

(Aus dem Embryologischen Kabinett der Universität Leningrad.)

DIE ENTWICKLUNG DER LARVASEGMENTE BEI DEN ANNELIDEN.

Von

Prof. P. P. IWANOFF.

Mit 40 Textabbildungen und Tafel I—VII.

(Eingegangen am 5. Juli 1927.)

Die Untersuchung der Entwicklungsprozesse am Vorderende des Oligochätenembryos, deren Ergebnisse den Hauptteil dieser Abhandlung bilden, wurde von mir im Zusammenhang mit den allgemeinen Schlußfolgerungen hinsichtlich der Natur einiger vorderen Körpersegmente der Anneliden unternommen, zu denen ich auf Grund von Untersuchungen über Regeneration und Metamorphose bei Polychäten gelangt war, und worüber ich im Jahre 1916 in der russischen Zeitschrift „Journal Russe de Zoologie“ berichtet habe. Da diese Zeitschrift im Auslande wenig verbreitet ist, hat die dort gemachte Mitteilung keine allgemeine Verbreitung finden können; da aber ohne ihre Kenntnis einige Eigentümlichkeiten der Oligochätenentwicklung nicht genügend klar sein dürften, sei es mir gestattet, bevor ich zur Beschreibung der Oligochätenentwicklung übergehe, noch einmal die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Segmentbildung bei Polychäten bei normaler Entwicklung darzulegen.

I. Polychäten.

Wenn wir in der einschlägigen Literatur die zahlreichen Angaben über die Entstehung des Mesoderms in den ersten Entwicklungsstadien bei verschiedenen Vertretern der Polychäten und sein Entstehen beim normalen Wachstumsprozeß und während der Regeneration bei denselben Arten miteinander vergleichen, so stoßen wir auf einen bedeutenden und schwer zu erklärenden Widerspruch.

Die typische und konstante Art der Entstehung der allerersten Anlage des Mesoderms bei den Anneliden ist: 1. die Bildung eines provisorischen Mesoderms der Trochophora aus Zellen des dritten Furchungsquartetts, welche auch das Ektoderm bilden, weswegen dieses Mesoderm auch die Bezeichnung Ektomesoderm erhalten hat, und 2. die Bildung des colomatichen, definitiven Mesoderms aus einer Zelle des vierten Furchungsquartetts (4d), wobei diese Zelle ihrem Ursprung nach mit den

Zellen des zukünftigen Entoderms eng verbunden ist; dieses Mesoderm hat die Bezeichnung Entomesoderm erhalten. Das Ektomesoderm, dessen Derivate fast ausschließlich provisorische Organe liefern (Protonephridien der Trochophora und deren provisorische Muskulatur), hat für die Klärung der Frage über den Ursprung des definitiven Mesoderms auf früheren und späteren Entwicklungsstadien und bei der Metamorphose kein Interesse und wir werden weiterhin nur vom Entomesoderm, d. h. cölomatishen Mesoderm, sprechen.

Ebenso ist für alle diejenigen Polychäten, für welche Untersuchungen vorliegen, festgestellt, daß bei normalem Wachstum des Hinterendes des jungen Wurmes (E. MEYER 1897, HÄCKER 1895, KLEINENBERG 1886, P. IWANOFF 1909 und 1906) und bei der Regeneration des Hinterendes des erwachsenen (MICHEL 1899, E. SCHULZ 1899, P. IWANOFF 1906, NUSSBAUM 1907) das cölomatishche Mesoderm aus dem Ektoderm entsteht. Die Angaben über das Wachstum des hinteren Regenerats haben denselben Wert, wie die Beobachtungen über das normale Wachstum des Hinterendes des jungen Wurmes, da diese beiden Prozesse vollständig identisch sind: in beiden Fällen gibt es im Ektoderm, wie ich mich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Regeneration bei *Nerine* und *Spirographis* davon überzeugen konnte, neben der Afteröffnung eine Wachstumszone, die genau in derselben Weise auch mesodermale Segmente proliferiert. Nur bei der wachsenden Larve von *Arenicola* beschreibt LILLIE (1906) die Entstehung des Mesoderms während der ganzen Wachstumsperiode aus denselben polaren Mesoblasten, d. h. dem Derivate von 4d, oder dem Entomesoderm; dasselbe beschreibt auch WOLTERBECK bei *Polygordius* (1902). Diese zwei Fälle wollen wir am Schlusse dieser Abhandlung betrachten, zunächst aber unsere Aufmerksamkeit dem ektodermalen Ursprung des Mesoderms im wachsenden Hinterende der Polychäten widmen.

1. Serpulidae.

Vor allen Dingen tritt vor uns die Frage, wie der Widerspruch und der Unterschied in der Mesodermbildung bei der Trochophora und beim wachsenden Wurm in Einklang zu bringen ist. Dieser Frage waren meine Untersuchungen über die Metamorphose bei *Eupomatus (Hydroides) uncinatus* und den Spioniden gewidmet.

Die Metamorphose von *Eupomatus* und die ihr vorhergehenden Veränderungen an der Larve kann man als eine Reihe aufeinander folgender Phasen darstellen, die sich ziemlich deutlich voneinander abgrenzen lassen.

1. Phase. Sie ist mit erschöpfender Vollständigkeit von SHEARER (1911) beschrieben und in unserer Textabb. 1 abgebildet; es ist dies eine eben aus dem Ei gekrochene Trochophora. Der vor dem Prototroch

liegende Körperteil ist stark erweitert und aufgeblasen, der subtrochale dagegen verjüngt sich kegelförmig gegen die Afteröffnung zu. Ein bedeutender Teil des Hohlraumes des protochalen Abschnittes ist von der

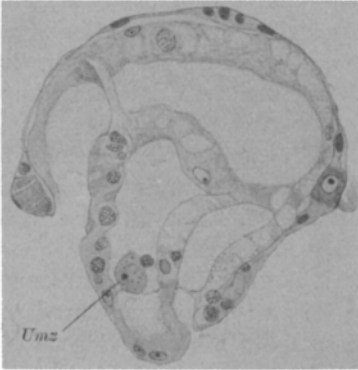


Abb. 1. Sagittalschnitt durch die unsegmentierte Trochophora von *Eupomatius* im Stadium I. Umz erste Zelle des Trochophoralmesoderms.

Erweiterung des Darmkanals (des „Magens“) ausgefüllt. Im Ektoderm des äußersten Hinterendes, unter der dorsal liegenden Afteröffnung, befindet sich das Analbläschen. In der Leibeshöhle liegen außer den verstreuten kleinen Zellen des Ektomesoderms zwei große, dem Analbläschen anliegende Zellen des Entomesoderms.

