7. Tage der Entwicklung die Eihülle verlässt.

Ueber die Lage des Blastoporus bestehen Differenzen zwischen den Angaben der Autoren, indem er sich nach *BARROIS* an einem Pol der Larve befindet, während *BURY* und *GOETTE* ihn mehr nach der späteren Bauchseite verlegen (Fig 189).

## 2. Die Entstehung des Enterocöls und Hydrocöls.

Im ersten Abschnitt verfolgten wir die Entwicklung der *Echinodermen*larve bis zu dem Punkte, auf welchem das Mesenchym gebildet und der Larvenmund an der ventralen Seite zum Durchbruch gekommen war. Noch bevor diess geschehen ist, vollziehen sich am Urdarm wichtige Bildungsvorgänge, welche die Abschnürung der Anlagen der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems zur Folge haben. Beide entstehen bei allen *Echinodermen* als Divertikel des Urdarms. Wir bedienen uns für sie der von *LUDWIG* gebrauchten Namen: *Enterocöl* und *Hydrocöl*, ohne deshalb für die gemeinsame Anlage beider den älteren aber sehr bezeichnenden Namen der Vasoperitonealblase (*SELENKA*) fallen zu lassen.

Die Bildung der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems, obwohl bei den einzelnen Abtheilungen der *Echinodermen* in verschiedener Weise verlaufend, lässt dennoch enge Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen erkennen. Dementsprechend behandeln wir sie hier so, wie sie sich am ungezwungensten an einander anschliessen.

*Asteriden* [(*AGASSIZ* (No. 1), *METSCHNIKOFF* (No. 37), *GREEFF* (No. 18 und 19)]. Ehe die Mundöffnung der Larve gebildet wird, entstehen am



blinden Ende des Urdarms zwei Ausbuchtungen, welche eine bilateralsymmetrische Lagerung zeigen. Dieselben vergrössern sich bald bedeutend, indem sie gegen das hintere Ende der Larve auswachsen (Fig. 190 *A* u. *B*). Hierauf löst sich jede der beiden Blasen vom Darm ab, und die linke setzt sich durch einen Schlauch mit der Rückenfläche der Larve in Verbindung (Fig. 190 *B*). Wir haben in diesen beiden paarigen Blasen die Anlage der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems vor uns. Ihre Weiterentwicklung erfolgt auf die Weise, dass sich die linke Blase in ihrem hinteren Abschnitt einschnürt, wodurch schliesslich ein Theil von ihr abgetrennt wird. Das abgeschnürte vordere Stück repräsentirt die erste Anlage des Wassergefässsystems. Es verwandelt sich bald in

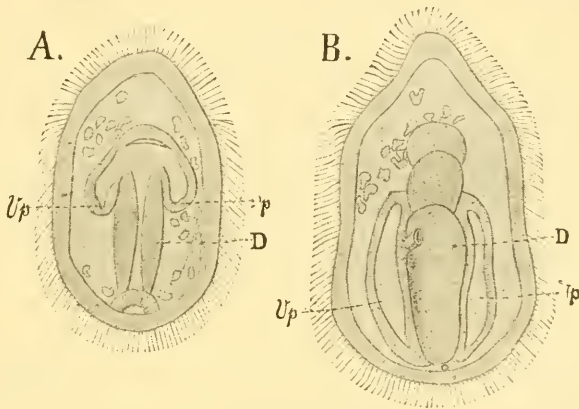


Fig. 190. *A* u. *B* Zwei Asteridenlarven zur Zeit der Bildung des Entero-Hydrocöls (nach METSCHNIKOFF).

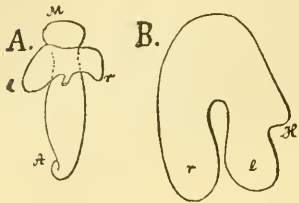
*D* Darm, *Vp* Vasoperitonealblase, an welcher der Rückenporus zu erkennen ist, *p* Peritonealblase (rechtseitiges Enteroecöl).

ein fünflappiges, rosettenförmiges Gebilde, in welchem bereits die spätere Gestaltung des Wassergefässsystems mit seinen fünf Hauptstämmen ausgedrückt ist. — Die nach der Abschnürung des Hydrocöls zurückbleibenden beiden Hauptblasen bilden sich in ähnlicher Weise um, wie wir diess weiter unten von *Asteria gibbosa* beschreiben werden. Hier sei nur erwähnt, dass sie die Anlage der Leibeshöhle, das Enteroecöl, repräsentiren. 22/

Aus obiger Darstellung ist zu ersehen, dass in der Anlage der Vasoperitonealblasen eine bilaterale Symmetrie zum Ausdruck kommt, die allerdings durch die Bildung nur eines Hydrocöls wieder gestört wird. Eine weiter reichende bilaterale Symmetrie, die sich bis auf die Bildung des Hydrocöls erstreckt, scheint dagegen in diesen Stadien bei den

**Ophiuren** vorhanden zu sein. Bei ihnen schnüren sich nach den Angaben METSCHNIKOFF'S (No. 37) ebenfalls zwei Vasoperitonealblasen vom Darm ab, aber jede von ihnen soll sich in eine Enteroecöl- und eine Hydrocölblase theilen. Von den beiden Hydrocölien entwickelt sich für gewöhnlich allerdings nur das linke weiter, während das rechte in den meisten Fällen zu Grunde geht und nur zuweilen eine rechte Wassergefässrosette mit Rückenporus entstehen lässt (JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF). Ausnahmsweise soll auch bei den Asteriden ausser der linken

eine rechte Hydrocölblase zur Anlage kommen, welche sich ganz wie jene zur fünfstrahligen, mit Rückenporus versehenen Wassergefäßrosette entwickelt. Dann würde also auf beiden Seiten ein Hydrocöl und ein Enterocöl vorhanden und damit die Symmetrie eine vollkommene sein.

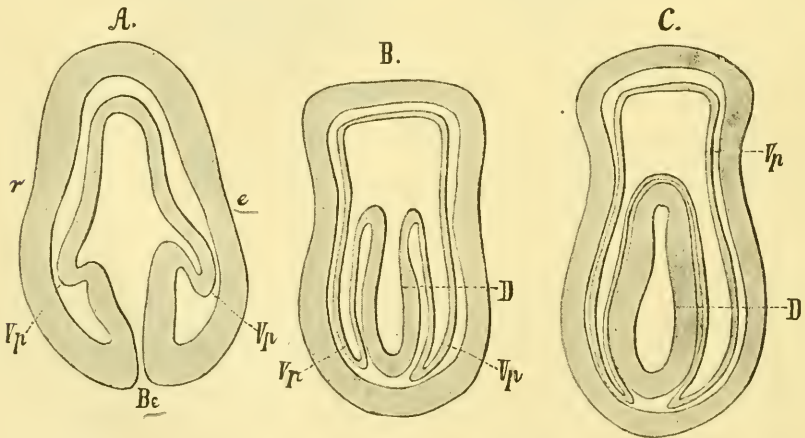


**Fig. 191.** *A u. B.* *A* Darm und die von ihm abgeschnürte Vasoperitonealblase von *Asteracanthion glacialis* (nach GOETTE).

Der Rückenporus ist bereits gebildet, *r u. l* rechter und linker Sack der Vasoperitonealblase. *A* After, *M* Gegend des erst später gebildeten Mundes.

*B* Vasoperitonealblase von *Asterina gibbosa* mit ihrem rechten und linken Sack (*r u. l*). An den letzteren die Anlage des Hydrocöls (*H*) (nach LUDWIG).

Nicht bei allen *Asteriden* verläuft die Bildung von Enterocöl und Hydrocöl auf die geschilderte Weise. Es kann nämlich die Zweitheiligkeit in der Anlage des Entero-Hydrocöls mehr zurücktreten, indem sich die beiderseitigen Blasen nicht mehr getrennt vom Urdarm abschnüren, ein Verhalten, welches deshalb von Wichtigkeit ist, weil es zu den entsprechenden Vorgängen bei den Echiniden überleitet. An Larven von *Asteracanthion glacialis* beobachtete GOETTE, dass der Vorgang zwar für gewöhnlich in der oben geschilderten Weise verläuft,



**Fig. 192.** *A—C* Schnitte durch Larven von *Asterina gibbosa* (nach LUDWIG). *B* Blastoporus, *D* Darm, *Vp* Vasoperitonealblase, *r u. l* rechte und linke Seite.

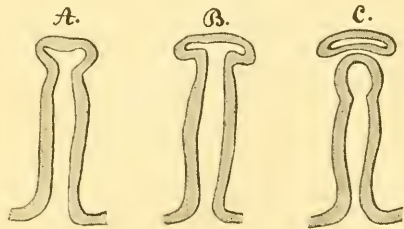
dass aber bei derselben Form die Blasen während der Abschnürung vom Urdarm im Zusammenhang mit einander bleiben können (Fig. 191 *A*). Dieses letztere Verhalten nun ist nach LUDWIG bei *Asterina* das gewöhnliche. Die Vasoperitonealblase tritt in Form zweier seitlichen Ausbuchtungen am blinden Ende des Urdarms hervor (Fig. 192 *A*). Die beiden Ausbuchtungen wachsen nach dem hinteren Larvenpol aus (Fig. 192 *B*) und die zwisehenkliche Blase löst sich vom Urdarm ab (Fig. 192 *C*), während welchen Vorganges sich der Blastoporus geschlossen

hat. In ihrer weiteren Ausbildung umwachsen die beiden Schenkel der Blase den Darm. An der Hinterseite desselben legen sie sich aneinander und bilden dort das Mesenterium, welches vom Darm zur Körperwand zieht. — Erst jetzt tritt an der Vasoperitonealblase die Anlage des Wassergefässsystems hervor und zwar als eine Ausbuchtung der linken Blasenhälfte (Fig. 191 *B, H*). Anfangs nur wenig über die Wand der Vasoperitonealblase vorragend, nimmt sie bald eine fünfflappige Gestalt an, wodurch die erste Anlage der fünf radiären Stämme des Wassergefässsystems gegeben ist. — Ungefähr zu gleicher Zeit bildet sich auf der Hinterseite der Larve gegenüber dem Larvenmunde eine Einstülpung des Ectoderms, welche in das Innere des Körpers verwächst und sich in die linke Blasenhälfte öffnet. Es ist diess der Rückenporus der Larve, der also eine Communication der Aussenwelt mit dem Enterocöl und Hydrocöl vermittelt, denn erst später erfolgt die Abtrennung des letzteren vom Enterocöl.

Mit den Vorgängen, wie wir sie bei der Bildung des Entero- und Hydrocöls von *Asterina* sich abspielen sahen, haben diejenigen grosse Aehnlichkeit, welche die Anlage des vasoperitonealen Systems der

**Echiniden** veranlassen. Wie bei *Asterina* wandelt sich auch bei den Echiniden das blinde Ende des Urdarms zu der Anlage der Vasoperitonealblase um (SELENKA No. 53). Es bilden sich an ihm zwei Ausstülpungen, welche sich beide zusammen vom Darm abschnüren (Fig. 193 *A—C*). Später erst trennen sie sich in eine rechte und eine linke

Fig. 193. *A—C* Längsschnitte des Urdarms von *Echinus miliaris*, die Bildung der Vasoperitonealblase zeigend (nach SELENKA).



Blase, von denen die erstere einen Theil des Enterocöls, die letztere aber dessen anderen Theil sammt dem Hydrocöl repräsentirt. Demgemäss schnürt sich die linke Blase nochmals durch und lässt auf diese Weise den linken Enterocölsack und das Hydrocöl aus sich hervorgehen. Der gleiche Vorgang soll sich nach METSCHNIKOFF auch an der rechten Blase vollziehen, so dass auf der rechten Seite ebenfalls ein Hydrocöl zur Anlage käme, ähnlich, wie es schon für die Asteriden und Ophiuriden dargestellt wurde. Das rechtsseitige Hydrocöl soll später rückgebildet werden. Bemerkenswerth sind diese Angaben nur deshalb, weil sie darauf hinweisen könnten, das Wassergefässsystem auf ein Organ von paariger Anlage zurückzuführen.

In noch mehr modificirter Weise als bei den betrachteten Formen stellt sich die Bildungsweise des Hydro-Enterocöls bei den

**Holothurien** dar, obwohl auch sie auf das gleiche Schema zurückzuführen ist. Bei *Synapta* sahen wir bereits früher (vgl. Fig. 176—179, pag. 261) einen Theil des Urdarms sich von diesem loslösen und mit der Rückenwand der Larve in Verbindung treten. Wie seine weitere Ausbildung erkennen lässt, entspricht dieser abgeschnürte Theil des Urdarms der Vasoperitonealblase der übrigen Echinodermen (Fig. 179). Ebenso wie

bei gewissen Asteriden tritt er durch den Rückenporus direct mit der Aussenwelt in Communication. Dann erst erscheint (bei *Holothuria tubulosa*) im hinteren Dritttheil der Vasoperitonealblase eine Einschnürung, welche die Blase in das mit dem Rückenporus in Verbindung stehende Hydrocöl und das weniger umfangreiche Enterocöl zerfällt (Fig. 194 *H u. E*). Das erstere gestaltet sich bald zu einem fünfklappigen Gebilde, welches den Mundarm der Larve umwächst und sich dadurch als Wassergefässring des Thieres documentirt (Fig. 195). Fünf Auftreibungen an ihm bezeichnen die primären Tentakel.

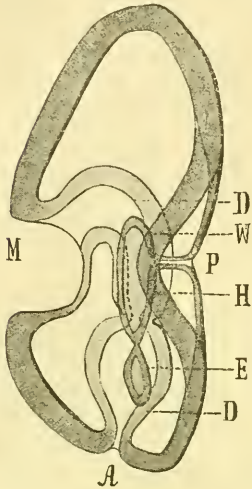


Fig. 194. Optischer Längsschnitt einer Auricularienlarve von *Holothuria tubulosa* (nach SELENKA).

*A* After, *D* Darm, *E* Enterocöl, *H* Hydrocöl, *M* Mund, *P* Rückenporus, *W* Wimper schnur.

Wandung zum Peritoneum. Wo sie mit ihren Wandungen zusammenstossen, entsteht das Mesenterium des Darms.

In der Bildung des Enterohydrocöls unterscheiden sich die Holothurien dadurch von den vorher betrachteten Formen, dass die Vasoperitonealblase von Anfang an eine bilateral-symmetrische Gestaltung nicht erkennen lässt und dass diese sehr spät, erst nach der Abschnürung des Enterocöls vom Hydrocöl zum Ausdruck kommt. Das Hydrocöl emancipirt sich bei den Holothurien im Gegensatz zu den übrigen Formen schon sehr frühzeitig vom Enterocöl.

Bei den Crinoiden gestalten sich die Verhältnisse in ganz eigenartiger Weise, was wohl dadurch mit bedingt ist, dass der

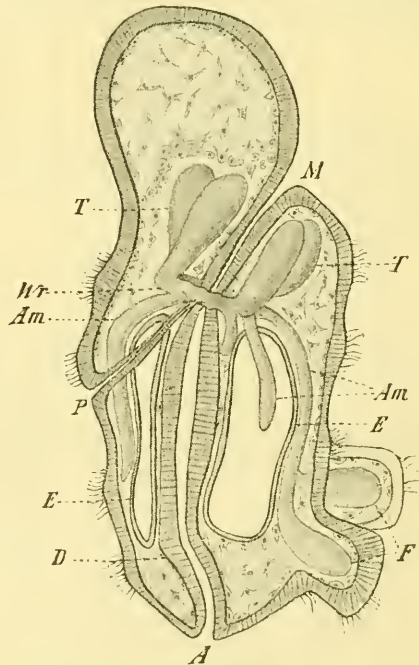


Fig. 195. Längsschnitt einer Larve von *Cucumaria doliolum*, etwas schematisirt (nach SELENKA).

*A* After, *Am* Ambulacral-(Radiär-)Gefässe, *D* Darm, *E* Enterocölien, *F* Füsschen, *M* Mund, *P* Rückenporus, durch den Stein canal nach dem Wassergefässring (*W<sub>r</sub>*) führend, *T* Tentakelblasen, *W<sub>r</sub>* Wassergefässring.

Urdarm seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm schon sehr früh aufgegeben hat und als isolirter Sack im Innern der Keimblase liegt. Dieser Sack erhält am 3. Tage der Entwicklung eine ringförmige Einschnürung (Fig. 196 *A*), die sich späterhin bedeutend vertieft, so dass zwei Blasen entstehen, welche nur noch durch eine dünne Verbindungsstelle in Zusammenhang stehen. Beide Blasen können als vordere und hintere unterschieden werden, denn entsprechend der späteren Ausbildung des Embryos lässt sich an ihm schon jetzt ein vorderer und hinterer Körperabschnitt unterscheiden. Der vordere Pol wird durch die reichliche Anhäufung von Mesenchymzellen, der hintere durch die Lage der Urdarmblase bezeichnet. — Von den beiden Blasen ändert jetzt die hintere insofern ihre Gestalt, als sie sich in der Querrichtung verlängert und sodann in der Mitte eine leichte Einschnürung erhält (Fig. 196 *B*). Von der Verbindungsstelle beider Blasen wachsen aber zwei hohle Fortsätze nach hinten aus, welche sich um jenen eingeschnürten Theil der hinteren Blase herumlegen. Zudem hat auch die vordere Blase ihre Form verändert, indem sie sich in einen umfangreicheren sackförmigen und einen schmäleren

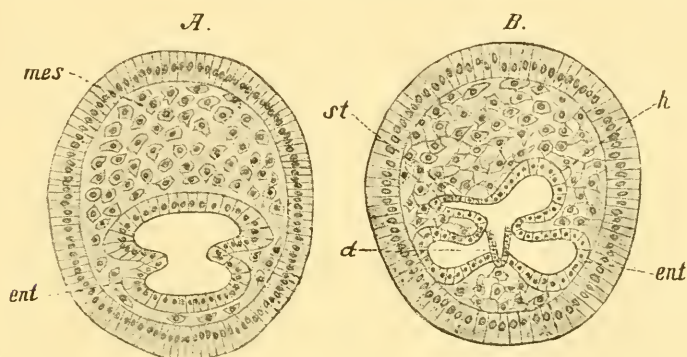


Fig. 196. *A* u. *B* Embryonen von *Antedon rosacea* im optischen Schnitt. Bildung des Enterocöls (*ent*) und Hydrocöls (*h*) (nach J. BARROIS).

*d* Darm, *mes* Zellen des Mesenchyms, *st* Steincanal.

canalförmigen Abschnitt sondert (Fig. 196 *B*). Damit ist die Anlage der hauptsächlichsten Theile gegeben. Es stellt nämlich die hintere zweigetheilte Blase die Anlage der Enterocölien dar. Sie trennt sich zuerst von den übrigen Theilen ab und zerfällt dann in einen rechten und linken Cölomsack. Von den beiden Fortsätzen der Verbindungsstelle zwischen vorderer und hinterer Blase soll nur der grössere dorsal gelegene erhalten bleiben und die Anlage des Darmes darstellen, während der kleinere ventrale schwindet (BARROIS). Mit dem Darm bleibt noch einige Zeit die vordere Blase, das Hydrocöl, in Verbindung, welches bereits die Trennung in die Wassergefässblase und den Steincanal erkennen lässt (Fig. 196 *B*). Später trennt sich auch das Hydrocöl vom Darm ab, und dann findet man wie bei anderen Echinodermenlarven neben dem jetzt schon bedeutend erweiterten Darm die beiden Enterocölien und das Hydrocöl gelegen. Dagegen fehlen noch Mund und Afteröffnung, sowie der Wassergefässporus.

Von einer Vasopertonealblase kann man bei *Antedon* kaum sprechen, wenn man nicht den Zustand als solche bezeichnen will, auf

welchem die schon paarigen Enterocölien noch durch das Verbindungsstück mit dem Hydrocöl zusammenhängen. Die Enterocölien sondern sich bei Antedon sehr früh von der gemeinsamen Anlage des Darms und Hydrocöls.

In der Entwicklung von Antedon stehen sich die Angaben von GOETTE, BARROIS und BURY gegenüber. In Vorstehendem sind wir denjenigen von BARROIS gefolgt, weil sie sich so ziemlich mit denen von BURY decken. Differenzen zwischen beiden Autoren ergeben sich insofern, als nach BURY jene beiden Fortsätze der Verbindungsstelle zwischen vorderer und hinterer Blase sich vereinigen und zusammen den anfangs kreisförmig gestalteten Darm liefern, durch welchen hindurch sich zuerst noch ein solider Verbindungsstrang beider Entrocölien erstreckt. Ausserdem stellt nach BURY nur der grössere Abschnitt der vorderen Blase die Anlage des Hydrocöls dar, der kleinere Abschnitt liefert nach Abtrennung vom Hydrocöl noch einen Theil der Leibeshöhle (vordere Leibeshöhle) und verbindet sich später durch einen Canal mit der Aussenwelt, während erst secundär wieder eine Vereinigung dieses Theils der Leibeshöhle mit dem Hydrocöl und die Bildung des Steincanals eintritt. Hiernach würde wenigstens ein Theil des Entrocöls gleichzeitig mit dem Hydrocöl entstehen. Nach den Angaben von BARROIS hingegen nimmt im Gegensatz zu allen anderen Echinodermen das Hydrocöl getrennt vom Entrocöl seinen Ursprung. Das Gleiche ist wohl aus der Darstellung von GOETTE zu entnehmen, die sich übrigens nur schwer mit der von BARROIS und BURY vereinigen lässt.