2. Im Verlauf der folgenden 24 Stunden verändert die Larve allmählich ihren inneren Bau, ohne ihre äußere Form merklich zu verändern. Ein Paar aus einigen Zellen des Ektomesoderms entstehende Protonephridien werden vollständig ausgebildet.

Der subtrochale Abschnitt der Larve wächst langsam in die Länge, wobei das Wachstum in allen Teilen des Larvenkörpers gleichmäßig vor sich geht, wie man es aus dem Charakter der Kerne und der Verteilung der Mitosen im Ektoderm, aus den gleichen Größenverhältnissen der Kerne und ihrer gleichmäßigen Verteilung im Körper schließen kann.

3. Im Laufe der nächsten 24 Stunden dauert dieses langsame Auswachsen des subtrochalen Abschnittes fort. Im vorhergehenden Stadium beginnt schon die Vermehrung der Urmesodermzellen, welche zu der Bildung zweier kompakten Mesodermstreifen führt, die sich zu beiden Seiten des Körpers, näher der Bauchseite zu, und die ganze Länge des subtrochalen Abschnittes entlang, ziehen.

4. Im Verlauf der folgenden 24 Stunden (dieses Stadium fehlt schon bei SHEARER) bilden sich drei Paar Zellpolster, welche im Ektoderm durch intensivere lokale Zellteilung entstehen, den Mesodermstreifen parallel aufeinanderfolgen und die Anlagen von drei Paar Borstensäcken darstellen. Die Zellen der Bauchwand des Ektoderms vermehren sich ebenfalls in verstärktem Maße und bilden ein Paar leistenförmiger Verdickungen — die Anlagen des Bauchmarks. Zu dieser Zeit werden die Mesodermstreifen etwas lockerer und gleichzeitig sieht man eine Gruppierung ihrer Zellen in drei metamere Bezirke, deren Anordnung den Anlagen der drei Paar Borstensäcke entspricht (Textabb. 2 und 3). Das äußere Aussehen der Larve verändert sich bedeutend. Der prätrochale Abschnitt wächst etwas in die Höhe und es lassen sich in ihm die paarweise angeordneten Verdickungen schon gut unterscheiden — die Anlagen der oberen

Schlundganglien mit einem Paar provisorischer Augen. Das Analbläschen erreicht seine maximale Entwicklung. Die mesodermalen Somiten,

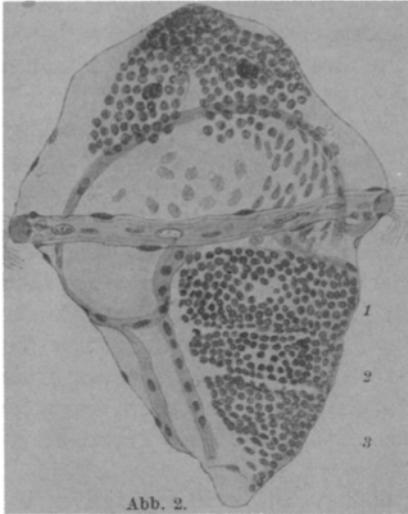


Abb. 2. Larve von *Eupomatus* (Totalpräparat) im Stadium des Beginns der Segmentation des Trochophoralmesoderms. 1, 2, 3 die drei trochophoralen Mesodermsegmente. — Abb. 3. Frontalschnitt durch das in Abb. 2 abgebildete Stadium.

die in diesem Stadium zuerst auftreten, werden als drei Paar Zellanhäufungen gleichzeitig, und nicht ein Paar auf das andere folgend, sichtbar. Dasselbe hat auch SALENSKY (1882) für die Larve von *Nereis* beschrieben. Die Somitenhöhlen entstehen durch ebenfalls gleichzeitige direkte Spaltung der Elemente der Mesodermstreifen an drei Stellen.

5. Im Verlauf der nächsten Phase (Textabb. 4) verschwinden die Wimpern des Prototrochs vollständig und die Larve fällt zu Boden. Der breite Gürtel des Prototrochs wird schmaler, der prätrochale Abschnitt im Volumen kleiner. Im subtrochalen Abschnitt wird das Längen- und Dickenwachstum fortgesetzt, jedoch derart, daß im 1. Segment das Wachstum stark behindert, im 2. nur schwach und im 3. Segment wie früher fortgesetzt wird. Demzufolge verändert der subtrochale Abschnitt seine ursprüngliche Kegelform in eine zylindrische. Alle drei Paar Borstensäcke (1, 2, 3) bilden vollständig entwickelte Borstenbündel (Tori setigeri), die sich schräg rückwärts richten, während



Abb. 4. Frontalschnitt durch eine segmentierte *Eupomatus*-Larve mit drei Paar (1, 2 u. 3) Parapodien.

Borstenbündel (Tori setigeri), die sich schräg rückwärts richten, während

die Borstensäcke selbst, indem sie weiter auswachsen, tief in die Leibeshöhle eindringen. Infolgedessen findet die innere Metamerie der Larve hauptsächlich in der Anordnung der Borstendrüsen ihren Ausdruck, da sich die mesodermalen Somiten mit dem Wachstum des Larvenkörpers so ausziehen, und ihre Zellen derart verstreut werden, daß sie keinen bemerkenswerten Anteil an der Metamerisation des Körpers nehmen. Die Zellen des Mesoderms lagern sich hauptsächlich an den Körperwandungen und auf den Borstenfollikeln ab und das Darmfaserblatt ist sehr schwach angedeutet, die Dissepimente verschwinden vollständig oder sind kaum angedeutet; das dünne somatische Blatt der Somiten differenziert sich stellenweise in einzelne Fasern der Längsmuskulatur. Die Larve fällt zu Boden oder schwimmt nicht hoch vom Boden des Gefäßes. Etwas später bildet das ektodermale Epithel eine ringförmige, unmittelbar hinter dem verschwundenen Prototroch gelegene Verdickung; diese Verdickung wächst auf der rechten Seite des Körpers bald in eine große, nach hinten umgebogene Falte aus; bald darauf bildet sich eine solche Falte auf der linken Seite der Larve. Auf diese Weise wird der Kragen des Wurms angelegt.

Mit der Entstehung der Kragenanlage ist noch eine andere Veränderung in der Larve verbunden, welche darin besteht, daß das erste Paar der dem Kragen am nächsten gelegenen Borstensäcke eine Drehung in der Horizontalebene um 180° vollführt, so daß jetzt die freien Borstenden nicht schräg nach hinten, sondern nach vorn und innen gerichtet sind. Die übrigen Parapodien behalten ihre ursprüngliche Lage.

Die Mehrzahl der Larven erreichten mit Leichtigkeit dieses Stadium. Weiter ging die Entwicklung nicht und die Larven gingen, falls im Wasser keine Nahrung vorhanden war, alle zugrunde. Bei Einführung von Diatomeen wurde die Entwicklung fortgesetzt, doch blieb immerhin dieses Stadium ein kritisches, da der größte Prozentsatz der Larven gerade in dieser Periode zugrunde geht.

6. Während des nächsten Stadiums (Textabb. 5 und 6) liegt die Larve am Boden und ist fast bewegungslos. Zu beiden Seiten des präoralen Abschnitts, dorsal vom Munde, wachsen nach vorn die Anlagen der Kopfkienem, welche das Aussehen von dreilappigen Kopfanhängen annehmen. Der präorale Abschnitt selbst wird zwischen die beiden Kragenlappen hineingezogen und ragt jetzt nur ganz wenig nach vorn hervor. Der Larvenkörper ist fast zylindrisch geworden. Das Körperende wird stumpfer, da das Analbläschen bedeutend reduziert wird. Der Kragen nimmt die Form eines nach hinten umgebogenen Schürzchens an und seine Wandungen werden dünner als im vorhergehenden Stadium. Der hinter dem dritten Chätopodienpaar gelegene Körperteil wächst etwas nach hinten aus und erzeugt zu beiden Seiten ein Paar unbedeutender Verdickungen des Ektoderms, welche die Anlage des vierten

Borstenfollikelpaars darstellen. Das vordere Paar Borstenfollikel, welches mit den Borstenenden nach vorn gerichtet ist, vertieft sich weit in die Leibeshöhle; ihr zellulärer Teil liegt jetzt fast am hinteren Ende des vorderen Segments, während die stark ausgewachsenen Borsten mit ihren freien Enden bis an den Vorderrand des Kragens und bis zur Kopfkümmenanlage heranreichen. An den Chätopodien des 2. und 3. Segments erscheinen jetzt die ersten Häkchen der ventralen Tori uncinigeri. Die Schlundröhre nimmt jetzt den größten Teil des 1. Segments ein, der eiförmige Magen liegt im Bereich des 2. und 3. Segments, und weiter nach hinten erstreckt sich die gekrümmte Darmröhre.

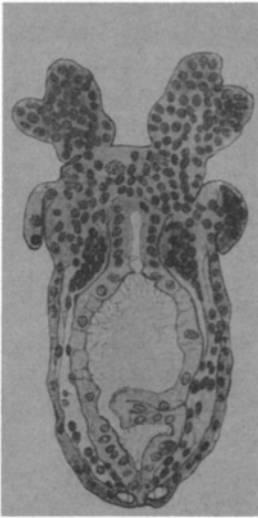


Abb. 5.

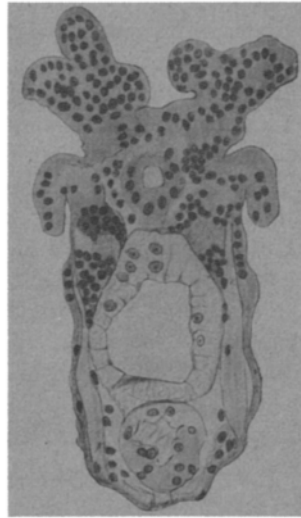


Abb. 6.

Abb. 5 und 6. Zwei Frontalschnitte durch eine *Eupomatus*-Larve vor Beginn der Bildung der Postlarvalsegmente. Die beiden Schnitte aus derselben Serie.

Die Entwicklung der Mesodermstreifenderivate ist merklich vorgeschritten. Es sind schon gut sichtbare Längsmuskelstränge der Körperwand vorhanden; ihre Zellen, sowie auch die Peritonealzellen der Somiten, werden immer kleiner. Es muß hervorgehoben werden, daß alle Mesodermzellen auf diesem Stadium einen einheitlichen Bau und im ganzen Larvenkörper ungefähr dieselben Größenmaße aufweisen. Die am hinteren Darmende gelagerten Mesodermzellen unterscheiden sich in nichts von den übrigen Mesodermzellen des Larvenkörpers. Hier sind keine großen Zellen zu sehen, auch die Polzellen des Mesoderms sind verschwunden und zur Bildung der Mesodermstreifen verbraucht, — alle Mesodermzellen haben ihren embryonalen Charakter verloren. Weder an Längs- noch an Querschnitten ist es mir gelungen, größere embryonale Zellen in der Aftergegend zu finden, die irgendwie an die Urmesoderm-

zellen erinnert hätten. Ebenso wenig finden wir sie auf den Abbildungen des entsprechenden von E. MEYER beschriebenen Stadiums des *Psymphobanchus* (1888, Taf. 23, Fig. 9), während auf den vorhergehenden Stadien dieses Wurmes die mesodermalen Polzellen gut bemerkbar sind.

Das ektodermale Epithel der Körperoberfläche dieses Larvenstadiums ist nicht in allen Teilen gleichmäßig entwickelt. Auf den Kopfkriemen und an den Krageklappen bildet es eine recht dicke Schicht mit zahlreichen Kernen, ebenso wie das Epithel des 1. Segments. Weiter nach hinten, in der Gegend des 2. und 3. Segments, wird das Epithel viel feiner und einschichtig und sieht wie eine dünne Membran mit vereinzelten flachen Kernen aus. In der Aftergegend verdichtet sich wieder das ektodermale Epithel, die Kerne sind hier zahlreicher und größer als in den übrigen Körperteilen, zeigen aber auch keinen embryonalen Charakter. Auf diesem Stadium tritt eine Entwicklungspause ein, deren Dauer ich nicht mit Bestimmtheit feststellen konnte; jedenfalls ist sie nicht kürzer als 48 Stunden.