In der Entwicklung von Antedon treten Factoren auf, welche ausser der Gestaltung des Urdarms auch die seiner Derivate, des Entrocöls und Hydrocöls, beeinflussen. Entsprechend der festsitzenden Lebensweise der späteren Larvenstadien zeigt auch die weitere Entwicklung bedeutende Abweichungen von der Entwicklung der übrigen Echinodermen.

#### Abweichende Angaben über die Bildung des Entero-Hydrocöls.

Angaben über die Bildungsweise des Wassergefässsystems enthalten zwar auch die Untersuchungen von NIC. CHRISTO-APOSTOLIDES über die Entwicklung zweier Ophiuren (*Ophiotrix versicolor* [lusitanica Lin. cf. Fewkes No. 13] und *Amphiura squamata*), aber die Befunde sind so abweichend von Allem, was bisher über Echinodermenentwicklung bekannt ist, dass wir sie nur mehr der Merkwürdigkeit wegen erwähnen. Bei beiden Formen soll die Gastrula nicht, wie wir es von den übrigen Echinodermen wissen, durch Invagination, sondern vielmehr durch Delamination entstehen. Desgleichen soll sich die Anlage des Wassergefässsystems auf andere Weise, nämlich durch Anhäufung zweier Zellenmassen zu beiden Seiten des Urdarms bilden. Dieselben müssten der Beschreibung des Verfassers nach offenbar dem Mesenchym entstammen. — Vertreter beider Gattungen sind schon früher durch BALFOUR (Vergl. Embryol.) und METSCHNIKOFF untersucht und in Bezug auf die betr. Bildungen als gleichartig mit den übrigen Echinodermen befunden worden. —

Von Wichtigkeit erscheinen dagegen die Untersuchungen von BURY über die Anlage des Entero-Hydrocöls (No. 8). Wenn wir denselben trotzdem einen massgebenden Platz in unserer Darstellung dieser Verhältnisse nicht einräumten, so liegt diess einmal darin begründet, dass die Angaben BURY's denjenigen der anderen Autoren auf diesem Gebiete ziemlich unvermittelt gegenüberstehen, und dass sie ausserdem die Anlage jener Organe nicht bis in ihre ersten Anfänge zurückverfolgen und ebensowenig das spätere Schicksal derselben genügend beachten. Aus diesen Gründen scheinen uns die Untersuchungen BURY's, die

immer nur einige Stadien aus der Mitte herausgreifen, noch nicht beweisend genug für die von den übrigen Darstellungsweisen principiell abweichende Bildung dieser wichtigen Organsysteme.

BURY nimmt an, dass allen Echinodermenlarven nicht zwei Enterocölsäcke zukommen, wie man bisher geglaubt hat, sondern dass deren zwei Paar entweder wirklich vorhanden oder doch der Anlage nach zu erkennen sind. Damit würde am Larvenkörper eine innere Segmentirung zum Ausdruck kommen. Sehr deutlich geben sich diese Verhältnisse bei Ophiuriden- und Echinidenlarven zu erkennen, bei denen neben dem Oesophagus die umfangreicheren vorderen und neben dem Magen die kleineren hinteren Enterocölien liegen. Das vordere und hintere Paar ist durch Theilung der primären Enterocölien entstanden. Der linke vordere Enterocölsack öffnet sich durch den Wasserporus nach aussen. Die Verbindung des letzteren mit dem Enterocölsack entspricht nicht dem späteren Stein canal, denn das Hydrocöl entsteht erst später und zwar entweder vom vorderen oder hinteren Enterocöl aus, von dem es sich losschnürt und erst secundär mit dem vorderen Enterocöl in Verbindung tritt. Ursprünglich communicirt also nur die Leibeshöhle (durch den Rückenporus) mit der Aussenwelt. Erst später tritt das Hydrocöl mit ihr und dadurch mit der Aussenwelt in Verbindung. Es sind diess Verhältnisse, wie sie auch LUDWIG in späteren Stadien der *Asterina* gefunden hat (vgl. pag. 271 u. 289), und wie sie bei den Crinoiden zeitlebens erhalten bleiben (vgl. pag. 297 u. Fig. 224, pag. 301).

Mit den Beobachtungen BURY's scheinen die von METSCHNIKOFF übereinzustimmen, welcher Forscher bei Ophiuren und Echiniden ebenfalls eine Zweitheilung der rechten Enterocölblase bemerkte, sie aber auf die Bildung eines rechten Hydrocöls deutete, welches später rückgebildet wird. METSCHNIKOFF tritt damit für eine anfangs paarige Anlage des Hydrocöls ein, während BURY dieses wie die anderen Autoren als unpaares Gebilde von einem der beiden linken Enterocölien aus entstehen lässt.

Bei den übrigen Echinodermenlarven findet BURY die innere Segmentirung weniger scharf ausgeprägt. Bei den Asteriden lassen sich zwar noch ein vorderes und hinteres Enterocöl unterscheiden, aber sie sind nicht mehr von einander getrennt, sondern fließen zusammen. Die Holothurien sollen ausser den beiden hinteren Enterocölien noch ein linkes vorderes besitzen, das aber von Anfang an nur als wenig distincter Anhang des Hydrocöls erscheint, und auch bei den Crinoiden (*Antedon*) ist nur ein vorderes Enterocöl vorhanden, welches sich (vereint mit dem Hydrocöl vom Urdarm abschnürt. Was BURY hier als vorderes Enterocöl und Hydrocöl zusammen auffasst, betrachten andere Autoren allein als Hydrocöl. Wo die Verhältnisse derart liegen wie bei den Asteriden zum Theil, sowie bei den Holothurien und Crinoiden, denkt BURY an eine theilweise Rückbildung der ursprünglich paarig und segmental angeordneten Enterocölien.

Es ist nicht zu verkennen, dass bei den meisten Formen das gemeinsame Entero-Hydrocöl, die sog. Vasoperitonealblase, (durch den Rückenporus) mit der Aussenwelt communicirt, aber ob es nur das Enterocöl war, dem diese Verbindung ursprünglich zukam und ob sich das Hydrocöl erst secundär damit vereinigte, scheint durch die Untersuchungen BURY's noch nicht erwiesen, so lange man nicht genau den Ursprung und das spätere Schicksal seiner vorderen und hinteren Enterocölien kennt.

### 3. Die Ausbildung der typischen Larvenformen.

Nachdem wir die wichtigen, sich im Innern des Larvenkörpers vollziehenden Vorgänge kennen gelernt haben, betrachten wir die äussere Körperform der Larven. Dieselbe ist in den einzelnen Gruppen der Echinodermen eine sehr verschiedene. Mit JOH. MÜLLER gehen wir von einer einfachen Grundform aus, um von dieser die verschiedenen Larvenformen abzuleiten. Als dieser Grundtypus erscheint eine längliche, ovale bis birnförmige Larve, welche auf der ventralen Seite etwas abgeplattet ist. Hervorgegangen ist diese Larvenform aus der Gastrula, deren Urmund sich zum After umwandelt, während sich der Urdarm nach der ventralen Seite umbiegt und hier durch den Larvenmund mit der Aussenwelt in Verbindung tritt. Ausser diesen beiden Oeffnungen findet sich an der Larve noch eine dritte, nämlich der dorsal gelegene Porus des Wassergefässsystems. Die Geisseln, von welchen die Larve anfangs gleichmässig bedeckt war, schwinden zum Theil und bleiben nur in beschränkten Bezirken erhalten, die man als Wimperschnüre anspricht.

#### Crinoiden.

Zu den einfachst gestalteten Echinodermenlarven gehört die Larve von *Antedon*. Anfangs von ziemlich gleichmässig ovaler Form krümmt sie sich später ein wenig gegen die etwas abgeplattete Bauchfläche. Anstatt der totalen Wimperbedeckung der ersten Tage erhält sie später eine solche von fünf Wimperringen, die den Körper quer umziehen und einen Schopf längerer Wimpern am Vorderende. Der vorderste der Wimperringe ist weniger scharf unterschieden als die übrigen (BURY), weshalb frühere Autoren nur von vier Wimperringen sprachen. Die Larve schwimmt mit dem Wimperschopf nach vor gerichtet. — Wenn wir die *Antedon*larve mit den übrigen Echinodermenlarven vergleichen, bei denen der Blastoporus zum After wird, so müssen wir das entgegengesetzte, nämlich das mit dem Wimperschopf versehene Ende als Vorderende der Larve ansehen. Diess umso mehr, als der sog. Larvenmund diesem Ende genähert liegt. Als Larvenmund bezeichnen die neueren Autoren eine weite, bewimperte Einsenkung, welche zwischen dem 2. und 3. Wimperring an der Bauchseite gelegen ist (Fig. 197). Eine eigentliche Mundöffnung stellt die Grube nicht dar, weil sie nicht mit dem Darm in Verbindung steht, aber es bildet sich später an dieser Stelle das sog. Vestibulum, und an dessen Grunde entsteht die Mundöffnung.

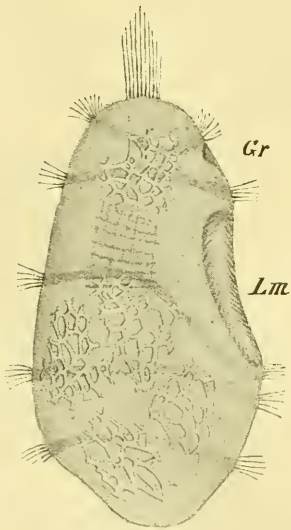


Fig. 197. Larve von *Antedon rosacea* mit Wimperringen und Wimperschopf (nach GOETTE u. W. THOMSON). Die ersten Skeletstücke sind bereits als gegitterte Platten angelegt.

*Gr* Grübchen, welches der Larve zum Festheften dient, *Lm* der sog. Larvenmund.

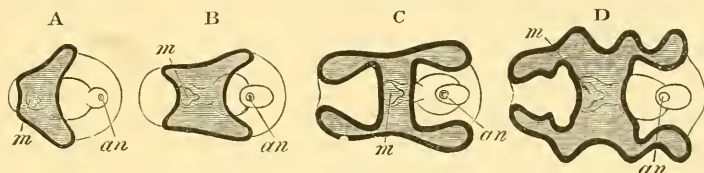
Ventral und in der Nähe des Vorderendes der Larve findet sich ein Grübchen, welches ihr später zum Festheften dient. An der linken Seite zwischen dem dritten



und vierten Wimperring tritt ausserdem als heller Fleck an der gelblich braun gefärbten Larve der Wasserporus hervor. Im Innern ist ausser den schon früher betrachteten Organsystemen auch das Skelet in seiner ersten Anlage zu erkennen (Fig. 197).

### Holothurien.

Die Larven der Holothurien zeigen gewöhnlich eine typische Form, welche von JOH. MÜLLER als *Auricularia* bezeichnet wurde. Ihre Ableitung aus der Grundform der Echinodermenlarve wird durch das folgende Schema<sup>1)</sup> (Fig. 198) verdeutlicht, in welchem die schraffierte Parthie die tiefe



**Fig. 198.** A—D Hervorbildung der Auricularia aus der Grundform der Echinodermenlarve<sup>1)</sup> (Schema nach JOH. MÜLLER aus BALFOUR'S Handbuch).

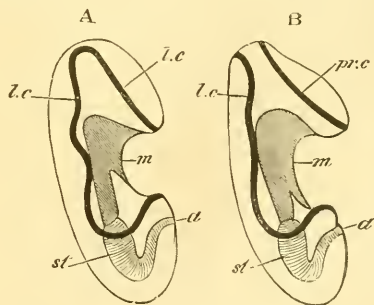
Die schwarze Linie bezeichnet die Wimperschnur, das schraffierte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche.

an After, M Mund.

Einsenkung des Körpers darstellt, innerhalb deren die Mundöffnung (*m*) gelegen ist. Diese Parthie wird umsäumt von einer Wimperschnur. An ihr hat man die quer laufenden Strecken, welche vor dem Mund und After liegen, von den längsgerichteten, zu beiden Seiten hinziehenden, den sog. longitudinalen Theilen der Wimperschnur unterschieden (Fig. 198 A u. B). Der After liegt dem hinteren Pol der Larve genähert.

Bei seiner weiteren Ausbildung buchtet sich der Larvenkörper an beiden Seiten nach vorn und hinten mehr aus, während die erhabenen Parthien der Bauchfläche erhalten bleiben und auf einander zu wachsen (Fig. 198 B u. C). Dadurch ergibt sich eine Larvenform, an deren Bauchseite ein vorderes, sog. präorales und ein hinteres, anales Feld als erhabene

Parthien von den eingesenkten Theilen zu unterscheiden sind (Fig. 198 C u. D). Am vorderen und hinteren Ende biegen die beiden Felder in die Rückenfläche um. Die Figur 199 A zeigt eine ungefähr in



**Fig. 199.** A u. B Holothurien- und Asteridenlarve von der Seite gesehen (aus BALFOUR'S Handbuch).

a After, l. c. Wimperschnur, m Mund, pr. c. adorale Wimperschnur der Bipinnaria, st Magen.

<sup>1)</sup> Nur aus praktischen Gründen wurde in dieser wie in den folgenden schematischen Figuren 200, 202 und 203 die von JOH. MÜLLER gewählte Aufstellungsweise der Larven beibehalten, besser würden dieselben mit dem Mund nach oben und mit dem After nach unten orientirt, so wie diess beispielsweise in den Figuren 199, 204, 209 und 211 geschehen ist.

diesem Stadium befindliche Larve in der Seitenansicht. — Die weitere Ausbildung der Larvenform wird schliesslich noch dadurch erreicht, dass sich die Ausbuchtung mehr auf die Peripherie ausdehnt und durch Vorwachsen einzelner Parthieen lappenartige Fortsätze am Rande des Körpers erzeugt werden (Fig. 198 *D*). In diesen ohrförmigen Fortsätzen können Kalkablagerungen auftreten, welche die Form zierlicher Rädchen besitzen (Fig. 205, pag. 283). An der Peripherie der Lappen verläuft die Wimperschnur, welche sowohl die beiden ventralen Felder wie die Rückenfläche umsäumt und in sich zurückläuft.

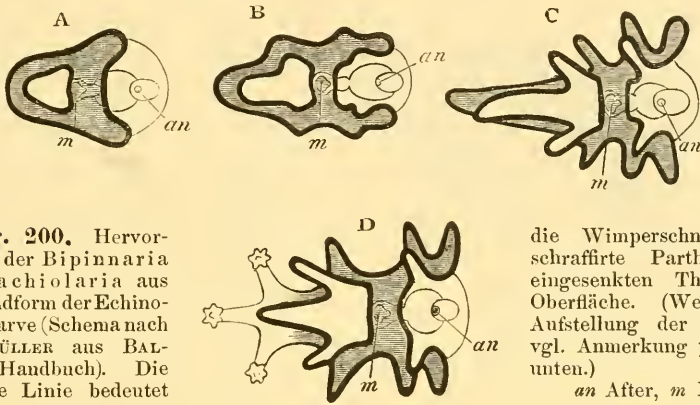
In den beiden eingesenkten Seitenflächen der Auricularienlarve liegt je ein wimperschnurähnliches Gebilde, welches aber zur Wimperschnur selbst keine Beziehung hat. Jeder dieser beiden Stränge zeigt die Form eines stumpfen Winkels, der sich gegen die Ventralseite hin öffnet. Ausser den Wimperzellen, aus denen diese Stränge gebildet werden, bestehen sie noch aus darunter liegenden feinen Längsfasern. Von ihnen gehen Faserzüge nach der Wimperschnur hin. Nach diesen Befunden deuten METSCHNIKOFF (No. 37) und SEMON (No. 55) die beiden Stränge als Centralnervensystem der Larve. Dieselben finden sich in ähnlicher Weise bei den Pluteuslarven der Ophiuriden, wie vorgreifend bemerkt werden soll. Hingegen kommen entsprechende Bildungen bei den Echiniden- und Asteridenlarven nicht vor. Doch sollen sich nach SEMON in den Wimperschnüren dieser Larven ähnliche feine Fasern wie in den Nervenbändern der Auricularialarven finden, so dass der Nervenapparat mit den Wimperschnüren verbunden sein würde, in ähnlicher Weise, wie diess bei den Annelidenlarven der Fall ist (vgl. pag. 175).

Die Auricularienlarve findet sich nicht bei allen Holothuriern, so nimmt z. B. die Larve von *Cucumaria doliolum* zur Zeit der Bildung des Mundes eine cylindrische Form an (SELENKA). Die Geisseln schwinden zonenweise bis die Larve nur noch 4—5 Wimperreifen, ein wimperndes Afterfeld und eine wimpernde Kopfzone aufweist. Damit ist das sog. Puppenstadium erreicht, welches sonst in der Entwicklung anderer Holothuriern erst später auftritt (vgl. pag. 283). — Eine andere Holothurie, *Psolinus brevis*, entwickelt sich nach KOWALEVSKY (No. 28) ganz ohne Metamorphose. Aus den ins Seewasser abgelegten Eiern gehen direct die jungen Holothuriern hervor. Bei *Phyllophorus urna* sollen die wahrscheinlich total bewimperten Larven in der Leibeshöhle der Mutter herumschwimmen. Wenn sie den mütterlichen Körper verlassen, besitzen sie schon fünf Tentakel und zwei Füsschen. Ein ähnliches Verhalten findet sich nach LUDWIG (No. 33) bei der ebenfalls lebendig gebärenden *Chirodota rotifera*.

#### Asteriden.

Die Larvenform der Asteriden lässt sich in ähnlicher Weise wie die der Holothuriern von der Grundform ableiten. Vergleicht man die Figuren 200 *B* und 198 *C* des JOH. MÜLLER'schen Schemas, so erkennt man, wie sich bei der Asteridenlarve das präorale Feld der Bauchfläche mitsammt dem es umgebenden Theile der Wimperschnur emancipirt. Die Einsenkung an der ventralen Fläche setzt sich hier weiter nach vorn fort als bei der Holothuriernlarve. Auf diese Weise wird die Verbindung des präoralen Feldes mit der Rückenfläche der Larve unterbrochen und die Wimperschnur in zwei Theile getrennt. So kommen also zwei Wimperschnüre zu Stande, welche man ihrer Lage nach als adorale und adanale unterscheiden kann (Fig. 200 *A* u. 199 *B*). Davon besitzt die letztere grösseren, die erstere dagegen weit geringeren Umfang (Fig. 200 *A—D*).

Durch Ausbuchten und Vorwachsen der peripheren Theile des Larvenkörpers entstehen an demselben längere und kürzere Fortsätze, welche von den Wimperschnüren umsäumt werden (Fig. 200 C). Diese Larvenform wurde von ihrem Entdecker Sars seinerzeit mit dem Namen „Bipinnaria“ (asterigera) belegt, welchen man ihr auch beiließ, nachdem man ihre Beziehung zu den Seesternen erkannt hatte.



**Fig. 200.** Hervor-  
bildung der Bipinnaria  
und Brachiolaria aus  
der Grundform der Echino-  
dermenlarve (Schema nach  
JOH. MÜLLER aus BAL-  
FOUR'S Handbuch). Die  
schwarze Linie bedeutet

die Wimperschnur, die  
schraffierte Parthie den  
eingesenkten Theil der  
Oberfläche. (Wegen der  
Aufstellung der Figuren  
vgl. Anmerkung pag. 277  
unten.)

an After, m Mund.