7. Die Gestaltveränderungen, die nach dieser Entwicklungspause eintreten, sind zunächst wenig bemerkbar. Sie finden darin ihren Ausdruck, daß der hinter dem 3. Segment gelegene Abschnitt des Larvenkörpers zu wachsen und sich zu verlängern beginnt. In der Mitte dieses Abschnitts befinden sich die Anlagen des vierten Borstenfollikelpaares, in welchem sich die ersten Hakenborsten (*Tori uncinigeri*) und dünnen Spießborsten (*Tori setigeri*) differenzieren. Am hinteren Ende, zu beiden Seiten der Afteröffnung, erscheinen zwei polsterförmige Verdickungen des Ektoderms, jede versehen mit einer dünnen Borste; diese Polster sind die Anlagen des fünften Chätopodienpaares. Danach wächst die Hälfte des 4. Segments, die sich vor dem vierten Chätopodienpaar befindet, so stark an, daß diese Chätopodien im hinteren Teil des Segments zu liegen kommen, während das Segment selbst jetzt die Länge aller drei vorderen Segmente zusammen genommen erreicht. Ein kleiner Bezirk des ektodermalen Epithels, welcher das fünfte Follikelpaar von der Afteröffnung absondert, wird jetzt bedeutend dicker. Das 5. Segment wächst und seine Borstenfollikel entfernen sich vom terminalen Bezirk des verdickten Epithels, an dessen Vorderrande sich das sechste Follikelpaar differenziert. Darauf entsteht auf dieselbe Art und Weise das siebente, achte usw. Follikelpaar und das ihnen entsprechende ektodermale Epithel der neuen Segmente (Textabb. 7). Demnach wird dieses in der Gegend der Afteröffnung aufgetretene verdickte ektodermale Epithel zur Wachstumszone für das Ektoderm aller Körpersegmente, angefangen vom vierten, so daß diese Zone ihre Tätigkeit während des ganzen weiteren Wachstums des Wurmes beibehält. Nur das äußere Epithel der ersten drei Segmente und des Kopfes stellt das Ektoderm des Larvenkörpers dar. Diese drei Segmente entstehen durch gleich-

mäßiges Wachstum des Larvenkörpers, während alle übrigen Körpersegmente sich durch terminales Wachstum bilden.

Während das Vorderende der ektodermalen Wachstumszone sich in äußeres Epithel, Parapodien und Nervensystem der neuen Segmente differenziert, vergrößert sich die Menge der Zellen im übrigen Teil der Wachstumszone durch Vermehrung, und außerdem vergrößern sich diese Zellen stark im Umfange, die Zellkerne werden hier hell, bläschenförmig und erhalten je einen scharf umgrenzten runden Nukleolus.

Infolge der Vermehrung der Zellen und der Zunahme ihres Umfanges vergrößert sich auch die Wachstumszone, welche jetzt in Form von zwei gut bemerkbaren runden Polstern zu beiden Seiten der Afteröffnung hervortritt. Allein nicht alle Zellen dieser Polster werden zu großen und aktiven Zellen; die der Afteröffnung am nächsten gelegenen Polsterteile, d. h. die, welche das terminale Körperende einnehmen, bestehen aus kleineren Zellen, welche sich nachher in Schleimzellen der Anahöcker verwandeln. Auf diese Art erweist sich die aktive Wachstumszone nicht genau terminal gelegen, sondern etwas vom hinteren Ende nach vorn verschoben.

Aus der angeführten Beschreibung der Entstehung neuer Segmente ist zu ersehen, daß der Übergang vom letzten, dreisegmentigen Larvenstadium zum jungen, wachsenden Wurm im Ektoderm des hinteren Larvenendes dadurch seinen Ausdruck bekommt, daß sich die ganz kleinen Zellen desselben, welche sich von den übrigen Ektodermzellen des Larvenkörpers in nichts unterscheiden, vergrößern und ihrem Kernbau nach einen embryonalen Charakter erhalten; es geht eine Verjüngung oder Dedifferenzierung der Epithelzellen vor, bevor sich hieraus das Ektoderm der neuen Körpersegmente zu bilden beginnt.

Wir sehen ferner, daß sich auch die mesodermalen Elemente des letzten, dreisegmentigen Larvenstadiums vollständig differenzieren und zur Bildung der inneren Larvengewebe verbraucht werden. Vom embryonalen Mesoderm bleiben in diesem Stadium weder Pol- noch irgendwelche andere größeren und undifferenzierten Zellen zurück, die sich



Abb. 7. Junger *Eupomatia* mit deutlich abgesetzten Larval- und Postlarvalsegmenten.

in die Mesodermstreifen der postlarvalen Segmente hätten differenzieren können, so wie sich die polaren Mesodermzellen (4d) in die Mesodermstreifen der drei Larvalsegmente differenzieren. Jedoch finden wir wieder auf den folgenden fünf- bis sechssegmentigen Stadien in der Leibeshöhle, in der Gegend der Afteröffnung, nicht eine, sondern mehrere große Zellen von jeder Seite, die ihrer Größe nach die mesodermalen Polzellen der Larve um das Zwei- und Dreifache übertreffen. Über den Ursprung dieser Zellen beim jungen Wurm kann ich folgendes aussagen.

An Frontalschnitten durch das Hinterende des aus fünf bis acht Segmenten bestehenden jungen Wurms läßt sich erkennen (Textabb. 8 u. 9), daß aus dem Epithel der Wachstumszone, das aus großen Zellen mit bläschenförmigen Kernen und dunklem, rundem Nukleolus besteht,

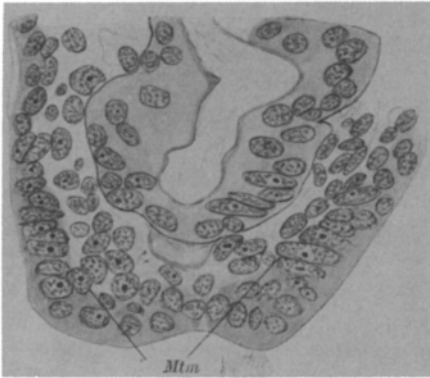


Abb. 8.

Abb. 8. Frontalschnitt durch das Hinterende des Postlarvalabschnitts von *Eupomatius*. *Mtm* Zellen des Cöloemesoderms im Moment des Wanderns aus dem äußeren Epithel.



Abb. 9.

Abb. 9. Ein gleicher Schnitt, einer anderen Serie entnommen.

einige dieser großen Zellen tief in die Leibeshöhle hineinragen, während die anderen, ihnen dicht anliegend und durch nichts im Bau von ihnen unterschieden, in der Leibeshöhle selbst liegen. An Querschnitten durch die Wachstumszone (Textabb. 10, 11, 12 u. 13) sehen wir dieselbe Lage der großen Zellen wie an den Frontalschnitten; dabei ist erkennbar, daß die Zellen, die aus dem Epithel in die Leibeshöhle hineinragen, ausschließlich im dorsalen Teil der Wachstumszone anzutreffen sind. Die aus diesen Abbildungen naturgemäß zu ziehende Schlußfolgerung ist die, daß die neuen Mesodermzellen, die den mesodermalen Somiten der postlarvalen Segmente den Ursprung geben, in die Leibeshöhle aus dem Ektoderm der Wachstumszone — des Orts ihrer Entstehung — hineinwandern. Ihr Zusammenhang mit dem Ektoderm dieses Bezirks ist auf Präparaten so deutlich zu sehen (bei 1—3 μ dicken Schnitten), daß die Voraussetzung einer jeglichen anderen theoretisch möglichen Entstehungsweise derselben ausgeschlossen ist, nämlich die durch Dediffe-

renzung und Vergrößerung der früher differenzierten kleinen Mesodermzellen des Hinterendes des Larvenkörpers.