Mit der Darstellung, wie wir sie soeben von der Entstehung der Bipinnaria-Larve gaben, stimmt die Auffassung nicht überein, welche SEMON über diesen Punkt äussert. SEMON findet bei den Echinodermenlarven eine den Mund umgebende Wimperschnur, von der zuweilen noch eine Schlinge in den Schlund hineinreicht (so bei der Auricularia). Diese „adorale“ Wimperschnur hat mit der in sich zurücklaufenden Wimperschnur nichts zu thun, sondern besteht unabhängig von ihr. Bei der Bipinnaria nun soll die „adorale“ Wimperschnur SEMON'S auch denjenigen Theil der Wimperschnur liefern, welchen wir oben als adoralen bezeichneten, so dass letzterer nicht, so wie wir es darstellten, als ein abgetrennter Theil der in sich zurücklaufenden Wimperschnur anzusehen ist. — Solange der stricte Nachweis einer derartigen Entstehung der adoralen Wimperschnur nicht erbracht ist, vermögen wir uns dieser Auffassung nicht anzuschliessen. Die Uebereinstimmung des präoralen Feldes bei Auricularia und Bipinnaria ist zu auffallend, als dass man nicht annehmen sollte, die Isolirung desselben sei durch immer tieferes Einschneiden der Einbuchtungen von den Seiten her entstanden. (Man vgl. hierzu auch die Fig. 200 u. 198, sowie Fig. 199 A u. B.) JOH. MÜLLER bildet Auricularien ab, bei denen am vorderen Larvenende die beiden Einbuchtungen schon ziemlich zusammenstossen. — Weiter lässt die von SEMON angeführte Thatsache einer Auflösung der von ihm aufgefundenen Wimperschnur und Umwandlung ihrer Bestandtheile in das Epithel des Vorderdarms sie mehr als einen Wimperapparat des Mundes erscheinen, welcher der Nahrungsaufnahme dient (vgl. pag. 284).

Aus der Bipinnaria der Seesterne geht als ein Folgestadium die Brachiolaria hervor, indem an der Basis des längeren (dorsalen) Anhanges zwei weitere Fortsätze entstehen (Fig. 200 D). So bilden sich die sog. Brachiolarienarme, welche anders geartet sind als die übrigen. Sie werden nicht von einer Wimperschnur umzogen, besitzen aber am Ende warzenförmige Höcker, die der Larve in späteren Entwicklungsstadien wahrscheinlich zum Anheften dienen.

Auch bei den Seesternen finden sich mannigfache Ausnahmen von der typischen Gestaltung der Larven. So ist diess der Fall bei *Asterina gibbosa*, deren Entwicklungsgang uns durch die eingehende Untersuchung H. LUDWIG's bekannt geworden ist. Die anfangs birnförmige Larve erhält an ihrem vorderen Ende eine wulstförmige Verdickung, welche ein vertieftes Feld umschliesst (Fig. 201 *Lo*). Diese

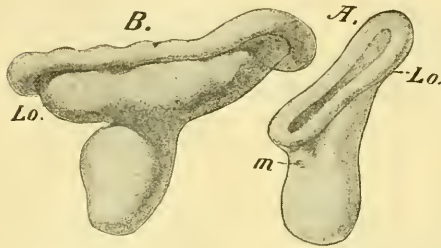


Fig. 201. *A* u. *B* Larven von *Asterina gibbosa* (nach LUDWIG).

*A* Ein jüngeres Stadium mehr von vorn, *B* ein älteres Stadium von der Seite gesehen. *Lo* Larvenorgan. *m* Mund.

Verdickung nimmt schliesslich einen Umfang an, welcher denjenigen des übrigen Larvenkörpers übertrifft (Fig. 201 *B*). Das eigenthümliche Organ besteht aus zwei Lappen, und da sich der vordere derselben zuweilen in zwei theilt, kommt dadurch eine gewisse Uebereinstimmung mit den Brachiolarienarmen zu Stande. Es entstehen nämlich auf diese Weise zwei Lappen, die paarig vor dem Munde gelagert sind, und ein dritter unpaarer, welcher weiter von der Mundöffnung

entfernt ist. Eine gleiche Lagerung kommt aber auch den vor dem Munde gelegenen Armen der Brachiolaria zu, und so homologisirt LUDWIG das Larvenorgan der *Asterina* mit den letzteren. Das Organ ist muskulös entwickelt und dient der Larve zum Anheften. Aehnliche aber mehrfach getheilte Larvenanhänge sind auch durch Sars, JOH. MÜLLER, AGASSIZ, THOMSON u. A. von *Echinaster* und *Asteracanthion* (MÜLLER) beschrieben worden.

Ueber eine von JOH. MÜLLER beschriebene wurmförmige, durch quere Einschnitte in 5 Segmente getheilte Echinodermenlarve, an deren Unterseite ein fünfblappiger Stern ansass, ist Näheres nicht bekannt geworden. Sie soll sich nach der Darstellung JOH. MÜLLER's zu einem Seestern entwickeln.

### Ophiuriden.

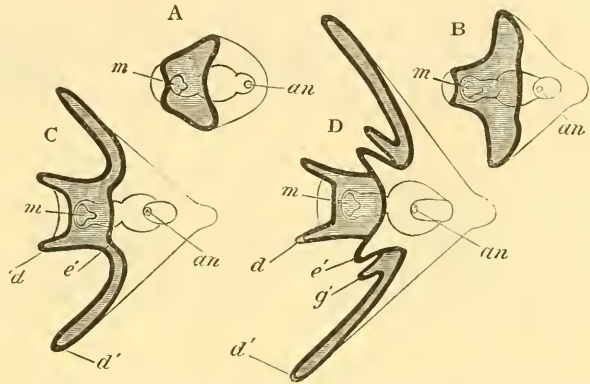
Eine wesentlich andere Gestaltung als die bisher betrachteten Larven zeigen die *Pluteus*-Larven der Ophiuriden. Aber auch sie gehen aus der nämlichen Grundform hervor. Es bildet sich entsprechend wie in den früher betrachteten Fällen eine in sich zurücklaufende Wimperschnur, welche die tiefe Einbuchtung des Körpers unzieht (Fig. 202 *A*). Die spätere, eigenartige Form der Larve ist einmal dadurch bedingt, dass das anale Feld bedeutend an Umfang gewinnt, das präorale hingegen fast ganz zurücktritt (Fig. 202 *B*). Weiterhin wird die Form der Larve durch die langen Fortsätze bestimmt, in welche ihre peripheren Theile auswachsen (Fig. 202 *C* u. *D*). Diese werden umzogen von der Wimperschnur, die noch immer in sich zurückläuft und dieses Verhalten auch beibehält. — Indem sich noch das anale Feld spitz auszieht, ist die Form des *Pluteus* erreicht (Fig. 202 *D*). Von den Armen desselben erscheinen besonders die beiden ventral und nach hinten gelegenen stark entwickelt. Sie sind auch deshalb von Bedeutung, weil sie regelmässig vorhanden sind, während die übrigen Arme mehr oder weniger zurücktreten können.

Die Pluteuslarven besitzen im Gegensatz zu den Auricularien und Bipinnarien ein stützendes Kalkskelet. Schon im Gastrulastadium der Larve werden in der Nähe des Blastoporus von den Mesenchymzellen zwei dreistrahlige Kalkkörper ausgeschieden. Infolge der Thätigkeit der Mesenchymzellen verlängern sich dieselben bald. Sie nehmen bedeutend an Umfang zu, verzweigen sich und schicken stabförmige

**Fig. 202.** A-D Hervorbildung des Ophiuren-Pluteus aus der Grundform der Echinodermenlarve (Schema nach JOH. MÜLLER aus BALFOUR'S Handbuch).

Die schwarze Linie bedeutet die Wimperschnur, das schraffierte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche.

an After, m Mund.  
Für die Art der Aufstellung gilt auch hier das auf pag. 277 (Anmerkung) Gesagte.



Ausläufer in die Arme, sobald die letzteren ihre Entstehung nehmen. Nach dem hinteren Ende der Larve zu verschmelzen die Kalkspangen und scheinen hier durch eine Art quergestellten Ring verbunden (Fig. 211, pag. 291). So kommt ein vorzüglicher innerer Stützapparat der Larve und ihrer Anhänge zu Stande.

Ohne eine eigentliche Metamorphose entwickelt sich *Amphiura squamata*. *Amphiura* ist lebendig gebärend. Die ersten Entwicklungsvorgänge sind ungefähr dieselben, welche wir bisher kennen lernten. Es entsteht ein ovaler Embryo, der eine bilaterale symmetrische Gestalt annimmt, sich aber nicht zu einer bewimperten Larve ausbildet, sondern direct in den fünfstrahligen Stern übergeht. Die zur Welt kommenden Jungen weisen bereits die Organisation der Mutter auf. Von Interesse ist aber, dass trotzdem das Larvenskelet des Pluteus in den Embryonen angelegt wird. Diess weist darauf hin, dass auch bei *Amphiura* oder ihren Vorfahren früher eine Metamorphose statthatte, die jedoch infolge einer veränderten Lebensweise aufgegeben wurde.

### Echiniden.

Die Larven ähneln denen der Ophiuriden und werden wie sie als Pluteus bezeichnet. Auch bei ihnen überwiegt an der Bauchseite das anale Feld. Die Wimperschnur ist einfach. Im Innern des Körpers und seiner Anhänge findet sich ein Kalkskelet (Fig. 204 u. 212, pag. 292).

Die Ableitung des Echinidenpluteus aus der Grundform ist ungefähr dieselbe wie bei den Ophiuriden und wird durch die Schemata der Fig. 203 erläutert. Die Gestaltung der einzelnen Seeigellarven ist eine recht verschiedene, je nach der grösseren und geringeren Entwicklung der Arme. Als besonders charakteristische Formen lassen sich die *Echinus*- und *Spatangus*larve unterscheiden. An dem Analfeld der ersteren treten nach Entwicklung aller 8 Fortsätze die sog. Wimperpauletten auf (Fig. 203 D). Es sind diess 2 Paare bewimperter Hervorragungen des Körpers, die jederseits dicht hinter der Wimperschnur ge-

legen, von dieser aber isolirt sind. Nach A. AGASSIZ wären sie als Theile der Wimperschnur zu deuten, die sich von ihr emancipirten.

Die Larven von *Spatangus* besitzen die Wimperepauletten nicht, weisen aber am Analfeld drei Fortsätze auf (Fig. 203 E), welche von Kalkstäben gestützt werden, wie die übrigen Fortsätze des Körpers. —

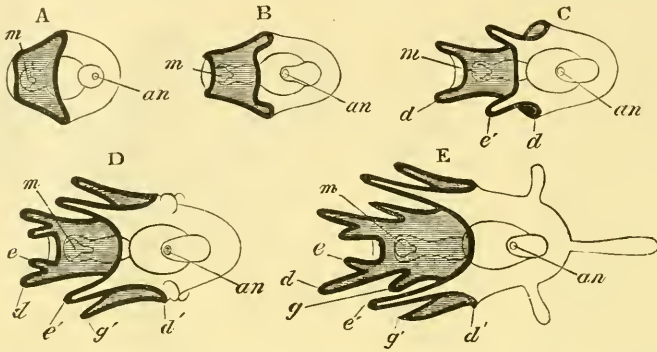


Fig. 203. Hervorbildung des Echiniden-Pluteus aus der Grundform der Echinodermenlarve. (Schema nach JOH. MÜLLER aus BALFOUR'S Handbuch.)

Die schwarze Linie bedeutet die Wimperschnur, das schraffierte Feld den eingesenkten Theil der Oberfläche. (Wegen der Aufstellungsweise der Figuren vgl. die Anmerkung pag. 277 unten.) *an* After, *m* Mund. Die übrigen Buchstaben betreffen, wie in Fig. 202, die Nomenclatur der Körperanhänge, auf welche hier nicht weiter eingegangen wurde.

Bei dem Pluteus von *Arbacia* stehen nur zwei, aber besonders lange Fortsätze auf dem Analfelde (Fig. 204). Ausserdem besitzt derselbe neben den gewöhnlichen Pluteusarmen noch zwei Paare ohrförmiger Fortsätze, welche wie die Arme von der Wimperschnur umzogen werden (Fig. 204) (JOH. MÜLLER, FEWKES). Auf dem Analfeld dieser Larve erkennt man bereits eine Pedicellarie des künftigen Secigels.

Die Skelettheile kommen bereits sehr frühzeitig als Producte der Mesenchymzellen zur Entwicklung (SELENKA No. 53, LUDWIG No. 34). Zwischen zwei Zellen lagert sich zuerst ein Kalkconcrement ab, welches sich bald vergrößert und zu einem Dreistrahlern wird. Die skeletogenen Zellen ziehen sich dann auf dessen Strahlen zurück, an welchen sie sich unter fortwährender Ablagerung von Kalksalzen allmählich weiterschieben. So entstehen schliesslich die langen Skeletstäbe, die vielfach verzweigt und netzförmig durchbrochen sein können (Fig. 204 und 212, pag. 292).

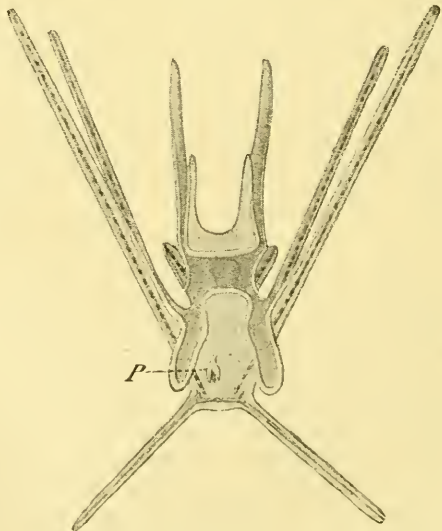


Fig. 204. Pluteuslarve von *Arbacia pustulosa* (nach JOH. MÜLLER). *P* Pedicellarie. Die Skeletstäbe erscheinen dunkel.

Auch bei den Seeigeln kann die typische Larvenform ausfallen. So beschreibt A. AGASSIZ (No. 4) einen lebendig gebärenden Spatangiden, *Hemiaster australis*, dessen Eier sich bereits innerhalb des Ovariums entwickeln und dann in eine Art von Bruthöhle gelangen, die über der Ambulacralfurche durch dicht zusammenliegende und schräg gegen einander geneigte Stacheln gebildet wird. Hier entwickeln sich direct die jungen Seeigel.

#### 4. Die Umwandlung der Larve in das Echinoderm.

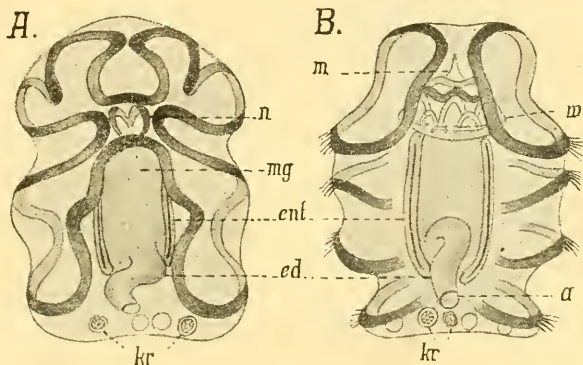
Die Verwandlung der Larve in das Echinoderm vollzieht sich am einfachsten bei den Holothurien, weshalb wir diese Abtheilung zuerst unserer Betrachtung unterwerfen.

##### Holothurien.

Die Umwandlung der Auricularia in die Holothurie macht sich in der äusseren Gestalt der Larve dadurch geltend, dass die lappenförmigen Fortsätze derselben allmählich schwinden und die Wimpernschnur eine Umgestaltung erfährt, indem sie in einzelne Stücke zerfällt (Fig. 205 *A* u. *B*). Die grössere Anzahl dieser Stücke verändert ihre

Fig. 205. *A* u. *B* Umwandlung der Auricularienlarve von *Synapta digitata* in die Puppenform (nach SEMON).

*a* After, *ed* Enddarm, *ent* Enterocöl, *kr* Kalkrädchen, *m* Mundtrichter, *mg* Magen, *n* Nervenbänder, *w* Wassergefässringe mit den Ausstülpungen (Tentakel- und Radiärgefässen).



Lage insofern, als dieselben ihre längs gerichtete Lage mit einer queren vertauschen (Fig. 205 *B*). Gleichzeitig schwinden die Ausbuchtungen des Larvenkörpers, und derselbe nimmt eine mehr walzenförmige Gestalt an, wobei sich nach SEMON sein Umfang in auffallender Weise verringert. Schliesslich verwachsen die einzelnen Stücke der Wimpernschnur zu fünf Ringen, welche die Larve wie die Reifen eines Fasses umgeben (Fig. 206). Es ist diess das sog. Puppenstadium, welches von einigen Holothurien (z. B. *Cucumaria*) auch angenommen wird, ohne dass dieselben vorher die Auricularienform durchlaufen haben. Auffallend ist dieses Stadium durch die Uebereinstimmung mit der Antedonlarve, mit welcher es auch die Zahl der Wimperkränze gemeinsam hat.

Die Verlagerung der Wimpernschnur hat man sich nach SEMON so vorzustellen, dass dieselbe mitsammt dem umgebenden Körperepithel wohl infolge innerer Wachstumsprocesse aus ihrer Lage gerückt und dadurch ihr Zusammenhang gelöst wird.

Bei der Umgestaltung der Wimpernschnur berücksichtigten wir noch nicht die in der Nähe des Mundes gelegenen Theile derselben, welche sich nicht an der Bildung der äusseren Bewimperung des Puppenstadiums betheiligen. Vom longitudinalen sowohl, wie vom transversalen Abschnitt

der Wimperschnur treten einzelne Theile dicht an die Gegend der Mundöffnung heran (Fig. 205 A). Nach dem Zerreißen der Wimperschnur kann man vier Abschnitte derselben unterscheiden, welche die Mundöffnung dicht umgeben und schliesslich einen geschlossenen Ring um dieselbe bilden. Allmählich rücken sie mehr in die trichterförmige Einsenkung, welche zur Mundöffnung führt. Indem dann der Trichter sich stark verengert, kommen sie in das Innere der Larve zu liegen und werden zur Bekleidung der Spitzen der fünf nach vorn gerichteten Ausstülpungen des Hydrocöls (also zur Tentakelbildung) verwendet (Fig. 205 B). Schon vor den Wimperschnurabschnitten und gewissermassen von ihnen gedrängt, sind die beiden Nervenbänder in den Trichter hinab gerückt (Fig. 205 A, n), da sie näher zu der Mundöffnung lagen, als die Wimperschnüre. In der Tiefe des Trichters verbinden sich dann ihre freien

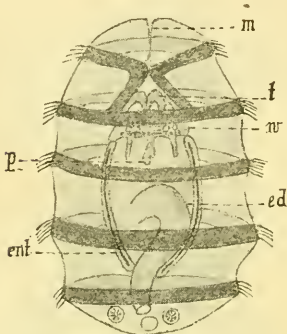


Fig. 206. Puppenform der Larve von *Synapta digitata* (nach SEMON).

ed Enddarm, ent Enterocöl, m Mundtrichter, w Wassergefässring mit Ausstülpungen nach vorn (Tentakeln [t]) und hinten (Radiärgefässe und Polische Blasen [p]).

Enden, und so bilden sie den Nervenring der Synapta (SEMON). Gerade die vier in die Tiefe gerückten Abschnitte der Wimperschnur waren es, die durch Nervenfasern mit jenen Nervenbändern in Verbindung standen. Wahrscheinlich bleibt diese Verbindung während der Metamorphose erhalten, und sobald die Wimperschnur die fünf Tentakel überlagert hat, kommen am Nervenring die fünf starken Tentakelnerven zur Anlage, während erst später die fünf Radiärnerven am Nervenring hervorknospen (SEMON). Die anfangs oberflächlich gelegenen Theile des Nervensystems werden später vom übrigen Ectoderm überwachsen, und indem sich auch noch Mesenchymzellen darüber schieben, gelangen sie mehr in die Tiefe.

Die Wimperschnur, welche nach SEMON den Mund umzieht, ändert bei der Umgestaltung der Larve ihre Lage, indem sie völlig in den Vorderdarm zu liegen kommt. Hier sollen

sich ihre Zellen an der Wandung ausbreiten und das Epithel liefern.

Unsere bisherige Kenntnissnahme von der inneren Organisation der Holothurienlarve beschränkte sich auf die Bildung des Darmes, der beiden Enterocölsäcke, welche sich zwischen Darm und Körperwand ausbreiteten und des Hydrocöls. Letzteres sahen wir als fünfklappiges Gebilde den Munddarm der Larve umwachsen. Es repräsentirte bereits die Anlage des Wassergefässringes und der fünf Tentakel der Holothurien. Zwischen den fünf Primärtentakeln entstehen fünf secundäre Ausstülpungen des Wassergefässringes, welche zunächst auch nach oben gerichtet sind (Fig. 205 B). Später biegen sich aber fünf der jetzt vorhandenen zehn Ausstülpungen des Wassergefässringes über die Kalkspangen hinüber und wachsen nach hinten aus (Fig. 206 u. 207), so dass man jetzt fünf Tentakel- und fünf Radiärgefässe vor sich hat (SEMON). Es erhebt sich nun die Frage, ob von den Gefässen die fünf zuerst gebildeten (die sog. Primärtentakel) sich nach hinten umschlagen und damit den Radiärgefässen der übrigen Echinodermen entsprechen, wie es wohl am natürlichsten scheint, aber doch in Abrede gestellt wird, oder ob es die secundär entstehenden Gefässe sind. Ueber die anscheinend so klar vorliegende Homologie der



Ambulacralgefäße in den verschiedenen Abtheilungen der Echinodermen sind die Auffassungen der Autoren dennoch getrennt (vgl. SEMON No. 55).

Deutlicher treten die Verhältnisse der inneren Organisation in der Fig. 207, einem Längsschnitt des Puppenstadiums von *Cucumaria* (nach SELENKA) hervor. Nach vorn sieht man die Tentakel-, nach hinten die Radiärgefäßausstülpungen von dem Wassergefäßring abgehen. Auch die POLI'schen Blasen nehmen ihren Ursprung als Ausstülpungen des Wassergefäßringes. Dieser steht in dem betr. Stadium noch durch den Steincanal und den Rückenporus mit der Aussenwelt in Verbindung. Dieselbe wird später unterbrochen, indem sich am Steincanal ungefähr in der Mitte seines Verlaufs ein Haufen von Mesenchymzellen anlegt und hier eine halbmondförmige Kalkleiste ablagert, welches Gebilde als der Madreporenplatte entsprechend betrachtet werden muss. Wo es dem Steincanal ansitzt, schnürt sich derselbe durch, und die eine Hälfte hängt nunmehr frei vom Ringcanal in die Leibeshöhle herab, während die andre allmählich obliterirt.

Ausserlich nähert sich das Puppenstadium schon dadurch mehr der fertigen Holothurie, dass am hinteren Theil der Ventralseite die beiden ersten Füsschen hervortreten, deren Bildung auf Ausstülpungen des betr. Radiärgefäßes zurückzuführen ist (Fig. 207 u. 208 *F* u. *f*). Gleichzeitig gehen auch die Tentakel ihrer weiteren Ausbildung entgegen. Wir sahen bei *Synapta*, dass ein Theil der Wimperschnur in den Mundtrichter hinabrückte, um hier die ectodermale, zum Theil aus Sinneszellen bestehende Bedeckung der Tentakelgefäße zu liefern. Dann schloss sich der Mundtrichter bis auf einen äusserst feinen Spalt, und es wurde so eine Art von Vorhof gebildet (man vgl. die entsprechenden Vorgänge bei der Bildung des Vestibulums von *Antedon*, pag. 296). Im Vorhof liegen die Tentakel, an welche sich noch immer der Nervenring anschliesst. Er liegt da, wo sich der anfangs aus fünf, später aus zehn Spangen bestehende Kalkring, der Stützapparat der Tentakel, an diese ansetzt. Haben die Tentakel die nöthige Ausbildung erlangt, so werden sie durch den Spalt, welcher sich wieder erweitert, nach aussen gestreckt (Fig. 208), und die junge Holothurie bewegt sich jetzt sowohl mit Hilfe der noch vorhandenen Wimperreifen, sowie durch Ansaugen mit Tentakeln und Füsschen, wo letztere vorhanden sind. Bei *Synapta* kommen sie bekanntlich nicht zur Ausbildung, die Radiärgefäße erleiden vielmehr eine Rückbildung.

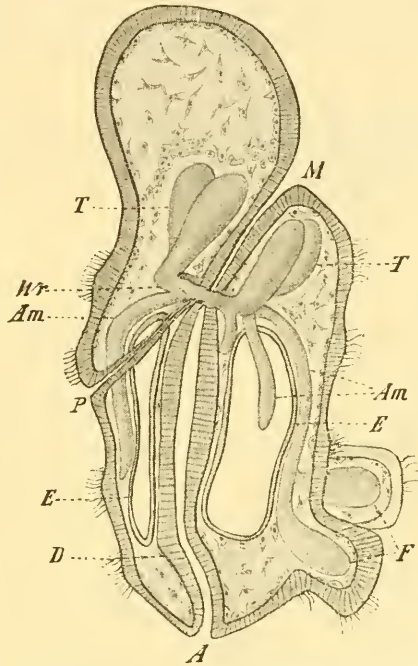


Fig. 207. Längsschnitt einer Larve von *Cucumaria doliolum*, etwas schematisirt (nach SELENKA).

*A* After, *Am* Ambulacral-(Radiär-)Gefässe, *D* Darm, *E* Enterocölien, *F* Füsschen, *M* Mund, *P* Rückenporus, durch den Steincanal nach dem Wassergefäßring führend, *T* Tentakelgefäße, *Wr* Wassergefäßring.

Somit würde die Form der Holothurie erreicht sein, wenn dem jungen Thier nicht noch die grössere Zahl von Tentakeln und Füsschen fehlte und seine Körperbedeckung schon die definitive Ausbildung besässe. Die Bildung weiterer Tentakel und Füsschen geschieht wohl auf dieselbe Weise, wie wir sie bereits kennen lernten, nämlich durch Ausstülpung an den bereits gebildeten Theilen des Wassergefässsystems. Die Wimperreifen sollen sich nach SEMON dadurch verlieren, dass sich ihre Zellen über die gesammte Oberfläche der Larve verbreiten und an Stelle des anfangs sehr platten Körperepithels treten, welches nunmehr einer dicken Epithellage Platz macht. Mund und After der Larve sind mit dem fortschreitenden Wachsthum aus ihrer mehr ventralen Stellung an das vordere und hintere Ende des Thieres verlagert worden.

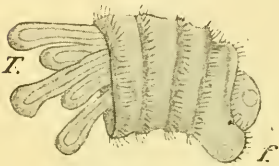


Fig. 208. Holothurienlarve mit Wimperreifen, ausgestreckten Tentakeln (*T*) und entstehenden Füsschen (*f*) (nach JOH. MÜLLER).

Nachdem wir die Holothurienlarve in ihrer Ausbildung bis zum jungen Thier verfolgt haben, bleiben uns nur noch einige wichtige innere Bildungsvorgänge zu betrachten übrig, welche sich auf die Derivate des mittleren Keimblattes beziehen. Wie wir bereits bei der vorstehenden Schilderung genöthigt waren, verschiedene Formen zur Betrachtung heranzuziehen, so ist diess auch bei nachfolgenden Angaben der Fall, die wir grösstentheils den Arbeiten von SELENKA und SEMON entnehmen.

Nachdem wir im ersten Abschnitt die Entstehung der Mesenchymzellen kennen gelernt, hatten wir dieselben gefissentlich nicht weiter berücksichtigt. Ihr bei Weitem grösster Theil wird zu Bindesubstanz. Während die Mesenchymzellen der inneren Ectodermwand zumeist als isolirte Zellen anliegen, häufen sie sich zu beiden Seiten des Enddarms in grösseren Gruppen an, welche die Bildung der Kalkkugeln und Kalkrädchen übernehmen. Ebenso treten sie zahlreich in der Umgebung des Steincanals und des Wassergefässrings auf, indem sie dort die bekannten Kalkablagerungen, hier den Kalkring im Umkreis des Schlundes bilden. — Unter dem gesammten Ectoderm lassen die Mesenchymzellen, indem sie sich vermehren, eine Art von Cutis entstehen. (METSCHNIKOFF No. 37.) Unterhalb der Wimperschnur bilden sie nach SEMON halbrinnenförmige Scheiden, welche wohl zur Stütze des Wimperapparates dienen. — Spaltbildungen im Mesenchym sollen die Blutgefässe der Holothurie entstehen lassen. So treten die den Darm begleitenden Gefässe zuerst als lacunäre Räume in dem dorsal und ventral vom Darm gelegenen Mesenchym auf. Die Blutzellen hingegen sollen sich von den Wandungen des Hydro-Enterocöls losgelöst und bei der Bildung jener Gefässe betheilig haben. Diese freien Zellen, welche sich sowohl in der Leibeshöhle, wie in den Ambulacral- und Blutgefässen finden, würden also nach dieser Auffassung nicht von dem ursprünglichen Mesenchym abstammen (SEMON).

Von der Muskulatur rührt nur diejenige des Vorderdarms vom Mesenchym her. Sie wird aus der Larve in das junge Thier übernommen (SELENKA). Die übrige Muskulatur entstammt zum Theil dem Wassergefässsystem, dessen Epithel einen äusseren Belag von contractilen Zellen erzeugt. Nach SELENKA entstehen auch die fünf starken Längsmuskeln der Holothurie in dieser Weise von den radiären Ambulacralgefässen aus, was jedoch von

SEMON in Abrede gestellt wird. Nach ihm nimmt die Rings- und Längsmuskellage der Körperwand und des Darmes ihren Ursprung vom Enterocöl aus. Die beiden Säcke desselben haben sich bedeutend ausgedehnt und als somatisches und splanchnisches Blatt der Körper- und Darmwand angelegt, um die Muskulatur- und Epithelauskleidung der Leibeshöhle entstehen zu lassen. Dorsal und ventral vom Darm wird ein Mesenterium gebildet; während aber das ventrale durchbrochen wird und hier beide Enterocölien zusammenfließen, bleibt das dorsale erhalten und bestätigt dadurch zeitlebens die Entstehungsweise der Leibeshöhle aus zwei getrennten Säcken, sowie die bilaterale Anlage des Körpers überhaupt.

Die Anlage des Nervensystems wurde schon oben besprochen. Ueber die Bildung des Genitalsystems wissen die Autoren keine recht sicheren Angaben zu machen.

#### Asteriden.

Während frühere Forscher zu glauben geneigt waren, dass der Seestern sozusagen als Knospe an der Larve entstände, wissen wir heute, wie auch hier ein Uebergang des Larvenkörpers in denjenigen des ausgebildeten Thieres stattfindet. Allerdings treten dabei gewisse Modificationen auf, indem sich der Körper des Echinoderms zunächst nur in einem verhältnissmässig kleinen Abschnitt des Larvenkörpers anlegt. Erst allmählich wird dann der grössere Theil der Larve zu der Bildung des Seesterns herangezogen. In bestimmten Fällen allerdings scheint dieser letztere Vorgang auszubleiben, und das Echinoderm nimmt dann nur aus einem Theil des Larvenkörpers seinen Ursprung. Bei diesem Entwicklungsmodus löst sich der junge Seestern vom Larvenkörper ab, und dieser letztere soll noch längere Zeit zu existiren vermögen (JOH. MÜLLER, KOREN und DANIELSSEN). Ein solches Verhalten konnte Veranlassung geben, den Vorgang als Knospung anzusehen, welche Auffassung aber durch die zu schildernde Umwandlung des ganzen Larvenkörpers bei anderen Seesternen widerlegt wird.

Die Verwandlung der Bipinnaria oder Brachiolaria in den Seestern ist am eingehendsten von A. AGASSIZ (No. 1) und METSCHNIKOFF (No. 37) studirt worden.

Die erste Anlage des Seesterns findet im hinteren Theile des Larvenkörpers statt. Links vom Magen liegt die fünfstrahlige Anlage des Wassergefässsystems (Fig. 209 *H*), während auf der rechten Seite des Magens eine Anlagerung von Mesenchymzellen auftritt, in der sich bereits die ersten Skelettheile (Fig. 209 *K*) ausscheiden. Durch die Wassergefässrosette wird die ventrale oder ambulacrale Seite des künftigen Seesterns bezeichnet, durch die Skelettbildung seine dorsale oder antiambulacrale Fläche. Beide kommen getrennt zur Anlage. Schon sehr früh ist an ihnen der fünfstrahlige Bau des Seesterns zu erkennen. An der ambulacralen Fläche äussert er sich dadurch, dass in der Larvenhaut unmittelbar über den Radien der Wassergefässrosette fünf Falten entstehen, an der antiambulacralen Fläche aber lagern sich die Kalkstäbchen in Form eines Fünfecks entsprechend ab. Beiderseits ist mit der Ablagerung der cutisbildenden Mesenchymzellen zu Seiten des Magens zugleich eine Verdickung der Epidermis verbunden. — Das Verständniss dieser Vorgänge wird dadurch erschwert, dass die ambulacrale und antiambulacrale Fläche nicht parallel, sondern beinahe im rechten Winkel gegen einander geneigt sind. Zwischen beiden liegt der umfangreiche Magen. In der allerdings einem etwas früheren Stadium entsprechenden Fig. 209 sieht man die Wassergefässrosette (*H*) zum Theil verdeckt vom

Magen, während die Anlage der antiambulacralen Fläche diesem aufliegt. Die letztere entwickelt sich in der Weise weiter, dass sich aus den Kalkconcrementen eine Anzahl von Platten bildet (vgl. weiter unten), welche eine pentagonale Fläche darstellen. Indem diese sodann in fünf Fortsätze auswächst, wird die Rückenfläche der Arme des Seesterns angelegt. Auf ihr erscheinen warzenförmige Höcker, aus denen später die Stacheln hervorgehen.

Auf dieser Stufe kommt der Seestern, wenigstens in Bezug auf seine dorsale Aussenseite, der Gestaltung des ausgebildeten Thieres bereits nahe, und man sieht ihn der Larve anhängen, deren hinteres Ende er

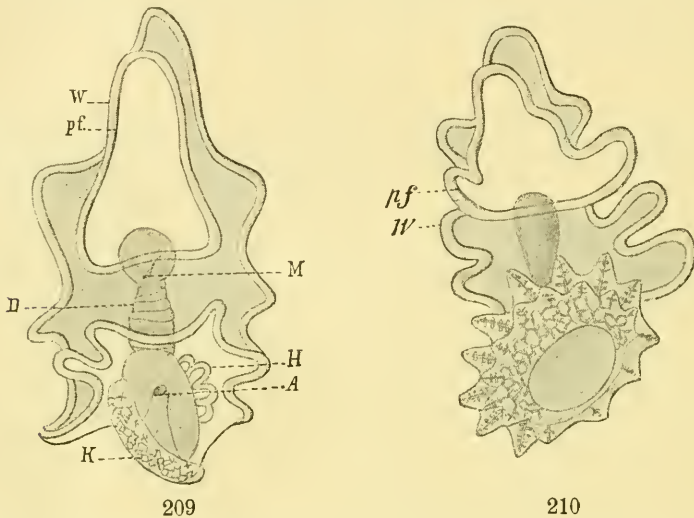


Fig. 209 u. 210. Bipinnarialarven mit der Anlage des Seesterns in verschiedenen Stadien (nach JOH. MÜLLER).

*A* After, *D* Darm, *H* Wassergefässrosette, *K* Kalkausscheidung, in der Anlage der antiambulacralen Fläche des Seesterns gelegen. *M* Mund, *pf* präorales Feld der Larve. *W* Wimperschmur.

ganz eingenommen hat (Fig. 210). Ihr vorderer Abschnitt ist noch recht wohl erhalten, doch beginnt nunmehr auch dessen Rückbildung. Er verkümmert allmählich, indem seine Substanz durch die als Phagocyten functionirenden Mesenchymzellen aufgenommen, intracellulär verdaut und wohl zur Verwendung beim Aufbau des neuen Körpers brauchbar gemacht wird (METSCHNIKOFF No. 40). Zugleich mit diesen Vorgängen verringert sich der Umfang des Magens; infolge dessen vermögen sich die beiden getrennt angelegten Flächen des Seesterns einander zu nähern. Sie decken sich und verwachsen schliesslich mit einander. Die vorher nicht geschlossene Wassergefässrosette umwächst den Oesophagus und ihre Radien verlängern sich zu den Ambulacralgefässen, die ihrerseits wieder die Füsschen aus sich hervorsprossen lassen. Diess geschieht auf die Weise, dass das distale Ende der Gefässanlage zu dem sog. Fühler des Armes wird, seitlich aber paarweise die Füsschen sich anlegen. Die jüngsten Füsschen finden sich immer neben dem Fühler, also an der Spitze des Armes, während die älteren nach dessen Basis zu gedrängt werden. Am Grunde des Fühlers tritt als eine Anhäufung rothen Pigments schon sehr früh das Auge auf.

An der antiambulacralen Fläche haben schon früher Ausscheidungen von Kalksalzen stattgefunden, welche anfangs feine Stäbchen bildeten und sich später zu netzförmig structurirten Platten vereinigten. Solcher Platten lassen sich bald 11 unterscheiden, eine central gelegene und (um sie im Kreise angeordnet) zwei Reihen alternirender Platten, die Anlagen der Radial- und Interradialplatten. Eine der ersteren, die anfangs links neben dem Rückenporus liegt, unwächst denselben später und wird dadurch zur Madreporenplatte (LUDWIG). Die Ambulacral- oder Wirbelstücke der Arme treten nach LUDWIG bereits sehr früh als fünf Paare von Kalkkörperchen am Grunde der fünf Hydrocölbuchten auf. Sie zeigen also schon jetzt die Lage, welche sie auch künftighin beibehalten, nämlich an der Aussenseite des späteren radiären Ambulacralgefäßes. Die übrigen Skeletstücke der Arme kommen erst später zur Anlage.

Es fragt sich jetzt, in welcher Weise der Larvendarm sich zu dem neugebildeten Seestern verhält. Die älteren Angaben lassen darüber Genaueres nicht erkennen, weshalb wir uns in Bezug hierauf an die neueren Untersuchungen von LUDWIG über *Asterina gibbosa* halten, einer Form, die sich allerdings weder aus einer *Bipinnaria*, noch aus einer *Brachiolaria* entwickelt (vgl. oben, pag. 280). Aber auch bei ihr legen sich die beiden Flächen des Seesterns getrennt an und vereinigen sich später in ähnlicher Weise, wie oben geschildert. Hieraus darf man vielleicht schliessen, dass auch die in Rede stehenden Vorgänge denjenigen bei den typischen Larven ähneln werden. Bei *Asterina* löst sich der Munddarm der Larve vom Magen ab und hängt als ein nach innen blindgeschlossenes Rudiment dem Larvenmunde an. Der Darm ist eine Zeit lang ohne jede Verbindung mit der Aussenwelt. Der definitive Mund des Seesterns wird sodann dadurch gebildet, dass eine Ausbuchtung des Magens gegen die Körperwand vorwächst und schliesslich nach aussen durchbricht. Der Magen selbst wird in den Seestern hinüber genommen. Er erhält später fünf Aussackungen, welche sich an ihrer Spitze gabeln, die Anlagen der fünf Paare von Blinddärmen. Schon früher als die Verbindung des Darmes mit dem Munde ist der After obliterirt, und erst nach Bildung der Mundöffnung entsteht der neue After. Er bricht am Rande der Centralplatte, zwischen dieser und einer Interradialplatte durch. Nach der Beobachtung von AGASSIZ sollte der Mund durch Verkürzung des langen Oesophagus zu Stande kommen und der After persistiren.

Von Interesse ist das Verhalten des Rückenporus und Steincanals, wie es LUDWIG von *Asterina* schildert. Bei dieser Form bildet sich nach der Trennung von Enterocöl und Hydrocöl an letzterem ein Canal, welcher, der Wassergefässrosette anhängend, in das Enterocöl einmündet und zwar ganz in der Nähe der Stelle, wo auch der Rückenporus mit dem Enterocöl in Verbindung steht. Dieser Canal ist der Steincanal, welcher sich erst später mit dem Rückenporus vereinigt. Also giebt es ein Stadium, in welchem der Steincanal vom Wassergefässring nicht direct nach aussen, sondern vielmehr in die Leibeshöhle führt. Diese steht dann erst ihrerseits durch den Porus mit der Aussenwelt in Verbindung. LUDWIG vergleicht diese Verhältnisse mit denen, welche er von den Crinoiden beschrieb (No. 30, 32). Bei ihnen dringt das Wasser durch die Kelchporen in die Leibeshöhle, um hier von den in der Mehrzahl vorhandenen und vom Wassergefässring in die Leibeshöhle herab hängenden Steincanälen aufgenommen und in den Wassergefässring geleitet zu werden. —

Die erste Anlage des Blutgefässsystems entsteht nach LUDWIG da, wo sich der Darm zur Bildung des Oesophagus ausbuchtet. In der zwischen Hydrocöl-, Enterocöl- und Darmwand gelegenen Mesenchymschicht bildet sich dort ein Spalt, welcher eine Auskleidung von sehr flachen Zellen aufweist. Diess ist die Anlage des ersten Blutgefässrings. Aehnlich entsteht als Spaltraum neben dem Steincanal das gewöhnlich als Centralgeflecht des Blutgefässsystems in Anspruch genommene Gebilde (vgl. hierzu unten: Allgemeines).

Das Nervensystem von *Asterina* legt sich in Gestalt eines epithelialen Ringwulstes an, welcher die Stelle der späteren Mundöffnung umgiebt. Seine Bildung ist gewiss eine ähnliche, wie wir sie vom Centralnervensystem der Holothurien kennen lernten.