Auf diese Weise zerfällt die Entwicklungsgeschichte der Körpersegmente von *Eupomatus* in zwei Perioden. In der ersten Periode entstehen nur die drei vorderen Segmente des Wurms, die die Körper-

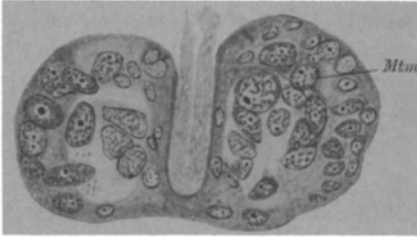


Abb. 10.



Abb. 11.

Abb. 10 und 11. Zwei Querschnitte durch das Analgebiet des jungen *Eupomatus*. *Mtm* Zellen des Cölommesoderms.

segmente der segmentierten Trochophora oder die Larvalsegmente darstellen; in der zweiten Periode entstehen alle übrigen Segmente durch gleichzeitige Absonderung von der Wachstumszone, welche sich vor dem Erscheinen des 4.—5. Segments im Bezirk der Afteröffnung bilden: das sind die Postlarvalsegmente. Die Gegenüberstellung der larvalen Segmente den postlarvalen gründet sich erstens auf die verschiedene Art

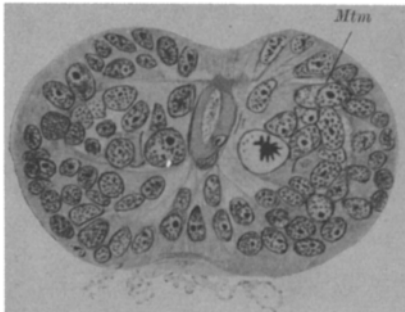


Abb. 12.



Abb. 13.

Abb. 12. Querschnitt durch das Hinterende des Postlarvalabschnitts von *Eupomatus*, etwas vor der Analöffnung. — Abb. 13. Ein gleicher Schnitt wie in Abb. 12, aber mit FLEMING'S Gemisch fixiert.

ihres Wachstums: das Wachstum der segmentierten Trochophora geht auf der ganzen Körperlänge vor sich, während das Auswachsen der Postlarvalsegmente von der an der Afteröffnung liegenden Wachstumszone ausgeht. Zweitens gründet es sich darauf, daß nach Bildung der Larvalsegmente alle Zellen des Larvenkörpers ihren embryonalen Charakter verlieren, und auch das Cölommesoderm der Larve aus kleinen

und differenzierten Zellen besteht, die nicht fähig sind, Somiten zu bilden. Aber der Hauptgrund für eine solche Gegenüberstellung der larvalen und postlarvalen Segmente ist doch der verschiedene Charakter der Segmentierung ihrer Cölomesoderme und der verschiedene Ursprung (das gilt nur für Polychäten) des Cölomesoderms. Das Cölomesoderm der Larvalsegmente, welches wir trochophorales Mesoderm (d. h. das Mesoderm der segmentierten Trochophora) nennen wollen, entsteht aus Urmesodermzellen, d. h. Derivaten des Blastomers 4d, und bildet zunächst kompakte Mesodermstreifen; danach entstehen durch gleichzeitiges Auseinanderweichen der Zellen an drei Stellen der Mesodermstreifen drei Cölomhöhlen der trochophoralen Somiten. Da die Derivate der Blastomere 4d zur Bildung des trochophoralen Mesoderms verbraucht werden, so entsteht das Cölomesoderm der Postlarvalsegmente durch Auswanderung der differenzierten Zellen aus dem ektodermalen Epithel der Wachstumszone, und die metatrochophoralen Somiten entstehen in regelmäßiger Reihenfolge einer nach dem anderen, wobei jeder von ihnen sich unabhängig vom nachfolgenden aus dem hinteren mesodermalen Zellhäufchen in Form einer selbständigen Zellgruppe absondert. Das Stadium der dreisegmentigen Trochophora ist augenscheinlich allen anderen Vertretern der Familie der Serpuliden eigen. Hinweise auf die Gliederung der Larve in drei Segmente finden wir für: *Psymobranchus* (SALENSKY 1882 und E. MEYER 1887), *Pomato-ceros triqueter* (v. DRASCHE 1884), *Pileolaria militaris* (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF 1869 und SALENSKY 1883), *Spirorbis borealis* (SCHIVELY 1897), *Dasychone lucullana* (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF 1869), *Serpula* (SOULIER 1902), *Protula* (MALAQUIN 1903) und andere.

Die Existenz einer Gruppe besonderer Larvalsegmente im Körper der Serpuliden zeigt sich klar während der Ontogenese, besonders der Larvenmetamorphose, und ebenso deutlich bei der Regeneration. Bei der Regeneration eines Vertreters der Serpulidenfamilie — *Spirographis spallanzanii* (P. IWANOFF 1908) — wird eine präanale Wachstumszone für neue Segmente, aus denen das hintere Regenerat bestehen wird, wiederhergestellt, sowie ein kleiner terminaler Bezirk, der aus Schleimdrüsenzellen besteht. Die Wachstumszone besteht aus großen Zellen des äußeren Epithels, welche zum Teil, sich an Ort und Stelle vermehrend, nach vorn ektodermalen Gebilden nacheinander sich absondernder neuer Segmente den Ursprung geben, zum Teil aber — hauptsächlich an der Dorsalseite — in die Leibeshöhle des Regenerats hinüberwandern und hier eine Zellanhäufung bilden, aus der sich die aufeinanderfolgenden mesodermalen Somiten der neuen Segmente differenzieren. Vom Moment der Entstehung der Wachstumszone unterscheidet sich das hintere Regenerat durch nichts in der Art und Weise der Bildung neuer Segmente vom normal wachsenden Hinterende des Wurmes nach seiner

Metamorphose. In beiden Fällen findet eine Differenzierung des ektodermalen Ektoderms zu großen Zellen der Wachstumszone statt; in beiden Fällen geht die Bildung der Somiten und der Segmente selbst mit regelmäßiger Aufeinanderfolge vor sich, und in beiden Fällen verläuft die darauf eintretende Organogenese identisch. Mit anderen Worten — am Hinterende wird eine echte und normale Wachstumszone regeneriert, welche normale Postlarvalsegmente produziert.