Die Metamorphose der von der Bipinnarien- und Brachiolarienform abweichenden Seesternlarven, wie z. B. der *Asterina gibbosa* (Fig. 201 pag. 280) vollzieht sich ebenfalls, indem die Larvenorgane grösstentheils in den Seestern mit hinübergengenommen werden (LUDWIG). Nur Mund und After sind zu erneuern, und das Larvenorgan erleidet eine Rückbildung, indem es allmählich resorbirt wird. Der Seestern entsteht auch hier aus einer anfangs getrennten ambulacralen und antiambulacralen Anlage. — Der Entwicklung von *Asterina* scheint die des *Pteraster militaris* zu ähneln (KOREN und DANIELSSEN). Bei diesem Seestern tritt allerdings eine Art von Brutpflege auf. Am Rücken des Thieres wird ein Brutraum gebildet, indem sich über den Stacheln eine Haut ausspannt. Da hinein gelangen die Eier und entwickeln sich zu den Larven und jungen Seesternen.

#### Ophiuriden.

Obwohl die Larven der Ophiuriden und Asteriden in ihrer Gestaltung so verschieden sind, so zeigt doch ihre Metamorphose eine gewisse Uebereinstimmung. Auch bei der *Pluteus*larve legen sich die ambulacrale und antiambulacrale Fläche gesondert an und liefern erst durch ihre spätere Vereinigung den fertigen Stern (JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF). Im *Pluteus* liegt ventral vom Oesophagus die an der Rückenfläche der Larve nach aussen mündende fünfstrahlige Wassergefässrosette. An ihr äussert sich zunächst die beginnende Metamorphose, indem sich über ihren einzelnen Radien die Mesenchymschicht und die anliegende Larvenhaut verdickt. Damit ist die Anlage der ambulacralen Fläche des Sternes gegeben. Indem die fünf Radien der Rosette, welche die späteren Ambulacralgefässe darstellen, je zwei seitliche Ausstülpungen treiben, erhalten sie die Anlagen der ersten Füsschen, denen bald darauf ein zweites und drittes Paar folgt u. s. f. — Während sich diese Vorgänge an der ventralen Seite des *Pluteus* vollzogen, sind an seiner dorsalen Seite die ersten Andeutungen der antiambulacralen Fläche des Ophiuriden aufgetreten und zwar in Form von fünf Wucherungen der Larvenhaut. Sie sind in einer Linie angeordnet, so dass drei von ihnen auf dem grösseren und zwei auf dem kleineren Theile des Schirmes liegen. In ihnen treten die fünf Skeletstücke als Producte der Mesenchymzellen auf. Wenn auch jetzt die Haupttheile für die Bildung des Sterns angelegt sind, so muss doch noch eine totale Umlagerung erfolgen, um ihn entstehen zu lassen. Dieselbe beginnt damit, dass die bisher halbkreisförmige Wassergefässrosette sammt ihren Anhangsgebilden den Oesophagus umwächst, wodurch der Wassergefässring gebildet wird. Bei der Schliessung des Ringes sind natürlich die beiden vorher extremsten Gefässe neben einander zu liegen gekommen, und es ist zugleich die Form

des Sterns, zunächst an seiner ambulacralen Fläche, erreicht. Das ist jedoch auf der antiambulacralen Fläche noch nicht der Fall. Auch hier machen die (dorsalen) Hautwucherungen ansehnliche Lagenveränderungen durch; doch erst dann, wenn die Larvenanhänge zur Rückbildung kommen, gelangen die antiambulacralen Theile dazu, die ambulacralen zu decken und damit den Stern zu einem vollständigen zu machen. — Die inneren Theile der Larve, die vom Enterocöl gebildete Leibeshöhle, der Darm u. s. f. werden dabei in den definitiven Stern aufgenommen; der Mund soll persistiren, während der After schwindet. Beim Vollzug dieser Vorgänge, welche die Ausbildung der definitiven Form des Thieres zur Folge haben, geht das Kalkskelet des Pluteus zu Grunde. Die Stäbe brechen in Stücke; infolgedessen fallen die Arme zusammen und Skelet sammt Larvenkörper scheint schliesslich vom jungen Schlangensterne resorbirt zu werden.

Wie die Arme der Seesterne wachsen auch die der Ophiuren an der Spitze, mit Ausnahme der Terminalstücke, welche den in der dorsalen Fläche zuerst angelegten Skeletstücken entsprechen. Zwischen ihnen und den benachbarten schieben sich also die neuen Stücke ein. Die Skelettheile folgen dabei einem ganz ähnlichen Gesetz wie die Füsschen, deren Neubildung immer zwischen dem (endständigen) Fühler und dem nächst stehenden Paar vor sich geht. Von Interesse ist die Entstehung der Armwirbel, die sich nach LUDWIG (No. 34) aus zwei zu beiden Seiten der Medianlinie gelegenen Kalkplättchen zusammenlöthen.

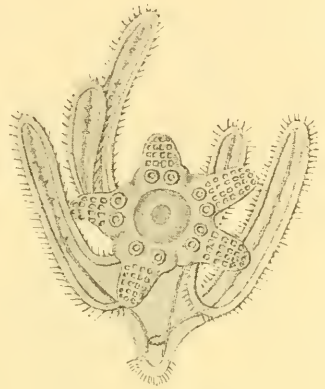


Fig. 211. Pluteuslarve mit der Anlage des Ophiuriden (nach Joh. Müller).

Die Stäbe des Larvenskelets erscheinen dunkel.

### Echiniden.

Nach der Darstellung METSCHNIKOFF's (No. 37) besteht insofern ein gewisser Unterschied zwischen der Metamorphose der Echiniden und derjenigen der übrigen Echinodermen, als sich hier eine Einstülpung der Larvenhaut bildet, an deren Grunde die erste Anlage des Seeigelkörpers auftritt. So kommt es, dass diese erste Anlage nicht frei zu Tage liegt, sondern ähnlich wie durch ein Amnion von einer Falte der Larvenhaut überdeckt wird. Da aber auch hier die Larvenhaut direct in die Haut des Seeigels übergeht, scheint uns darin kein bedeutender Unterschied zu liegen.

Die Umbildungsvorgänge des Pluteus in den Seeigel sind folgende. Im Innern des mit vier Armen versehenen Pluteus von *Strongylocentrotus lividus* finden wir ungefähr die Verhältnisse, wie sie bei der Bildung des Enterocöls und Hydrocöls besprochen wurden. Rechts und links vom Magen liegen die Enterocölsäcke; das Hydrocöl lagert sich über den linken derselben und hat die Form einer Retorte; deren Stiel am Rücken der Larve nach aussen mündet (ähnlich in Fig. 212 u. 213 von einem Spatangiden, doch liegen bei diesen Formen die Verhältnisse etwas anders, wie weiter unten zu erwähnen sein wird). Später, wenn der Pluteus sechsarmig geworden ist, bildet sich über dem Hydrocöl eine Einstülpung der äusseren Haut (Fig. 212). Dieselbe geht

hervor aus einer Verdickung der Epidermis, welche sich allmählich ein-senkt und mit ihrem Boden schliesslich das Hydrocöl berührt<sup>1)</sup>. Der verdickte, scheibenförmige Grund der Hauteinstülpung ist die erste Anlage der Unterfläche des Seeigelkörpers (von JOH. MÜLLER als „Seeigel-scheibe“ bezeichnet). Ueber sie legen sich die weit schwächeren Seiten-theile der Einstülpung als ein amnionartiger Ueberzug (Fig. 213). Die

212

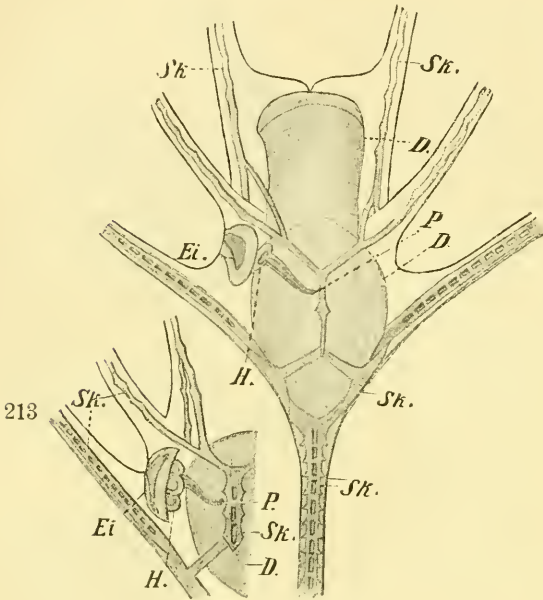


Fig. 212 und 213.

Theile eines Spatangiden-pluteus (nach METSCHNIKOFF).

*D* Darm, *Ei* Einstülpung der Larvenhaut, welche in der Fig. 213 das Hydrocöl (*H*) überdeckt. Das letztere öffnet sich durch den Rückenporus nach aussen.

*H* Hydrocöl, *P* Rückenporus, *Sk* Larvenskelet.

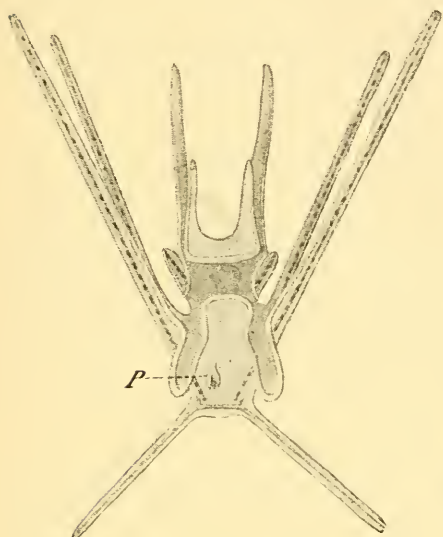
Einstülpungsöffnung hat sich verengert, bleibt aber erhalten, während bei den Spatangiden später andere Verhältnisse eintreten (vgl. weiter unten). — Das Hydrocöl wächst jetzt in fünf Fortsätze aus, und das Gleiche thut die Seeigelscheibe, indem sie einen Hautüberzug über jeden der Fortsätze bildet. Dadurch sind die ersten fünf Füsschen des Seeigels entstanden. Dieselben ragen in die Höhle der Einstülpung, sie fast ganz erfüllen.

Während der geschilderten Veränderung im Bereich der Seeigelscheibe macht sich auch die erste Andeutung der Rückenfläche des künftigen Seeigels bemerkbar. Am Schirm des Pluteus, auf seiner Rückenfläche sowohl, wie auf dem analen Feld entsteht je eine rundliche Hautwarze. Beide nehmen bald eine dreilappige Form an und geben sich als die beiden ersten Pedicellarien des Seeigels zu erkennen. Die Figur 214 zeigt dieses Verhalten von einem anderen Seeigel (*Arbacia*

<sup>1)</sup> Abbildungen, welche FEWKES (No. 13) von Entwicklungsstadien des *Echinarachnius parma* giebt, dürften die Darstellung METSCHNIKOFF's bestätigen, obwohl sich diess aus dem Text der Arbeit nicht entnehmen lässt. Desgleichen scheint uns aus den Abbildungen von COLTON und GARMAN (No. 11) hervorzugehen, dass die Metamorphose von *Arbacia* eine ähnliche ist, wie sie von METSCHNIKOFF für *Echiniden* und Spatangiden geschildert wird. Am Pluteus erscheint eine Höhle, in welcher die zuerst gebildeten Füsschen sichtbar werden. Die letztere Arbeit war uns leider nicht zugänglich und ist uns nur aus der Darstellung von BROOKS bekannt (Handbook of Invertebrate Zoology, Boston 1882).

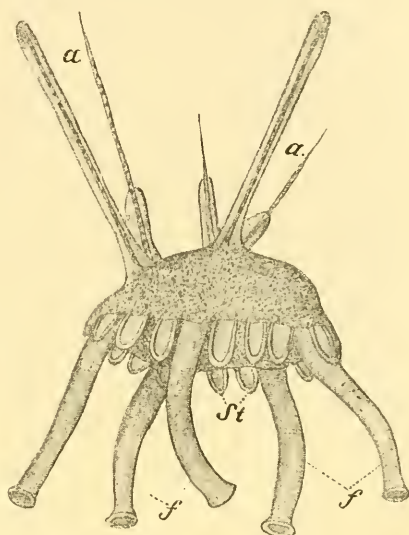


pustulosa). — Bei fortschreitender Entwicklung nimmt die Scheibe immer mehr an Umfang zu, und dabei erweitert sich auch die Einstülpungsöffnung wieder. Durch die letztere werden die contractilen Füsschen schliesslich nach aussen vorgestreckt, und man sieht sie nun-



**Fig. 214.** Pluteuslarve von *Arbacia pustulosa* (nach JOH. MÜLLER). Die Skeletstäbe sind dunkel gehalten.

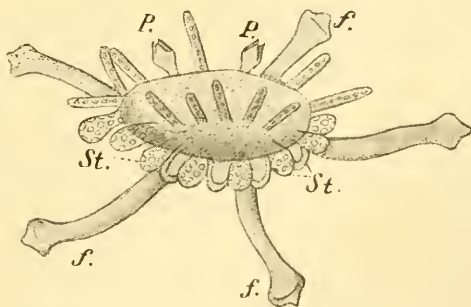
*P* Pedicellarie.



**Fig. 215.** Junger Seeigel (*Arbacia punctulata*) mit anhängenden Theilen der Pluteuslarve (nach COLTON u. GARMAN aus BROOKS' Handbuch).

*a* Mehr oder weniger rückgebildete Arme des Pluteus, *f* Füsschen, *St* Stacheln.

mehr tastende Bewegungen ausführen. Zu dieser Zeit beginnt das Larvenskelet zu zerfallen, und die Pluteus-Arme werden infolgedessen zurückgebildet (Fig. 215). Der Körper nimmt dadurch ungefähr die Form einer Halbkugel an, mit der Scheibe als Basis. Immer mehr hat sich der Umfang der Scheibe vergrössert, und entsprechend wurde auch die Oeffnung der Einstülpung erweitert. Die Amnion-ähnliche Hülle verstreicht aber dabei allmählich, und schliesslich bildet sie nur noch eine Ringfalte, welche den Umfang der Scheibe umgiebt und am Ende verschwindet. So scheint auch das „Amnion“ direct in die Haut des Seeigels überzugehen, und zwar dürfte es denjenigen Theil der Haut liefern, welcher die sohlenartige Bauchfläche mit dem gewölbten Rücken verbindet. Fig. 215 stellt einen jungen Seeigel dar, welcher ausser den Füsschen noch



**Fig. 216.** Junger Seeigel (*Arbacia pustulosa*) mit anhängenden rückgebildeten Pluteusarmen (nach JOH. MÜLLER).

*f* Füsschen, *P* Pedicellarien, *St* Stacheln.

einige der Pluteusarme besitzt. Bei ihm werden die Füsschen bereits als Locomotionsorgane verwendet. In der Figur 216 sieht man an dem jungen Seeigel neben den Pedicellarien bereits Stacheln auftreten. Dieselben entstehen als Ausstülpungen der Haut, in denen sich netzförmig structurirte Kalkstäbe ablagern. Von den Platten der Schale erscheint zuerst am Rücken die central gelegene, welche von dem After durchbohrt wird. Um sie lagern sich dann weitere Platten ab und zwar in einer Spirallinie, d. h. so, dass die neu entstehenden Platten die älteren vom analen Pol wegdrängen, indem sie sich zwischen diesen und die älteren Platten einschieben (AGASSIZ).

Die inneren Larvenorgane gehen in den Seeigel über, doch soll sich ein neuer Oesophagus bilden, welcher nicht von der Wassergefässrosette auswachsen wird, sondern durch den hier bereits vorher gebildeten Wassergefässring hindurchwächst (BURY), also ein etwas abweichendes Verhalten von dem, welches wir in anderen Gruppen bei der Bildung des Wassergefässrings bemerkten. Erhalten bleibt der Rückenporus und seine Verbindung mit dem Wassergefässring durch den Steincanal. Das Auswachsen der Wassergefässrosette zu den Ambulacralstämmen dürfte nach A. AGASSIZ auf ähnliche Weise vor sich gehen wie bei den Seesternen, indem sich zwischen dem unpaaren endständigen Füsschen und dem nächststehenden Paar immer neue Füsschen einschieben. —

Bei der Umwandlung des Spatangiden pluteus in den Seeigel soll sich nach METSCHNIKOFF die Einstülpung schliessen. An deren Grunde tritt dann die erste Anlage des Seeigels auf. Ausserdem soll das „Amnion“ von der Larvenhaut abgelöst werden. Beim Vorstrecken der Füsschen nach aussen müsste also hier sowohl das Amnion, wie ein Theil der Larvenhaut durchbrochen werden.

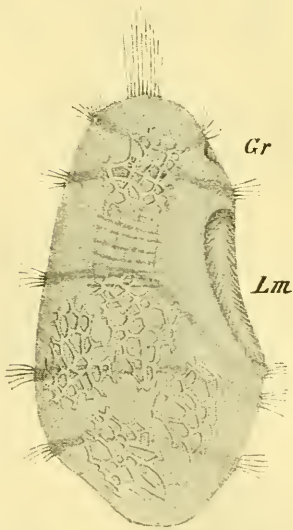


Fig. 217. Larve von *Antedon rosacea*, mit Wimperreifen und Wimperschopf, sowie mit den Anlagen der Skeletplatten im Innern.

*Gr* Grübchen, mit dem sich die Larve festsetzt, *Lm* der sog. Larvenmund.

### Crinoiden.

Wir verlassen die Larve von *Antedon rosacea* in einem Stadium, in dem sie eine ungefähr eiförmige Gestalt mit leichter Krümmung gegen die ventrale Seite zeigte. Die weitere Entwicklung ist dadurch charakterisirt, dass die Larve ihr freies Leben aufgibt und zu einer gestielten festsitzenden Form auswächst. Sie durchläuft also ein Stadium, in welchem sie einem gestielten Crinoiden gleicht. Man bezeichnet dasselbe als Pentacrinoïdstadium. Spuren dieses Stadiums sind schon in der frei schwimmenden Larve durch die Anlagen des Skelets gegeben, welche im Mesenchymgewebe der Larve auftreten. Sie erscheinen zuerst als kleine Körnchen, die sich aber bald vergrössern, zu Drei- und Vierstrahlern und schliesslich zu ge-

gitterten Platten werden (Fig. 217). Es lassen sich zwei Reihen von je fünf Platten unterscheiden, die den Kelch repräsentirenden *Oralia* und *Basalia*, sowie ein unter diesen gelegenes Stück, die spätere

Terminalplatte des Stieles (Fig. 217 sowie 221 (222 pag. 299)). Sie ist nach Bury diejenige Platte des Skelets, welche zuerst und zwar tief im Inneren des Larvenkörpers auftritt. Indem zwischen ihr und den Basalia neue Glieder eingeschoben werden (die Stielglieder), rückt sie immer weiter nach unten. Die Stielglieder nehmen ihre Entstehung an der Kelchbasis; die jüngsten liegen also dieser, die ältesten dagegen der Terminalplatte an. Sie stellen anfangs ringförmig gestaltete Platten dar, ändern aber ihre Gestalt bald und werden zu dicken Gliedern, indem sich beiderseits an ihre Flächen stabförmige Kalkconcremente anlagern.

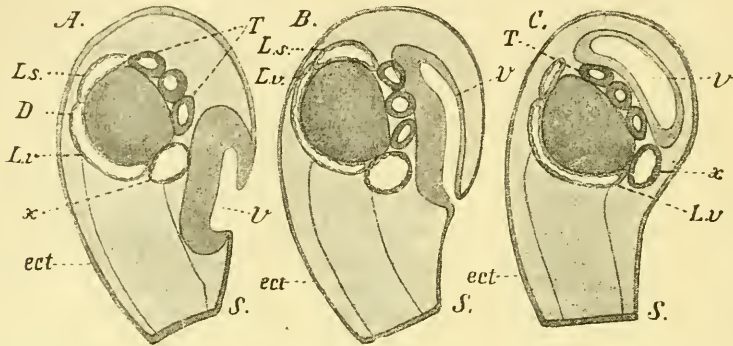
Zwischen den obersten Stielgliedern und den Basalia liegt ein grösseres Skeletstück, welches man als Centrodorsalplatte bezeichnet hat (Fig. 223 *cd* pag. 300). Sie bildet die wichtige Grundlage der Basalplatte des Kelches. Nach Bury entsteht sie durch Vereinigung mehrerer Skeletstücke. Unterhalb der Basalia treten nämlich drei Subbasalplatten auf, welche später mit einander zu einem fünfzackigen Stern verschmelzen und sich am Ende mit dem obersten Stammglied zur Centrodorsalplatte vereinigen. Dieses Verhalten ist deshalb von Wichtigkeit, weil gewisse fossile Crinoiden (*Ichthyocrinidae*) ebenfalls drei Subbasalplatten in der gleichen Anordnung besitzen.

Die Plattenreihen des Kelches sind zuerst nicht in einem geschlossenen Ringe, sondern in Form eines Hufeisens angeordnet, dessen offene Seite der Lage des „Larvenmundes“ entspricht.