Die drei Vorderthorakalsegmente, die bei der Regeneration von *Spirographis* an dem Vorderende des Körperstücks entstehen, sind dieselben drei ersten Segmente, welche den postoralen Abschnitt der segmentierten Larve der Serpuliden darstellen. Da außer ihnen sich an dem Vorderende noch das Prostomium wiederherstellt, so kann man den Schluß ziehen, daß an dem Vorderende des Körperstücks nur diejenigen Teile wiederhergestellt werden, die dem Larvenkörper entsprechen, d. h. nur die Larvalsegmente.

Bei normaler Entwicklung entspringen aus dem Hinterende des Larvenkörpers die Postlarvalsegmente, bei der Regeneration dagegen umgekehrt, — aus dem Vorderende der abdominalen (postlarvalen) Segmente entstehen die larvalen (vorderen thorakalen). Infolgedessen ist die Bildung der drei Vordersegmente auf dem Vorderende des Wurmstücks schon nicht mehr eine Wiederherstellung der normalen Entwicklung und des normalen Wachstums, sondern eine tatsächliche Regeneration. Das macht auch den Unterschied verständlich, daß man nur im vorderen Regenerat die hypotypischen und atavistischen Abweichungen von der normalen Entwicklung beobachten kann, die von mir schon früher (1908) anlässlich der Beschreibung der Regeneration des Vorderendes von *Spirographis* hervorgehoben worden sind.

Es sind hier auch Abweichungen von anderem Charakter zu verzeichnen, welche nur durch die neue Lage der Teile des Regenerats in bezug auf die hinten liegenden alten Segmente des Regenerats hervorgerufen sind; so z. B. die frühere Entwicklung des hintersten der drei regenerierenden Segmente. In dieser Besonderheit ist aber auch eine Ähnlichkeit mit der Ontogenese zu konstatieren: das vordere Larvalsegment wächst langsamer als das hintere, deshalb bleibt auch das vordere Segment bei der Regeneration im Wachstum von den hinteren zurück.

Ungeachtet des Wachstumsunterschiedes der Ektoderme des 1. und 3. Segments im vorderen Regenerat, findet das Wachstum doch auf der ganzen Oberfläche des Regenerats statt, und es ist hier eine Wachstumszone ebensowenig wie auch während der Entwicklung der Larvalsegmente der Trochophora vorhanden.

In der Bildung des Mesoderms der Larvalsegmente können wir natürlich auch keine vollständige Ähnlichkeit bei der Regeneration und Ontogenese erwarten, da die Zelle 4d bei der Regeneration nicht von neuem

erscheinen kann. Deshalb entsteht auch das Trochophoralmesoderm bei der Regeneration anders, nämlich aus den von der ganzen Oberfläche des Regenerats in seine Leibeshöhle hineinwandernden kleinen Ektodermzellen. Etwas unerwartet erscheint eine solche aktive Tätigkeit des Ektoderms bei der Bildung eines völlig anderen Keimblatts. Wahrscheinlich ergibt das Ektoderm mesodermale Zellen nicht als bestimmtes Keimblatt, sondern als das einzige dedifferenzierte Epithel des Regenerats.

Bei der Weiterentwicklung des Trochophoralmesoderms während der Regeneration taucht von neuem eine Ähnlichkeit mit seiner Entwicklung bei der Larve auf, da in beiden Fällen die Bildung der drei Somiten gleichzeitig auf der ganzen Strecke der Mesodermmasse durch Auseinanderweichen ihrer Elemente und Entstehung in dieser Masse der drei Paar regelmäßiger Cölomhöhlen vor sich geht.

2. Spionidae.

Die Regenerationsprozesse bei den Vertretern der Familie der Spioniden (P. IWANOFF 1907) weisen dieselben Unterschiede zwischen den vorderen und hinteren Segmenten des Regenerats auf, wie bei *Spirographis*. Am Hinterende des Wurmstücks wird die Wachstumszone für eine sehr große Anzahl von Segmenten wiederhergestellt, am Vorderende bildet sich aber nur eine mehr oder weniger bestimmte Zahl von Segmenten, bestimmt für jede Gattung dieser Familie: bei *Spio* 12, bei *Nerine* 9—13, bei *Polydora* 6.

Nach Art und Weise der Absonderung der mesodermalen Somiten voneinander und nach den Besonderheiten ihres definitiven Baues sind die Segmente des hinteren Regenerats mit den Postlarvalsegmenten der Serpuliden, und die Segmente des vorderen Regenerats mit den Larvalsegmenten, ganz identisch. Im hinteren Regenerat der Spioniden nimmt das Mesoderm seinen Ursprung ebenfalls aus großen Zellen des ektodermalen Epithels der Wachstumszone, im vorderen Regenerat dagegen entsteht es aus verschiedenen Quellen: zum Teil aus dem Ektoderm, wie im vorderen Regenerat des *Spirographis*, zum Teil aus dedifferenzierten alten Mesodermzellen.

Als neuer Unterschied der Postlarvalsegmente von den larvalen, den man bei den Serpuliden nicht beobachtet, ist bei der Regeneration der Spioniden das Einwandern der Urgeschlechtszellen aus den Geschlechtsdrüsen der alten Segmente in die Postlarvalsegmente, d. h. in das hintere Regenerat, zur Bildung neuer Geschlechtsdrüsen in diesen jungen regenerierten Segmenten; das Einwandern der Urgeschlechtszellen in das vordere Regenerat kommt nicht vor, und in den Larvalsegmenten sind keine Geschlechtszellen vorhanden. Aber die bei *Nerine* gefundenen Verhältnisse scheinen auf den ersten Blick gegen die Richtig-

keit der Annahme zu sprechen, daß das Fehlen der Gonaden für ein charakteristisches Merkmal der Larvensegmente zu halten ist, da bei diesem Wurm nicht nur im 9.—13., sondern in den 35 vorderen Segmenten Gonaden nicht vorhanden sind; in denselben Segmenten fehlen auch die Nephridien; etwas weiter werden wir noch darauf zurückkommen müssen.

Es ist ein Hauptunterschied der Spioniden, besonders von *Nerine*, daß sie eine bedeutend größere Anzahl von Segmenten auf dem Vorderende regenerieren als die Serpuliden. Doch geht auch hier bei der Regeneration die Bildung aller 9—13 Somitenhöhlen gleichzeitig auf der ganzen Strecke der ursprünglich lockeren Masse der Mesodermzellen



Abb. 14.