Ehe die Larve die besprochene Ausbildung des Skelets erreicht, hat sie ihr freies Leben bereits aufgegeben. Nach etwa zwölfstündigem Umherschwärmen setzt sie sich mit Hilfe des vor dem „Mund“ gelegenen Grübchens fest (Fig. 217), welches sich dabei rasch zu einer Haftscheibe verbreitert. In diesem Stadium des Festheftens liegt die Larve mit ihrer ganzen Ventralfläche der Unterlage an. Anfangs ist sie noch im Besitz ihrer typischen Bewimperung, verliert dieselbe aber bald. Zugleich ändert sich ihre Gestalt, indem das Vorderende, mit welchem sich die Larve festsetzte und welches später zum Stil auswächst, verschmälert und das entgegengesetzte Ende breiter wird. Die keulenförmig gestaltete Larve hebt sich nun von ihrer Unterlage ab, mit welcher nur das schmale Ende vereinigt bleibt. Dementsprechend bezeichnen wir jetzt den kolbigen, zum Kelch werdenden Abschnitt als oberen, den verschmälerten als unteren Theil der Larve (Fig. 218).

Die wichtigste Veränderung, welche sich nach dieser Umbildung ihrer äusseren Gestalt an der Larve vollzieht, betrifft ihre Ventralfläche. Die dort befindliche weite Grube, die man als Larvenmund bezeichnet, gleicht sich während des Festsetzens der Larve aus, aber an der nämlichen Stelle, wo sie lag, entsteht nummehr eine abermalige Einstülpung des Ectoderms, welche tiefer ist als jene verstrichene. Wie schon im Bezirk des „Larvenmundes“ erweist sich auch hier das Ectoderm sehr stark verdickt (Fig. 218 *A*). Die Einstülpung tritt bald in nähere Beziehungen zu den inneren Organen, indem ihr oberer Rand sich gegen den oberen Pol der Larve ausdehnt und dadurch der Boden der Grube über die inneren Organe zu liegen kommt (Fig. 218 *B*). Zugleich verengert sich die Einstülpungsöffnung, schliesst sich endlich ganz und löst sich ab. Damit kommt der eingestülpte Theil des Ectoderms als geschlossener Sack ins Innere zu liegen, und indem er noch mehr der schon anfangs hervortretenden Tendenz folgt, rückt er ganz an das obere Ende der Larve (Fig. 218 *C*). Dieser Sack verändert sich später in der Weise, dass sein Boden die Ausstülpungen des Wassergefässsystems (Tentakelgefässe) überdeckt und seine

Decke sich mit dem Mesenchym und der äusseren Ectodermllamelle zum Dach des Vestibulums vereinigt (Fig. 219 u. 220), jenes Vorraums, an dessen Grunde späterhin die Mundöffnung entsteht und dessen Dach

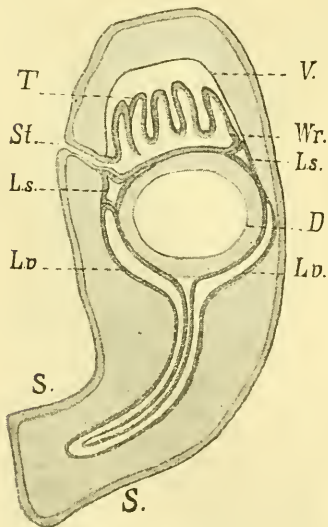


**Fig. 218.** A—C Frühe Entwicklungsstadien der festsitzenden Larve von *Antedon rosacea* (nach J. BARROIS).

Bildung des Vestibulums (*V*) durch Einstülpung des Ectoderms (*ect*).

*D* Darm, *L. s.* subambulacrale, *L. v.* viscerales Leibeshöhle, *S* Stiel der Larve, *T* Tentakelgefässe, *x* Steincanal (?).

schwindet, um dadurch die Tentakel frei werden zu lassen. Vor Eintritt dieser Vorgänge, welche die Larve schon ihrer definitiven Gestaltung näher führen, vollziehen sich aber wichtige Umbildungen an den inneren Organen.



**Fig. 219.** Längsschnitt einer *Antedon*larve (nach einigen Figuren von PERRIER).

*D* Darm, *L. s.* subambulacraler *L. v.* visceraler Theil der Leibeshöhle, *S* Stiel der Larve, *St* Steincanal, *T* Tentakel, *V* Vestibulum, *Wr* Wassergefässring, von dem die Tentakelgefässe und der Steincanal (*St*) ausgehen.

Wie die *Antedon*larve mit ihren fünf Wimperringen an die Tonnenform der *Holothurien*larve erinnert, so zeigt auch die Bildung des Vestibulums und die Ueberkleidung der Tentakelanlagen durch dessen Boden eine gewisse Uebereinstimmung mit der Bildung des Vorraums, in welchem bei der *Holothurien*larve die Tentakel gelegen sind (vgl. pag. 284). Hier wie dort ist es eine Einsenkung des Ectoderms, welche den Vorraum bildet und die äussere Bekleidung der Tentakelgefässe liefert. In beiden Fällen vollzieht sich der Vorgang in der Gegend des Mundes, der allerdings eine differente Lage in Bezug auf die Wimperringe zeigt.

Die inneren Organe verliessen wir auf einer Entwicklungsstufe, auf welcher neben dem sackförmigen Darm die beiden *Enterocölien* und das *Hydrocöl* vorhanden waren. Das letztere, welches anfangs ventral vom Darm gelegen ist, rückt mit der Umgestaltung der Larve zur *Pentacrinoid*form über den Darmsack (Fig. 218 u. 219), wächst in Hufeisenform aus, und seine beiden Schenkel

vereinigen sich schliesslich zu einem Ringe. Zugleich bilden sich nach oben fünf Ausstülpungen, die ersten fünf Tentakelgefässe, welche von der ectodermalen Zellschicht überlagert werden, die den Boden des Vestibulums bildet (Fig. 218 C u. 219). Der Fortsatz, welcher schon an der ersten Anlage des Hydrocöls zu erkennen war, hat sich unterdessen bis an die äussere Körperwand verlängert und ist mit ihr verschmolzen (Fig. 219). So wird der Steincanal gebildet (BARROIS). Wie bei den übrigen Echinodermen ist also auch bei den Crinoiden, wenigstens in ihrer Jugend, eine Communication des Wassergefässsystems mit der Aussenwelt vorhanden, was durch PERRIER festgestellt und durch BARROIS bestätigt wurde.

Bekanntlich finden sich bei den ausgebildeten Crinoiden eine grössere Anzahl von Steincanälen, welche in die Leibeshöhle hinabhängen. Schon LUDWIG (No. 32) wies nach, dass im Pentacrinoidstadium der Antedonlarve zuerst nur ein Steincanal vorhanden ist; aber er glaubte, dass dieser auch hier vom Wassergefässring ausgehend, frei in der Leibeshöhle endigte, um in ihr das Wasser aufzunehmen, welches durch einen Porus der Körperwand hineingelangt ist. Diese Auffassung entspricht ungefähr derjenigen, wie sie auch entwicklungsgeschichtlich durch BURY vertreten wird. Nach ihm ist jener von BARROIS als Steincanal angesprochene Fortsatz der Hydrocöl-anlage vielmehr ein dritter Cölomsack. Dieser erweitert sich und setzt sich durch einen Fortsatz (Parietalcanal) in Verbindung mit der Körperwand, um sich durch den Wassergefässporus nach aussen zu öffnen. Erst secundär verbindet sich dann das Hydrocöl durch einen Steincanal mit diesem Theil der Leibeshöhle. Die Darstellung dieser Verhältnisse deckt sich mit der von LUDWIG für *Asterina* gegebenen, bei welchem Seestern ebenfalls der Steincanal in das Enterocöl mündet und erst durch dieses mit dem Rückenporus verbunden ist (vgl. oben pag. 289). — Nach PERRIER entspricht der von LUDWIG beschriebene Porus, welcher auf einer der Oralplatten liegt, der äusseren Mündung des Steincanals. Von dem Porus soll sich der Steincanal bei der Präparation leicht ablösen und dann vom Wassergefässring frei in die Leibeshöhle hinabhängen.

In späteren Stadien der Larve bilden sich als Ausstülpungen des Wassergefässrings und des ihn überkleidenden Peritoneums noch mehrere Canäle. Sie wachsen gegen die Leibeswand vor und setzen sich mit ihr in Verbindung. Zur Zeit, da sich die Larve ablöst, sind 5 solcher Canäle vorhanden, die alle mit der Aussenwelt communiciren. Weiterhin soll aber die Bildung der Ausstülpungen und der Kelchporen nicht mehr Hand in Hand gehen, so dass sich die ersteren unabhängig von den letzteren vermehren können und umgekehrt. Dadurch würde dann also ein Verhältniss zu Stande kommen, wie es von LUDWIG beschrieben wurde: Kelchporen, die ins Innere führen, und freie, in die Leibeshöhle mündende Anhänge des Wassergefässrings. — Der zuerst entstandene Canal erreicht eine besondere Ausbildung, und nur ihn betrachtet PERRIER als dem Steincanal der übrigen Echinodermen homolog, während die später gebildeten secundärer Natur sind.

Complicirt gestalten sich die Leibeshöhlenverhältnisse der Antedonlarve. Anfangs links und rechts vom Darm gelegen, ordnen sich die beiden Cölomsäcke später, wenn die Larve in das Pentacrinoidstadium übergeht über und unter dem Darm an (Fig. 218 u. 219). Als subambulacralen und visceralen Theil bezeichnet PERRIER die beiden Abschnitte der Leibeshöhle. Wo beide zusammenstossen, entsteht ein den Körper durchquerendes Mesenterium (Fig. 219 u. 220). Ausserdem werden nach BURY zwei longitudinale Mesenterien dadurch gebildet, dass die beiden Cölomsäcke (auf

dem Querschnitt) ungefähr hufeisenförmig gestaltet sind und die beiden Schenkel jedes Sackes gegen einander vorwachsen. Sie stossen je in einem längsgerichteten Mesenterium zusammen, von denen das dem oberen Enterocöl angehörige im analen und dasjenige des unteren (visceralen) Enterocöls im vorhergehenden Radius gelegen ist (dem Verlauf des Darmes nach gerechnet). — Indem sich die Cölomsäcke erweitern, legen sie sich dem Darm und Wassergefässring als splanchnisches, dem Mesenchymgewebe der Körperwand als somatisches Blatt an. Die aborale Leibeshöhle sendet, wie schon durch GOETTE gezeigt wurde, einen Fortsatz in den verschmälerten unteren Theil des Larvenkörpers (Fig. 220). Nach PERRIER besteht dieser Fortsatz aus beiden Blättern des Mesoderms (Fig. 219), und es bestätigt sich die Vermuthung GOETTE's, dass aus diesem hinteren Fortsatz der Leibeshöhle das gekammerte Organ hervorgeht, welches beim ausgebildeten Thier als wichtiger Theil des Blutgefässsystems innerhalb der Centrodorsalplatte gelegen ist. Wir haben weiter unten noch auf diesen Theil der Leibeshöhle und seine Derivate zurückzukommen.

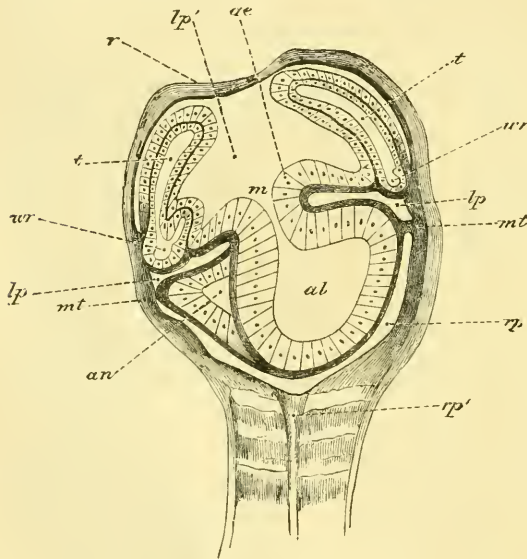
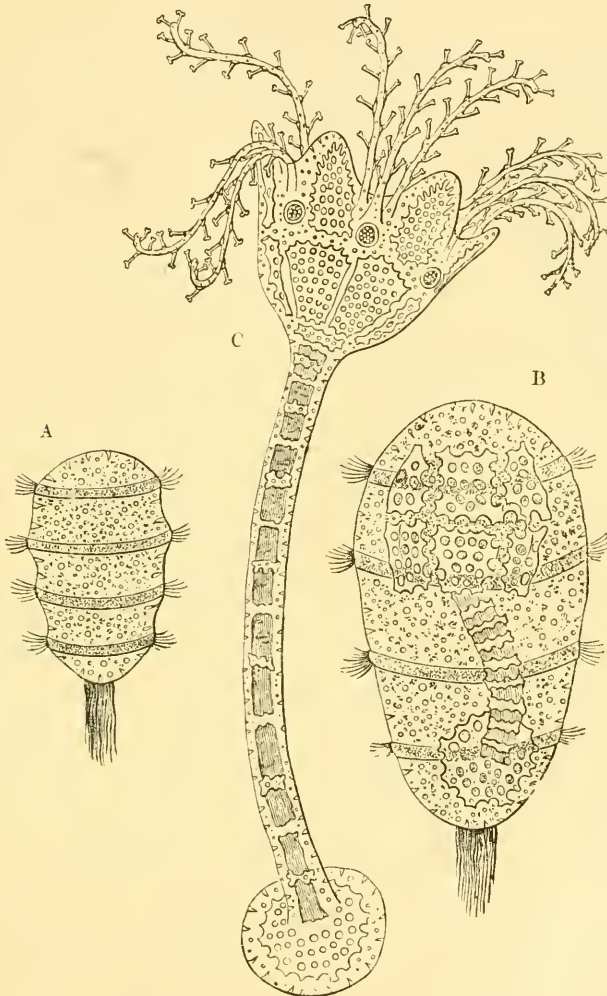


Fig. 220. Längsschnitt durch den Kelch einer Antedonlarve, deren Vestibulum noch geschlossen ist (nach GOETTE aus BALFOUR's Handbuch).

ae Einsenkung des vestibularen Epithels zur Bildung des Mundes (*m*), *al* Darmcanal, *an* Gegend des Afters, *lp* subambulacrale Leibeshöhle, *lp'* Vestibulum, *m* Mund, *mt* transversales Mesenterium, *r* Decke des Vestibulums, *rp* visceraler Theil der Leibeshöhle und deren Fortsetzung (*rp'*) in den Stiel der Larve, *t* Tentakel, *wr* Wassergefässring.

Ein völlig klarer Einblick in die offenbar schwer zu verfolgenden Gestaltungsverhältnisse der Leibeshöhle ist aus den Angaben der Autoren (GOETTE, PERRIER, BARROIS, BURY) nicht zu gewinnen, da sie nicht übereinstimmen. Die älteren Angaben von GOETTE, nach denen die Leibeshöhle auch bei der Bildung des Vestibulums betheilig ist, erscheinen nach der Darstellung, welche BARROIS und BURY von diesem Vorgang geben, in anderem Lichte. Danach ist die Auskleidung des Vestibulums nicht mesodermaler, sondern ectodermaler Natur. — Das Eindringen eines Enterocöldivertikels in den Stiel, wie es GOETTE, PERRIER und BURY beobachteten, wird von BARROIS in Abrede gestellt. Nach ihm entstehen jene axialen Gebilde vielmehr durch Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen. Dagegen dringt nach BARROIS ein Fortsatz der subambulacralen Leibeshöhle axial gegen den Stiel vor. — Dass nach BURY ausser dem rechten und linken noch ein dritter Leibeshöhlenabschnitt zur Anlage kommt, wurde bereits bei Betrachtung des Hydrocöls erwähnt (vgl. pag. 274).

Den Darmcanal der Antedonlarve lernten wir bisher nur als einen allseits geschlossenen Sack kennen. Erst indem sich am Boden des Vestibulums, inmitten des Wassergefäßringes eine Einsenkung bildet und mit dem Darm verschmilzt, entsteht der Mund und Oesophagus (Fig. 220 *m*). Der Darm öffnet sich also noch nicht frei nach aussen, sondern in das



**Fig. 221 (u. 222).** Pentacrinooidlarve (*C*) und schwärmende Larven (*A* u. *B*) von *Antedon* (nach THOMSON aus BALFOUR'S Handbuch).

An den Schwärmlarven, die so aufgestellt sind, wie sie sich später festsetzen, fehlt der vorderste von BURY beschriebene Wimperring (vgl. Fig. 217 pag. 294).

Vestibulum. Sein Inneres erscheint um diese Zeit nicht leer, sondern ausgefüllt mit Zellen (BURY) oder mit einer Art von Nährdotter (BARROIS). Um den Darm zu bilden, verlängert sich die Entodermmasse nach hinten und windet sich spiralg um den axialen Theil der Leibeshöhle. Im

transversalen Mesenterium rückt sein Ende dann bis (etwa in die Höhe des oberen Randes der Basalplatten) an die Leibeswand vor (Fig. 220), um hier mit ihr zu verschmelzen und später nach aussen durchzubrechen. Der After kommt in die Nähe des Wassergefäßporus zu liegen. Nachträglich wird er an seinen definitiven Lagerungsort an der ventralen Kelchfläche verschoben. Zum Blastoporus, wie bei den übrigen Echinodermen, scheint der After keine directen Beziehungen zu haben.

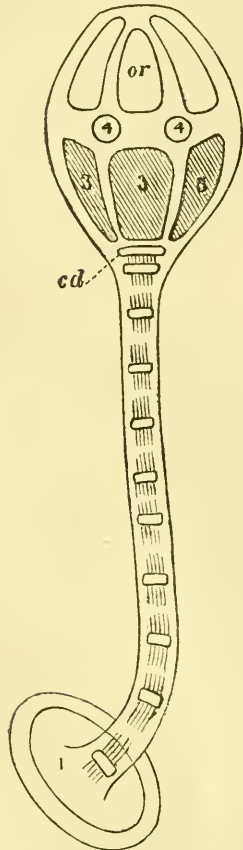


Fig. 223. Schema einer Pentacrinoïd-Larve von *Antedon rosacea* (nach THOMSON aus BALFOUR'S Handbuch).

cd Centrodorsalplatte, or Oralia, 4 Radialia, 3 Basalia, 1 Terminalplatte.

Nach Betrachtung der inneren Entwicklungsvorgänge wenden wir uns wieder der äusseren Form der Larve zu, die sich unterdessen wesentlich verändert hat. Diese Veränderungen sind zum Theil mit durch die Umgestaltung des Hydrocöls bedingt. Von den fünf primären Tentakeln, welche wir bereits als Ausstülpungen des Wassergefäßringes kennen lernten, spaltet sich jeder in drei, so dass man jetzt 15 Tentakel erkennt, deren Zahl sich bald auf 25 in fünf radiäre Gruppen geordneter Tentakel vermehrt, indem zu jeder der fünf Gruppen zwei neue Tentakelknospen hinzukommen. Die Tentakel ragen in das Vestibulum (Fig. 219 *T* u. 220 *t*), dessen Decke zwischen den oberen Rändern der Oralia ausgespannt ist. Diese Decke ist anfangs dick, wird aber immer dünner (Fig. 220 *r*), um schliesslich ganz zu schwinden. Das allmähliche Schwinden der Decke ist zum Theil eine Folge des Wachstums, zum Theil wird es durch histolytische Vorgänge hervorgerufen. Solche sind nach BURY auch an dem übrigen Larvenkörper zu erkennen und bedingen ein Schwinden der histologischen Differenzirung. Wahrscheinlich treten dabei wandernde Mesenchymzellen als Phagocyten auf.

Nach dem Schwinden des Daches am Vestibulum ragen die Tentakel, an welchen später Papillen hervorsprossen, frei nach aussen (Fig. 221 *C*). Der untere Theil der Larve hat sich zum Stiel ausgezogen, und sie sitzt jetzt mit der Terminalplatte auf ihrer Unterlage. Am oberen Theil des Kelches sprossen als fünf Vorsprünge die Anlagen der Arme hervor (Fig. 221 *C*). Ihre Spitze spaltet sich bald in zwei Aeste, entsprechend der definitiven Gabelung der Arme. Je einer der radiären Tentakel, der sich ebenfalls gespalten hat, verbindet sich mit der Armanlage. Von derselben umgeben, wächst er zugleich mit ihr aus und wird zum Ambulacralcanal des Armes. Durch seitliche Sprossung lässt er die Tentakel des Armes aus sich hervorgehen. Der

zuerst gebildete Tentakel bleibt immer an der Spitze der Arme liegen; an seiner Basis entstehen die neuen Tentakel in Gruppen von je drei. Die Bildungsweise der Tentakel ist also eine ähnliche, wie wir sie für die Ambulacral-Füßchen der übrigen Echinodermen kennen gelernt haben. — Die Entwicklung der Pinnulae an den Armen vollzieht sich vermöge einer



Gabelung der letzteren, die abwechselnd nach rechts und links stattfindet (W. CARPENTER, PERRIER). Dadurch erklärt sich die alternirende Stellung der Pinnulae.

Wichtige Veränderungen haben sich am Skelet der Larve vollzogen. Zwischen den Basal- und Oralplatten, mit den letzteren alternirend, sind fünf neue Skeletstücke, die Radialia, aufgetreten (Fig. 223, 4), welche sich später bedeutend vergrössern und zur Stütze der Arme dienen. (Fig. 224 *r<sub>I</sub>—r<sub>III</sub>*) Durch das starke Wachstum der Radialstücke, zu deren jedem zwei weitere Platten hinzukommen, werden die Oralplatten auf die Mundfläche gedrängt, wo sie schliesslich der Resorption verfallen. Bei anderen Crinoiden (*Rhizocrinus* z. B.) sollen dagegen die Oralien zeitlebens erhalten bleiben. — Eine weitere Veränderung ist am Grunde des Kelches vor sich gegangen, indem die Centrodorsalplatte allmählich die Basalia und die unteren Radialia überwachsen hat, so dass von

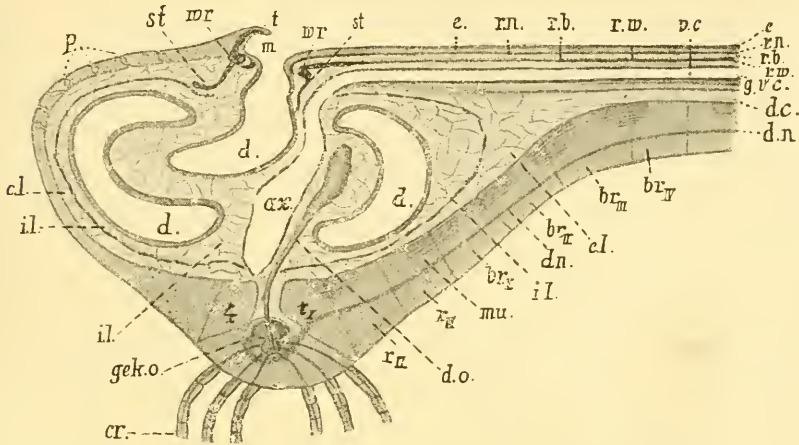


Fig. 224. Verticaler Axialschnitt durch die Scheibe und die Ansatzstelle eines Armes von *Antedon rosacea* (links ein Interradius, rechts einer der Radien getroffen); (mit kleinen Aenderungen nach H. LUDWIG).

*ax* axiale Leibeshöhle, *br<sub>I</sub>*, *br<sub>II</sub>*, *br<sub>III</sub>*, *br<sub>IV</sub>* Brachialia (Skeletstücke), *c. l.* circumviscerale Leibeshöhle, *cr* Cirren, *d* Darm, *d. c.* dorsaler Canal des Armes, *d. n.* dorsaler Nerv, *d. o.* Dorsalorgan, *e* Epithel der Ambulacralrinne, *g* Genitalcanal, *gek. o.* gekammertes Organ, *i. l.* interviscerale Leibeshöhle, *m* Mundöffnung, *mu* Muskulatur des Armes, *p* Poren des Kelches, *r<sub>I</sub>*, *r<sub>II</sub>*, *r<sub>III</sub>* Radialia (Skeletstücke), *r. b.* radiäres Blutgefäss, *r. n.* radiärer (ventraler) Nerv, *r. w.* radiäres Wassergefäss, *st* Steincanäle, *t* Tentakel, *v. c.* ventraler Canal des Armes, *wr*. Wassergetässring, davon ausgehend die Steincanäle (*st*).

den Hauptstücken des ursprünglichen Kelches nichts mehr sichtbar bleibt. Die Basalia sind zu einem unpaaren Stück, der sog. Rosette, verschmolzen. Auch der Stiel des Pentacrinoidstadiums wird jetzt zurückgebildet. Dafür entwickeln sich von der Centrodorsalplatte aus (nach PERRIER als Ausstülpungen des gekammerten Organs) zuerst fünf, später noch mehr Cirren, mittelst deren sich der junge Haarstern festsetzt (Fig. 224 *cr*).

Es bleiben uns noch einige innere Entwicklungsvorgänge zu betrachten, wobei wir uns allerdings auf die Anlage der Hauptorgansysteme beschränken müssen.

Die Leibeshöhle der jungen Larve sahen wir aus zwei getrennten Räumen, nämlich aus der subambulacralen und visceralen Leibeshöhle bestehen (Fig. 219 u. 220 *L. s. u. L. v.*). Diese beiden Räume setzen sich bei der

Bildung der Arme in letztere fort und lassen den ventralen und dorsalen Canal derselben entstehen (PERRIER). Die Trennung der Leibeshöhle in die ursprünglichen Räume bleibt aber nicht lange erhalten. Das zwischen der subambulacralen und visceralen Leibeshöhle befindliche Mesenterium schwindet theilweise, und beide fließen dadurch ineinander. Dagegen tritt als Neubildung eine Membran auf, welche einen mittleren, ungefähr in der senkrechten Axe des Körpers gelegenen Raum gegen den übrigen Körper abgrenzt (Fig. 224 *ax*). Eine ebensolche Abgrenzung bildet sich in der Umgebung des Darmes (Fig. 224 *il*). Sie wird als Eingeweidesack bezeichnet. Der nach aussen von ihr gelegene Theil der Leibeshöhle wird von LUDWIG als circumviscerale, der innere dagegen als interviscerale Leibeshöhle angesprochen.<sup>1)</sup> (Fig. 224 *c. l. u. i. l.*) Eingeschlossen in die letztere liegt die vorerwähnte axiale Leibeshöhle (*ax*). Nach dem Schwinden der primären Mesenterien und bei der Neubildung dieser Räume fliesst der ventrale Canal der Arme mit der axialen, der dorsale mit der circumvisceralen Höhle zusammen (Fig. 224).

Zwischen dem ventralen und dorsalen Canal verläuft in den Armen der Genitalcanal, der in sich eingeschlossen die Genitalhöhle enthält (Fig. 224 *g*). Auch diese Gebilde nehmen von der Scheibe aus ihren Ursprung. Nach PERRIER legt sich der Genitalapparat bereits sehr früh an, bevor noch das Pentacrinoïd stadium erreicht ist. Er besteht dann aus einer Verdickung des splanchnischen Blattes der visceralen Leibeshöhle und liegt axial in dem unteren Theil des Kelches. Hier verhartet er vorläufig und verändert sich insofern, als er ein traubiges Aussehen erhält und in ihm ein Hohlraum entsteht. Nach geschehener Bildung der Arme spaltet er sich an der Spitze und schickt je einen Ausläufer in die Arme. — Diese Bildungsweise des Genitalapparats stimmt mit der neueren Darstellung von HAMANN (No. 21) überein, nach welcher auch bei anderen Echinodermen ein Centraltheil der Genitalorgane vorhanden ist, von welchem aus Zweige nach den einzelnen Radien abgehen. Die weitere Abgabe von Aesten der Genitalröhre zu den Pinnulae bei den Crinoiden ist dann der Bildung der Genitalschläuche anderer Echinodermen homolog.

Vom Blutgefässsystem hörten wir bereits, dass das im Centrodorsalstück liegende gekammerte Organ, seine Entstehung aus der in den Larvenstiel eindringenden äusseren Enterocölamelle nimmt (PERRIER). Dieselbe spaltet sich in fünf Stränge, welche Höhlungen erhalten und sodann die fünf Kammern des Organs bilden. Jede Kammer giebt durch eine Ausstülpung Anlass zur Bildung eines der fünf primären Cirren. Mit dem gekammerten steht das dorsale Organ in Verbindung (Fig. 224 *d. o.*), in welchem man wie in jenem das Centralorgan des Blutgefässsystems zu sehen geneigt ist (LUDWIG).<sup>2)</sup> Nach PERRIER setzt es sich aus der vorerwähnten Genitalanlage und einem Gefässplexus zusammen. Letzterer würde ebenfalls aus der inneren Enterocölamelle der visceralen Leibeshöhle seinen Ursprung nehmen. Ein Zusammenfließen der Genitalcanäle der Arme im dorsalen Organ wurde auch bereits von W. B. CARPENTER u. LUDWIG vermuthet. — Von PERRIER werden noch eine Anzahl weiterer Gefässcomplexe unterschieden und in ihrer

<sup>1)</sup> Von HAMANN (Histologie der Crinoiden, Jena 1889) wird neuerdings das Vorhandensein gesonderter Räume der Leibeshöhle nicht anerkannt. Wir folgten den Angaben von LUDWIG und hielten uns in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung an die von PERRIER.

<sup>2)</sup> In der neu erschienenen, schon in vorstehender Anmerkung erwähnten Arbeit von HAMANN wird die Verbindung des dorsalen mit dem gekammerten Organ in Abrede gestellt und zugleich die wichtige Beziehung des ersteren zum Blutgefässsystem als hinfällig erklärt.

Entstehung beschrieben. Dieselben sollen mit dem Ambulacralsystem in directe Verbindung treten. Indem auch Abschnitte der Leibeshöhle mit den sog. Blutgefäßen communiciren, soll die Circulation eine allgemeine werden.

Ueber die Bildung des Nervensystems sind die Ansichten noch nicht genügend geklärt, als dass sich schon hier eine kurze Darstellung dieser Verhältnisse geben liesse. Wenn PERRIER Theile des Nervensystems von mesenchymatischen Elementen herleitet, so widerspricht diess den im Allgemeinen herrschenden Anschauungen.

### Regeneration und Theilung.

Die Seesterne besitzen im hohen Maasse das Vermögen, verloren gegangene Arme zu ersetzen. Einzelne Arme, welche von der Scheibe abgelöst wurden, werden wieder ergänzt, ja es vermögen abgelöste Arme an sich eine ganz neue Scheibe mit der entsprechenden Anzahl von Armen zu bilden. Indem die anfangs noch wenig umfangreichen neugebildeten Theile an dem grossen Arm anhängen, kommt die sog. Kometenform der Seesterne zu Stande (von MARTENS, HÄCKEL). Der blosse Ersatz verloren gegangener Theile scheint hier in eine Fortpflanzung durch Theilung überzugehen. Eine solche findet wirklich statt bei denjenigen Formen, deren Scheibe sich spontan mitten durchschnürt und zwei Theilstücke liefert, die sich wieder zu neuen Individuen ergänzen (KOWALEVSKY, SIMROTH). Jedes erhält wieder einen neuen Mund und die vollständige Organisation des normalen Thieres. Eine derartige Theilung, wie sie sich z. B. bei *Asteracanthion tenuispinus* und *Ophiactis virens* findet, kann man als Schizogonie bezeichnen.

Eine interessante Form der Regeneration, welche man kaum mehr so nennen kann, weil sie über diesen Begriff hinausgeht und sich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu nähern scheint, beschreiben P. und F. SARASIN (No. 46). An Armstümpfen von *Linckia multifora* sahen sie

neue Arme in einer Weise hervorsprossen, dass sich dadurch ein neuer Stern zu bilden schien, der noch am Armstumpf des alten festsass (Fig. 225). Als Knospenbildung des Seesterns sprechen P. und F. SARASIN diesen Vorgang an, und es ist nicht zu leugnen, dass er diese Bezeichnung verdient, wenn sich an dem jungen Seestern die Bildung einer Mundöffnung nachweisen lässt.

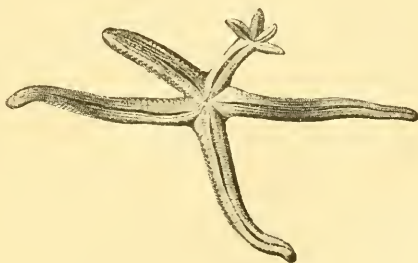


Fig. 225. *Linckia multifora* (nach P. und F. SARASIN).

### Allgemeines.

Die Entwicklung der verschiedenen Echinodermenabtheilungen bietet viele gemeinsame Züge, in denen sich eine enge Zusammengehörigkeit der fünf Abtheilungen zu erkennen giebt. Wir sahen, dass die Furchung immer eine totale, ziemlich äquale und ihr Resultat eine bewimperte Blastula ist. Aus ihr geht eine typische Invaginationsgastrula hervor. Von dem eingestülpten Theil lösen sich die Mesenchymzellen ab (*Antedon*, *Astropecten*, *Synapta*). Dass die Mesenchymbildung bei anderen Formen (*Echiniden*, *Ophiuriden*) schon vor der Gastrulation sich vollzieht, scheint deshalb keinen bemerkenswerthen Unterschied

zu bilden, weil es bei ihnen die gleiche Stelle ist, nämlich der entodermale Theil der Blastula, von welchem aus die Ablösung der Mesenchymzellen erfolgt, und weil diese in einem anderen Fall (Holothuria) während der beginnenden Gastrulation vor sich geht. Das Mesenchym ist wohl auf gleichen Ursprung mit den Mesodermgebilden zurückzuführen, welche sich als Cölomsäcke vom Urdarm abtrennen. Diese Annahme gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass auch in späteren Stadien der Entwicklung noch eine Ablösung von Zellen aus dem Epithel des Entero-Hydrocöls stattfindet. Enterocöl und Hydrocöl sind die Derivate der beiden Cölomsäcke, welche sich im Zusammenhang vom Gipfel des Urdarms abschnüren. Sie trennen sich sodann in die beiden Enterocölien und das Hydrocöl, welches letztere durch den Rückenporus mit der Aussenwelt in Communication tritt.

Der Blastoporus wird da, wo er erhalten bleibt, zum After. Der Mund entsteht, indem sich der Urdarm mit dem Ectoderm verbindet. Gewisse Differenzen treten in Bezug auf die Bildung von Mund und After insofern auf, als sie durch die Abweichungen in der Lebensweise und die dadurch bedingte Aenderung der Larvenformen verursacht werden. Die Larven sind in den verschiedenen Echinodermengruppen recht verschieden gestaltet, und doch fehlen auch ihnen die gemeinsamen Merkmale nicht. Abgesehen von dem schon erwähnten inneren Bau, bezüglich dessen sie durchaus auf einander zurückzuführen sind, lassen sich, trotz der verschiedenen Körperform, auch die äusseren Merkmale vergleichen, vor Allem die Wimperschnur, die zugleich mit der Gestalt des Larvenkörpers von einer gemeinsamen Grundform der Larven ableitbar ist. Selbst die tonnenförmig gestaltete und insofern von den übrigen Larvenformen der Echinodermen abweichende Larve von *Antedon* kommt in ihrer Gestaltung wieder zusammen mit der sog. Puppe der Holothurien, die wie jene fünf Wimperreifen besitzt.

Die weitere Entwicklung wird wiederum Differenzen aufweisen müssen, entsprechend der verschiedenartigen Gestaltung der Larven, aber andererseits zeigt sie auch eine gewisse Uebereinstimmung, wie es der vielfach gleichartige Bau der einzelnen Organsysteme verlangt. So ist nicht nur die Anlage, sondern auch die weitere Ausbildung des Wassergefässsystems eine ungefähr in gleicher Weise wiederkehrende. Auch die Ausbildung des Nervensystems zeigt, soweit sie bekannt ist, manches Gemeinsame, und das Gleiche gilt in noch höherem Maasse von der Muskulatur. In auffällig übereinstimmender Weise vollzieht sich die Anlage und Vereinigung von ambulacrärer und antiambulacrärer Fläche von Seestern und Schlangensterne an der so verschieden von einander gestalteten *Brachiolaria*- und *Pluteus*larve. Bei der Crinoiden- und Holothurienlarve ist eine gewisse Aehnlichkeit in Bezug auf die Bildung der Tentakel am Grunde des aus einer EctodermEinstülpung hervorgegangenen Vestibulums oder Mundtrichters nicht zu verkennen.

Bezüglich der Entwicklung des Skelets ist es nach dem bisher Bekannten nicht möglich, sichere Beziehungen zwischen den einzelnen Abtheilungen der Echinodermen herauszufinden. Zwar ist auf Lagebeziehungen der entstehenden Platten zu den inneren Theilen hingewiesen worden (H. P. CARPENTER, BURY), doch erscheinen diese Verhältnisse noch wenig sicher. Selbst die durch LOVÉN begründete und durch CARPENTER vertretene Auffassung von der Homologie der Platten, zumal derjenigen, welche in den einzelnen Echinodermengruppen den apicalen Pol umlagern, ist nicht als gesichert zu erachten.

Alle Echinodermen besitzen einen radiären Bau, die Larven hingegen sind von bilateral-symmetrischer Gestaltung, sowohl in Bezug auf ihre innere wie äussere Organisation. Wie auf ontogenetischem Wege die radiäre aus der bilateralen Structur hervorgeht, wurde an verschiedenen Beispielen gezeigt, doch thut sich nun die Frage auf, wie die Gestaltung der Echinodermen in phylogenetischer Hinsicht zu erklären ist. Um diese Frage zu lösen, würde es erst eine andere zu beantworten gelten, nämlich die, ob die verschiedenen Echinodermgruppen von einander herzuleiten, und welche dann die höchst stehende, welche die niedrigste sei. In neuester Zeit hat man die Holothurien und speciell die füsschenlosen Holothurien (*Synapta*) als die am tiefsten stehenden Formen angesprochen und von ihnen Uebergänge zu den Crinoiden auf der einen, zu den Echiniden auf der anderen Seite gesucht, indem man gewisse Holothuriencharactere einerseits bei den (fossilen) Cystideen, andererseits bei den weichschaligen Echinothuriden auffand (P. u. F. SARASIN No. 47). Weitere Uebergänge zu den Asteriden und Ophiuriden sind ebenfalls nachzuweisen. Diese Theorie leitet zwar die Echinodermen auf einfache Formen zurück, aber sie giebt keine Erklärung für die Entstehung der radiären Gestaltung. Auch die füsschenlosen Holothurien sind noch radiär gebaut, und es scheint gar nicht unmöglich, dass die Einfachheit ihres Baues nur eine Rückbildungserscheinung ist. Die Echinodermen sind aber auf bilaterale Formen zurückzuführen, wie wir aus ihrer Ontogenie schliessen dürfen.

Eine andere Theorie ist die, welche die einzelnen Abtheilungen von einander getrennt auf eine gemeinsame, als *Pentactaea* bezeichnete Stammform zurückführt (SEMON No. 55). Dieser Stammform entspricht jenes Stadium der Ontogenie, in welchem die Larve bereits die bilaterale Gestaltung aufgegeben und die radiäre angenommen hat, indem sich der Wassergefässring schloss und fünf Ausstülpungen trieb. Ein solches *Pentactulastadium* findet SEMON in der Ontogenie bei allen fünf Gruppen auf, und er schliesst daraus auf eine derartig gestaltete gemeinsame Stammform. — An dieser Theorie fällt die Schwierigkeit auf, dass die fünf Stämme, wenn sie eine solche getrennte Entwicklung genommen hätten, kaum eine so grosse Uebereinstimmung in ihrer Organisation zeigen würden, als sie thatsächlich besitzen. Uns scheint es richtiger, die Stammformen der Echinodermen unter dem thatsächlich vorliegenden Material zu suchen, welches uns die Paläontologie bietet, wobei allerdings wieder die andere Schwierigkeit hervortritt, dass dieses Material nicht vollständig ist, indem zartere Formen nicht erhalten blieben, und dass es nur die äussere Gestaltung erkennen lässt. —

Jedenfalls werden es gestielte Formen sein, unter denen wir die Vorfahren der Echinodermen zu suchen haben, denn es war jedenfalls der Einfluss der festsitzenden Lebensweise, welcher, wie in anderen Thiergruppen, auch bei den Echinodermen die radiäre Gestaltung hervorrief. Solche Formen, wie die Cystideen, welche zum Theil gestielt, zum Theil aber ungestielt sind, und von denen die einen offenbar eine festsitzende, andere dagegen eine freie Lebensweise führten, scheinen noch am ehesten geeignet, als die Stammformen der Echinodermen zu gelten (vgl. auch NEUMAYR No. 43). Ihre Gestalt ist rund und noch nicht in die Arme ausgewachsen. Die Platten sind bei manchen von ihnen unregelmässig angeordnet, und es ist dann von einer radiären Anordnung nichts zu bemerken. Dagegen können vom Munde aus bereits fünf radiäre Furchen verlaufen, ähnlich den *Ambulacalfurchen* auf

der Scheibe eines Crinoiden oder Asteriden. Was aber besonders wichtig scheint, das sind die Beziehungen, welche sich zwischen den Cystideen und den übrigen Echinodermengruppen ergeben. Sie sollen durch Uebergangsformen zu den Crinoiden sowohl, wie auch zu den Asteriden und Echiniden in Beziehung stehen (NEUMAYR No. 43). Indem aber die Echiniden durch P. und F. SARASIN den Holothuriern genähert und indem durch dieselben Autoren zwischen den Cystideen selbst und den Holothuriern augenscheinliche Beziehungen aufgedeckt worden sind, lässt sich auch diese letztere Gruppe auf die übrigen Echinodermen zurückführen. Es ist uns wahrscheinlich, dass die Echinodermen durch eine längere festsitzende Lebensweise ihren radiären Bau befestigten und erst später wieder zu freiem Leben zurückkehrten, durch welches sich heute die meisten von ihnen auszeichnen. Unabhängig von diesem Entwicklungsgang scheint sich die Form der Larven ausgebildet zu haben.