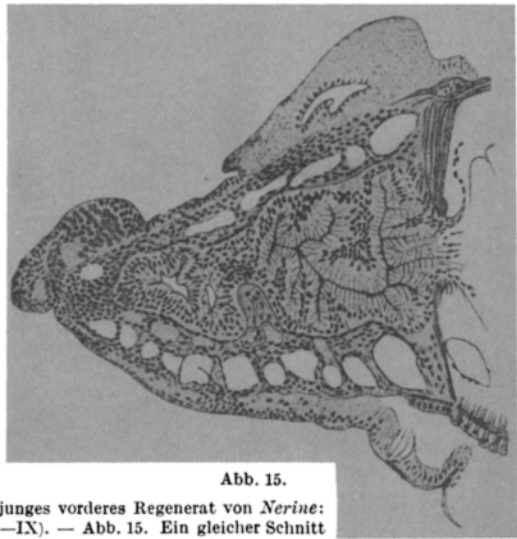


Abb. 15.

Abb. 14. Sagittalschnitt durch ein junges vorderes Regenerat von *Nerine*: Bildung der vollen Somitenzahl (I—IX). — Abb. 15. Ein gleicher Schnitt in einem späteren Stadium der Regeneration von *Nerine*.

durch Entstehung der entsprechenden Anzahl von metameren Spalten vor sich (Textabb. 14 und 15); die Scheidewände zwischen diesen Spaltungshöhlen bestehen zunächst aus lockerem Gewebe und unregelmäßigen Querbalken, danach werden sie flacher und kompakter und bekommen das Aussehen von regelmäßigen Dissepimenten. Doch die ersten Merkmale der Metamerie erscheinen noch vor der Spaltung als eine Reihe von metameren Erweiterungen der ventralen und dorsalen Hauptblutlakunen des Regenerats, während die kleineren seitlichen Blutlakunen sich zu metameren und engeren Ringen verbinden, die die Erweiterungen der ventralen Hauptblutlakune mit den Erweiterungen der dorsalen verbinden. Die Entstehungsursache dieser ersten Metamerie des Blutgefäßsystems ist nicht klar; doch als Folge einer Verengung der Blutlakunen zu Ringgefäßen bei gleichzeitiger Vergrößerung des ganzen

Regenerats im Umfang tritt die Spaltung der mesodermalen Masse ein. Die vordersten zwei bis drei Segmente bleiben in der Entwicklung etwas zurück, was ausschließlich der kegelförmigen, sich nach vorn verengenden Form des Regenerats zuzuschreiben ist.

Die Metamorphose der Spioniden habe ich hauptsächlich an *Spio*-Larven verfolgt, welche mir in großer Anzahl und von verschiedensten Altersstufen zur Verfügung standen. Wenn ich auch nicht viel Larven von *Nerine* untersuchen konnte, so will ich mich doch zuerst der Metamorphose dieses Wurmes zuwenden.

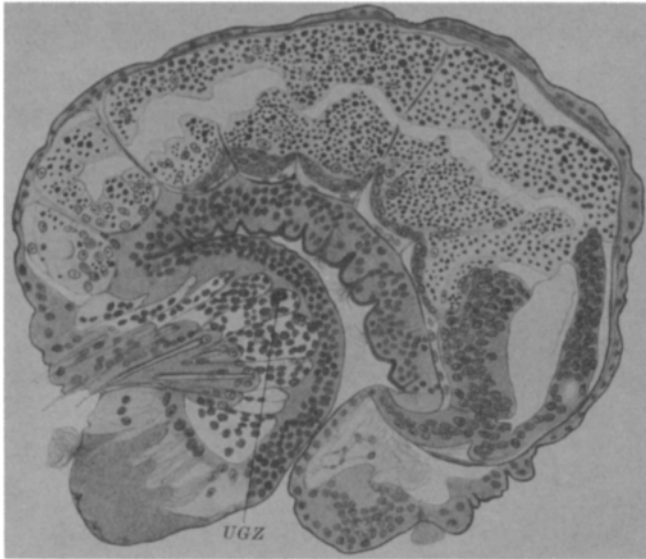


Abb. 16. Sagittalschnitt durch eine *Nerine*-Larve. UGZ Urgeschlechtszellen in den Dissepiementen des Postlarvalabschnitts.

Der Körper der *Nerine*-Larve im Stadium von 17—21 Segmenten ist deutlich in zwei Abschnitte geschieden: in einen vorderen, der ungefähr in gerader Linie in die Länge gezogen ist, sich aber dabei lebhaft krümmen kann und aus neun Segmenten besteht, in denen der grobkörnige Darmkanal grünlich durchschimmert; und in einen hinteren, wenig beweglichen, dorsalwärts gebogenen, der alle übrigen Körpersegmente enthält. An Schnitten einer solchen Larve (Textabb. 16) kann man sehen, daß die Wandungen des Darmkanals in der vorderen Körperabteilung mit Dotterkörnchen angefüllt und stark verdickt sind, so daß er stark erweitert ist, und seine segmentalen Erweiterungen die Hohlräume der Segmente fast vollständig einnehmen. Mesodermzellen sind hier sehr wenig vorhanden, die peritonealen Dissepiemente sind so schwach entwickelt — stellenweise fehlen sie sogar vollständig —, daß die Segmentierung dieser Abteilung fast ausschließlich durch quere Muskelbündel

erfolgt, die in der Gegend des Darmkanals verteilt sind. Die hintere Abteilung des Larvenkörpers besteht an Schnitten, je nach dem Alter der Larve, aus einer verschieden großen Anzahl von Segmenten, wobei bei jüngeren Larven die dorsale Körperwand dieser Segmente bedeutend schwächer entwickelt und kürzer ist als die ventrale, infolgedessen dieser ganze Teil eine starke Krümmung zur Rückenseite hin aufweist. Mit zunehmender Segmentzahl beginnt die dorsale Körperwand die ventrale im Wachstum einzuholen und die ganze hintere Abteilung streckt sich.

Der äußerste terminale hinter dem analen Wimperkranz gelegene Teil des Larvenkörpers enthält sowohl bei jungen als auch bei älteren Larven und erwachsenen Würmern Anhäufungen einzelliger Schleimdrüsen. Die Parapodien des hinteren Abschnittes unterscheiden sich von denen des vorderen dadurch, daß im hinteren Abschnitt die dorsalen Borstensäcke mehr zum Rücken verschoben sind als im vorderen, und daß die ventralen Borstensäcke im vorderen Larvenabschnitt nur die gebogenen Lanzettborsten tragen, während in den hinteren noch Hakenborsten hinzukommen. Auf diesen Unterschied bei *Nerine*-Larven haben schon CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF (1869) hingewiesen; sie beschreiben in den ventralen Borstensäcken, vom 16. Körpersegment beginnend, zweierlei Borsten: Spießborsten und Hakenborsten; auch haben sie beobachtet, daß der „Gallendarm“, d. h. der Dotterkörner enthaltende Darmteil, nur bis zum 15. Segment reicht.