Mit der Frage, welcher Art wohl die bilateralen Vorfahren der radiären Stammform gewesen sein mögen, stehen wir vollkommen in der Luft. Die Ontogenie giebt keine Antwort auf diese Frage, weil die Larven einerseits wohl infolge von Anpassungserscheinungen vielfach verändert sind und weil dieselben andererseits keine rechten Beziehungen zu anderen Larvenformen, z. B. zu denjenigen der Würmer erkennen lassen. Mit den Larven der Turbellarien und Nemertinen oder mit der *Trochophora* möchte man die Echinodermenlarven noch am ehesten vergleichen, aber die andersartige Vertheilung der Bewimperung und das Fehlen der Scheitelplatte erschwert diess. Solche Larven wie die von *Antedon*, die Holothurienpuppe und die wurmförmige Asteridenlarve (JOH. MÜLLER) erinnern an segmentirte Formen, aber ebensowohl können sie secundär erworbene Entwicklungsstadien darstellen. Zumal für die *Antedon*larve ist diess schwer zu entscheiden, da es nicht unmöglich ist, dass in der noch so wenig bekannten Entwicklung der Crinoiden Larven von der typischen Form der Echinodermenlarven auftreten könnten. Die *Antedon*larve erscheint bereits modificirt, wie das Schwinden des Blastoporus zeigt. Immerhin ist die Aehnlichkeit mit der Holothurienpuppe eine auffallende, welche letztere ja ein erst secundär auftretendes Entwicklungsstadium repräsentirt.

In Bezug auf die innere Organisation der Echinodermenlarven schliessen sich dieselben durch das Auftreten von Cölomsäcken solchen Formen wie den Anneliden am ehesten an. Wir sind geneigt, die Bildung der Leibeshöhle, wie sie bei den Anneliden stattfindet, mit derjenigen bei den Echinodermen auf einen gleichartigen Ursprung zurückzuführen und demgemäss das Mesoderm der Anneliden und Echinodermen für homologe Bildungen zu halten. Es fehlt sogar nicht an Anzeichen, welche auf Beziehungen der Echinodermen zu gegliederten Formen hinweisen.

Eine innere Gliederung würde dann im Körper zum Ausdruck kommen, wenn sich die von BURY (No. 8) beschriebenen Verhältnisse bestätigen sollten, dass zwei Paare von Enterocölien zur Ausbildung gelangen. Damit würde eine Annäherung an gegliederte Formen gegeben sein. Unwillkürlich aber wird man an das Verhalten der Larven von *Balanoglossus* erinnert, bei denen nach BATESON eine innere Segmentirung durch die Anlage dreier Paare von Cölomsäcken zum Ausdruck kommt (vgl. Fig. 167 pag. 252). Auch in der äusseren Gestaltung scheint ja die *Tornaria* des *Balanoglossus* eine gewisse Uebereinstimmung mit den Echinodermenlarven zu besitzen. Dazu kommt, dass die sog. Wassergefässblase des *Balanoglossus* eine zweitheilige Anlage zeigen kann. Auch die Wassergefässblase der Echinodermen soll

in bestimmten Fällen (bei den Ophiuriden besonders und zuweilen bei Asteriden) als paariges Gebilde zur Anlage kommen (METSCHNIKOFF). Bestätigt sich diese, bisher nicht für genügend verbürgt gehaltene Angabe, so würde man das für die Echinodermen so wichtige, aber seiner phylogenetischen Entstehung nach recht dunkle Organsystem in seiner Anlage einem embryonalen Excretionsapparat (Urniere) vergleichen können. Diese Auffassung wird gestützt durch die Funde von P. und F. SARASIN (No. 47), welche das gleichzeitig mit dem Steincanal nach aussen mündende drüsige Gebilde, das sog. Herz der Seeigel, für einen durch offene Wimpertrichter frei mit der Leibeshöhle communicirenden Excretionsapparat erklären. Die SARASIN'sche Annahme, dass das Excretionssystem das ursprüngliche und das Wassergefässsystem mit seiner locomotorischen Function erst das von ihm abgeleitete Organ sei, erscheint als eine durch die natürliche Entwicklung der Dinge gebotene.

### L i t t e r a t u r .

1. Agassiz, A. *Embryology of the Starfish*. 1864. *Mem. of the Museum of Comp. Zoology at Harvard College*. Vol. 5. 1877.
2. Agassiz, A. *On the Embryology of Echinoderms*. *Mem. of the American Academy of Arts and Sc.* Vol. 9. 1867.
3. Agassiz, A. *Revision of the Echini*. *Illustr. Cat. of the Museum of Comp. Zool. of the Harvard College*. 1872—74.
4. Agassiz, A. *On viviparous Echini from the Kerguelen Islands*. *Proceedings of the American Acad. of Arts and Sc.* Vol. 3. 1876.
5. Apostolides, Nic. Christ. *Sur l'anatomie et le développement des Ophiures*. *Arch. de Zool. expér. et gén.* T. 10. 1881.
6. Barrois, J. *Recherches sur le développement de la Comatule (C. Mediterranea)*. *Recueil Zoologique Suisse*. T. 4. 1888.
7. Bury, H. *The early stages in the development of Antedon rosacea*. *Philos. Trans. of the Royal Soc. of London*. Vol. 179. 1888.
8. Bury, H. *Studies in the Embryology of Echinoderms*. *Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. 29. 1889.
9. Carpenter, P. H. *On some points in the Anatomy of Larval Comatulæ*. *Quart. Journ. of micr. Sc.* Vol. 24. 1884.
10. Carpenter, W. B. *Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosacea (Com. mediterr.)*. *Phil. Transactions of the Roy. Soc. London*, 1866 u. *Proc. of the Roy. Soc., London*, Nr. 166, 1876.
11. Colton and Garman, *Some notes of the development of Arbacia punctulata*. *Stud. of the biological Lab. of the John Hopkins Univ. (Baltimore)*. Vol. 2. 1882.
12. Fewkes, J. W. *On the Development of the Pluteus of Arbacia*. *Mem. of the Peabody Acad. of Sc.* Vol. 1, Nr. 6. Salem. 1881.
13. Fewkes, J. W. *Preliminary observations on the Development of Ophiopholis and Echinarachnius*. *Bull. of the Museum of Comp. Zool. of Harvard College*. Vol. 12. Nr. 4. 1886.
14. Fewkes, J. W. *On the Development of the calcareous plates of Amphiuira*. *Ebenda*. Vol. 13. Nr. 4. 1887.
15. Fleischmann, A. *Die Entwicklung des Eies von Echinocardium cordatum*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 46. 1888.
16. Goette, A. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea*. *Arch. f. mikr. Anat.* 12. Bd. 1876.
17. Goette, A. *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen*. *Zool. Anzeiger*. 3. Bd. 1880.
18. Greeff, R. *Ueber die Entwicklung des Asteracanthion rubens vom Ei bis zur Bipinnaria und Brachiolaria*. *Sitzungsberichte der Marburger Naturf. Gesellsch.* 1876.
19. Greeff, R. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen*. *Ebenda*. 1879.
20. Häckel, E. *Die Komitenform der Seeesterne und der Generationswechsel der Echinodermen*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 30. Bd. Suppl. 1878.
21. Hamann, O. *Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 46. Bd. 1887.
22. Hatschek, B. *Entwicklungsgeschichte von Teredo*. *Arb. aus dem Zool. Inst. der Univ. Wien*. 3. Bd. 1880.



23. Hensen, V. *Ueber eine Brachiolaria des Kieler Hafens.* Arch. f. Naturgeschichte. 1863. p. 242—46 u. 363—64.
24. Koren und Danielssen. *Observations sur la Bipinnaria asterigera.* Annales des sc. nat. Sér. III. T. 7. 1847.
25. Koren und Danielssen. *Fauna littoralis Norvegiae.* Bergen. 1857.
26. Korschelt, E. *Zur Bildung des mittleren Keimblattes bei den Echinodermen etc.* Zool. Jahrb. 4. Bd. 1889.
27. Kowalevsky, Alex. (Sitz-Ber. der 3. Vers. russ. Naturforscher in Kiev.) *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 22. Bd. 1872.
28. Kowalevsky, Alex. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien.* Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. 11. 1867.
29. Krohn, A. *Ueber die Entwicklung einer lebendig gebärenden Ophiura.* Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851.
30. Ludwig, H. *Beiträge zur Anatomie der Crinoiden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.
31. Ludwig, H. *Beiträge zur Anatomie der Asteriden.* 30. Bd. 1878.
32. Ludwig, H. *Ueber den primären Steincanal der Crinoiden, nebst vergl. anat. Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt.* Ebenda. 34. Bd. 1880.
33. Ludwig, H. *Ueber eine lebendig gebärende Synaptide und zwei andere neue Holothuriarten der brasilianischen Küste.* Arch. de Biologie. T. 2. 1881.
34. Ludwig, H. *Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiuren skelets.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1881.
35. Ludwig, H. *Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa.* Ebenda. 37. Bd. 1882.
36. Martens, E. v. *Ueber ostasiatische Echinodermen.* Arch. f. Naturgesch. 32. Bd. 1866.
37. Metschnikoff, E. *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen u. Nemertinen.* Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg. T. 14. 1869.
38. Metschnikoff, E. *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.
39. Metschnikoff, E. *Embryologische Mittheilungen über Echinodermen.* Zool. Anz. 7. Bd. 1884.
40. Metschnikoff, E. *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren.* Arb. aus dem Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.
41. Metschnikoff, E. *Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Bildung der Wanderzellen bei Asteriden und Echiniden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
42. Müller, Joh. *Abhandlungen über die Larven und Metamorphose der Echinodermen.* Abhandl. der Kgl. Akademie der Wiss. zu Berlin. 1848, 1849, 1850, 1852, 1853, 1855.
43. Neumayr, M. *Die Stämme des Thierreiches.* Wien und Prag. 1889.
44. Perrier, M. E. *Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée.* (Antedon ros.). Paris. 1886.
45. Prouho, H. *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Echinides de la Méditerranée.* Arch. d. Zool. exp. et gén. II. sér. 5. T. 1887.
46. Sarasin, P. u. F. *Knospenbildung bei Linckia multifora Lam.* *Ergebn. naturw. Forsch. auf Ceylon in den Jahren 1884—86.* 1. Bd. Wiesbaden. 1888.
47. Sarasin, P. u. F. *Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen.* Ebenda.
48. Sars, M. *Beskrivelser og Jagtagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr etc.* Bergen. 1835.
49. Sars, M. *Fauna littoralis Norvegiae.* Christiania. 1846.
50. Sars, M. *Ueber die Entwicklung der Sesterne.* Arch. f. Naturgesch. 1844.
51. Schultze, Max. *Ueber die Entwicklung von Ophiopsis squamata.* Müller's Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.
52. Selenka, E. *Zur Entwicklung der Holothurien. Ein Beitrag zur Keimblättertheorie.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.
53. Selenka, E. *Keimblätter und Organanlage der Echiniden.* Ebenda. 33. Bd. 1880.
54. Selenka, E. *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere.* 2. Heft: *Die Keimblätter der Echinodermen.* Wiesbaden. 1883.
55. Semon, R. *Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.
56. Simroth, H. *Schizogonie der Ophiactis virens.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.
57. Thomson, C. Wyville. *On the embryology of the Echinodermata.* Nat. History Review. 1863 u. 64.
58. Thomson, C. Wyville. *On the embryogeny of Antedon rosae.* Phil. Transactions of the Roy. Soc. London. Vol. 155. 1865.



- Haeckel**, Ernst, Professor an der Universität Jena, **System der Siphonophoren**. Auf phylogenetischer Grundlage entworfen. Preis: 1 Mark 20 Pf.
- Hamann**, Dr. Otto, Docent der Zoologie an der Universität in Göttingen, **Der Organismus der Hydroidpolypen**. Mit 6 Tafeln und 4 Holzschnitten. (Separatdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft.) 1882. Preis: 6 Mark.

— **Beiträge zur Histologie der Echinodermen**. Heft 1. Die **Holothurien**. Mit 6 Tafeln und 3 Holzschnitten. 1884. Preis: 7 Mark. — Heft 2. Die **Asteriden** anatomisch und histologisch untersucht. Mit 7 Tafeln und 3 Holzschnitten. 1885. Preis: 9 Mark. — Heft 3. **Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden**. Mit 13 Tafeln und 2 Holzschnitten. 1887. Preis: 15 Mark. (Sonderdruck aus der Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft. Band XXI, 1/2.) — Heft 4 (Schluss). **Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden**. Mit 12 Tafeln und 2 Holzschnitten. Preis: 14 Mark.

**Hatschek**, Dr. Berthold, o. ö. Professor der Zoologie an der deutschen Carl-Ferdinands-Universität in Prag, **Lehrbuch der Zoologie**. Eine morphologische Uebersicht des Thierreichs zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. Erste und zweite Lieferung. Mit 296 Abbildungen im Text. Preis: 7 Mark.

**Heider**, Dr. Karl, Privatdocent an der Königl. Universität Berlin, **Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus Piceus L.** Herausgegeben mit Unterstützung der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Erster Theil. gr. 4<sup>o</sup>. Mit 13 lithographischen Tafeln und 9 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

**Hertwig**, Dr. Oscar, o. ö. Professor der Anatomie und vergleichenden Anatomie und Direktor des II. anatomischen Instituts für Entwicklungsgeschichte a. d. Universität Berlin, **Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere**. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 304 Abbildungen im Texte und zwei lithographischen Tafeln. Preis: broch. 11 Mark. Calico gebunden 12 Mark, Halbfranz gebunden 12 Mark 75 Pf.

Die dritte, wesentlich veränderte Auflage erscheint im Frühjahr 1890.

— **Die Symbiose, oder das Genossenschaftsleben im Thierreich**. Vortrag in der ersten öffentlichen Sitzung der 5. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Freiburg i. B. am 18. September 1883 gehalten. Mit einer Tafel in Farbendruck. Preis: 1 Mark 80 Pf.

— **Der anatomische Unterricht**. Vortrag. 1881. Preis: 60 Pf.

**Hertwig**, Dr. Richard, Professor der Zoologie und Direktor des zoologischen Museums an der Universität München, **Der Organismus der Radiolarien**. Mit 10 lithographischen Tafeln. 1879. Preis: 25 Mark.

**Hertwig**, Oscar und Richard, o. ö. Professoren an den Universitäten Berlin und München, **Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der Zelle**.

Heft 1. Die Kernteilung bei **Actinosphaerium Eichhorni**. Von R. Hertwig. Mit 2 lithographischen Tafeln. 1884. Preis: 2 Mark.

Heft 2. **Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen?** Von O. Hertwig. Mit 1 lithographischen Tafel. 1884. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Heft 3. **Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies**, eine Theorie der Vererbung. Von O. Hertwig. 1885. Preis 1 Mark 50 Pf.

Heft 4. **Experimentelle Untersuchungen über die Bedingung der Bastardbefruchtung**. Von O. und R. Hertwig. 1885. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Heft 5. **Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien**. Von O. und R. Hertwig. Mit 7 lithographischen Tafeln. 1887. Preis: 8 Mark.

Heft 6. **Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung**. I. Von O. Hertwig. Mit 3 lithograph. Tafeln. Erscheint im Februar 1890.

**Hertwig**, Dr. O., Professor an der Universität Berlin, und **Hertwig, Dr. R.**, Professor an der Universität München, **Studien zur Blättertheorie**.

Heft 1. Die **Actinien** anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht. Mit 10 Tafeln. Preis: 12 Mark.

Heft 2. Die **Chaetognathen**, ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Eine Monographie von Dr. O. Hertwig. Mit 6 Tafeln. Preis: 6 Mark.

Heft 3. **Ueber den Bau der Ctenophoren**. Von Dr. R. Hertwig. Mit 7 Tafeln Preis: 6 Mark.

Heft 4. Die **Coelomtheorie**, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Von Dr. O. Hertwig und Dr. R. Hertwig. Mit 3 Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf.

Heft 5. Die **Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere**. Von Dr. Oscar Hertwig. Mit 9 Tafeln. Preis: 8 Mark.

**Jahrbücher, Zoologische.** Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.

**Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere.** Erschienen bisher 4 Bände. Preis: 175 Mark.

**Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.** Erschienen bisher ein Band, Preis: 50 Mark, und ein Heft, Preis: 20 Mark.

Ausführlicher Prospect und Inhaltsverzeichniss unentgeltlich.

**Jordan,** Dr. K., **Die Schmetterlingsfauna Nordwestdeutschlands**, insbesondere die lepidopterologischen Verhältnisse der Umgebung von Göttingen. 1. Supplementheft zu den Zoologischen Jahrbüchern Preis: 5 Mark.

**Kölliker,** A. von, Geheimrath Professor, **Der jetzige Stand der morphologischen Disciplinen** mit Bezug auf allgem. Fragen. Rede, gehalten bei Eröffnung der I. Versammlung der Anatom. Gesellsch. zu Leipzig am 14. April 1887. Preis: 60 Pf.

**Kükenthal,** Dr. phil. Willy, Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena, **Die mikroskopische Technik im zoologischen Praktikum.** Mit 3 Holzschnitten. Preis: 75 Pf.

**Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren.** Erster Theil. Die Haut der Cetaceen. Die Hand der Cetaceen. Das Centralnervensystem der Cetaceen gemeinsam mit Docent Dr. med. Theodor Ziehen. Mit 13 lithographischen Tafeln. Preis: 35 Mark.

**Lang,** Dr. Arnold, Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena, **Ueber den Einfluss der feststehenden Lebensweise auf die Thiere** und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Preis: 3 Mark.

**Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntnis.** Erste öffentliche Rede, gehalten am 27. Mai 1887 in der Aula der Universität zu Jena, entspr. den Bestimmungen der Paul von Ritter'schen Stiftung für phylogenetische Zoologie. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Dr. phil., o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Zürich, **Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.** Zum Gebrauche bei vergleichend-anatomischen und zoologischen Vorlesungen. Neunte gänzlich umgearbeitete Auflage von Eduard Oscar Schmidt's **Handbuch der vergleichenden Anatomie.** 1. Abtheilung mit 191 Abbildungen. — 2. Abtheilung mit 193 Abbildungen. Beide Abtheilungen zusammen 10 Mark 50 Pf. Die 3. (Schluss-) Abtheilung ist in Vorbereitung.

**Rawitz,** Dr. Bernhard, Privatdocent an der Universität Berlin, **Leitfaden für historische Untersuchungen.** Preis: broch. 1 Mark 80 Pf., geb. 2 Mark 40 Pf.

**Verworn,** Dr. Max, **Psycho-physiologische Protistenstudien.** Mit 6 lithographischen Tafeln und 27 Abbildungen im Text. Preis: 10 Mark.

**Weber,** Dr. Max, Professor der Zoologie in Amsterdam, **Studien über Säugethiere.** Ein Beitrag zur Frage über den Ursprung der Cetaceen. Mit 4 Tafeln und 13 Holzchnitten. Preis: 12 Mark.

**Weismann,** Dr. Aug., Professor der Zoologie an der Universität Freiburg, **Ueber Leben und Tod.** Eine biologische Untersuchung. 1884. Mit zwei Holzchnitten. Preis: 2 Mark.

**Ueber die Vererbung.** Ein Vortrag. 1883. Preis: 1 Mark 50 Pf.

**Ueber die Dauer des Lebens.** Ein Vortrag. 1882. Preis: 1 Mark 50 Pf.

**Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.** Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Mit einem Atlas von 24 Tafeln und 21 Figuren in Holzchnitt. Preis: 66 Mark.

**Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung.** 1885. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie.** 1886. Preis: 2 Mark 50 Pf.

**Ueber die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen.** Mit 2 Holzchnitten. Preis: 1 Mark 20 Pf.

**Wiedersheim,** Dr. Robert, o. ö. Professor der Anatomie und Director des anatomischen und vergl. anatomischen Instituts der Universität Freiburg i. B., **Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere** für Studierende bearbeitet. Zweite gänzlich umgearbeitete und stark vermehrte Auflage. Mit 302 Holzchnitten. 1888. Preis: broch. 10 Mark, gebunden 11 Mark.

**Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.** Auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte bearbeitet. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 614 Holzchnitten. 1887. Preis: broch. 24 Mark, elegant gebunden 26 Mark.