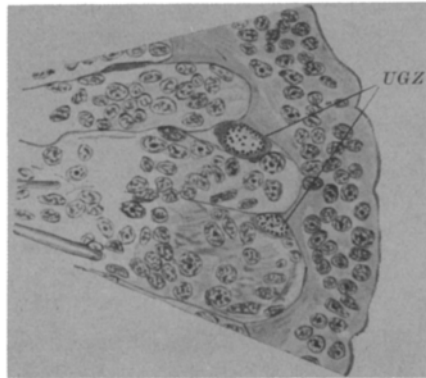


Abb. 17. Ein Teil des in Textabb. 16 abgebildeten Schnittes bei stärkerer Vergrößerung.

An Schnitten kann man noch eine Reihe anderer Eigentümlichkeiten des hinteren Larvenabschnittes beobachten. Die Segmente desselben, deren Durchmesser dem der Vordersegmente gleich ist, sind bedeutend kürzer als die Segmente des vorderen Abschnittes. Die Darmwand ist hier bedeutend dünner, entbehrt jeglicher Einschlüsse und enthält zahlreiche unregelmäßig verstreute Zellkerne. Dabei ist der Darm hier nicht aufgeblasen und füllt bei weitem nicht die ganze Leibeshöhle.

Die Wandungen der Cölohmöhlen in dem hinteren Larvenabschnitt enthalten eine bedeutend größere Anzahl mesodermaler Elemente, die Disseimente sind hier wohlentwickelt und bestehen aus einer großen Anzahl von Peritonealzellen. Im äußersten terminalen Körperende, ungefähr auf der Höhe des analen Wimperkranzes, befindet sich eine

besonders zahlreiche Anhäufung von jungen Mesodermzellen, von denen sich einer nach dem anderen neue Somiten absondern.

Bei aufmerksamer Durchsicht der Schnitte von Segmenten des hinteren Körperabschnitts der *Nerine*-Larve findet man in geringer Zahl große Zellen, die sich von den übrigen Elementen durch ihren großen hellen Zellkern mit sehr regelmäßig verstreuten kleinen Chromatinkörnchen scharf unterscheiden (Textabb. 16 und 17, *UGZ*). In allen bei mir vorhandenen Präparaten von Sagittalschnitten liegen diese Zellen auf der Hinterseite des 3. Dissepiments des hinteren Larvenabschnitts, je eine rechts und links vom ventralen Blutgefäß; ein Paar solcher großen Zellen mit den körnigen Kernen gibt es auch auf dem 4. Dissepiment, und nur in einem Fall fand ich noch ein drittes Paar auf dem 5. Dissepiment. Ihrer Lage und ihrem Bau nach sind diese paarigen Zellen die ersten Urgeschlechtszellen von *Nerine*. Ebenso wie die Ge-

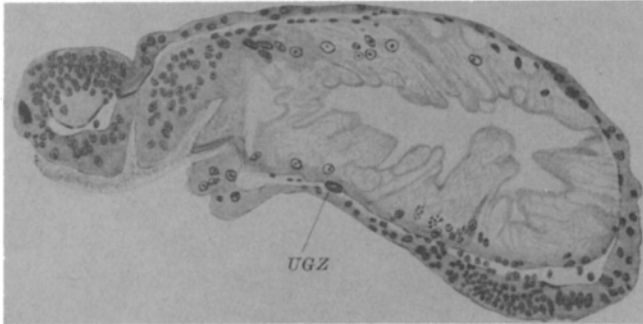


Abb. 18. Sagittalschnitt durch eine sehr junge *Spio*-Larve. *UGZ* Urgeschlechtszellen in den Larvalsegmenten.

schlechtsdrüsen der erwachsenen *Nerine* und ihre einzelnen Urgeschlechtszellen, die in das hintere Regenerat wandern, liegen auch die Urgeschlechtszellen der Larve nicht frei in der Leibeshöhle, sondern sind mit einer Peritonealfalte, nämlich dem hinteren peritonealen Blatt des Dissepiments, bedeckt.

Die jungen, aus 5—10 Segmenten bestehenden *Spio*-Larven zeigen das typische Bild einer Reihe von Segmenten, die ihrem Bau nach den Segmenten der Vorderabteilung der *Nerine*-Larve entsprechen, d. h. sie haben einen stark erweiterten dickwandigen Darm, welcher sich so sehr der Leibeshöhle nähert, daß die Segmenthöhlen die Form sehr enger, an mesodermalen Elementen armer Spalten annehmen, mit sehr schwach entwickelten Dissepimenten, die an den jüngeren Stadien ganz unsichtbar sind. In dem aus 4—5 Segmenten bestehenden Stadium (Textabb. 18, 19 und 20) finden wir schon Urgeschlechtszellen (*UGZ*) in der Zahl von 1—2; sie liegen in der Mittelebene der ventralen Hälfte der Larvenleibeshöhle und können sowohl im Vorderende als auch im Hinter-

ende und im mittleren Körperteil der Larve vorkommen, ohne an ein bestimmtes Segment gebunden zu sein. Im mittleren Körperteil einer

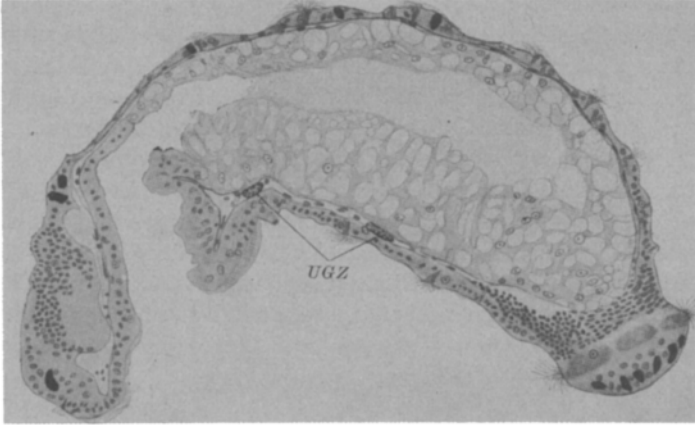


Abb. 19. Sagittalschnitt durch eine nur aus Larvalsegmenten bestehende *Spiro*-Larve; das Stadium ist etwas älter als das der Textabb. 18.

solchen Larve fallen die Urgeschlechtszellen nicht sofort auf, da sie flach sind und zwischen der ventralen Darmwand und der Körperwand



Abb. 20. Ein Teil des auf Textabb. 19 abgebildeten Sagittalschnitts durch eine *Spiro*-Larve bei stärkerer Vergrößerung.

eingepreßt sind. Besser sind sie in dem Falle zu sehen, wenn sie im Mund- oder folgenden Segment liegen, da hier der Darm etwas weiter von der Körperwand absteht und die Urgeschlechtszellen nicht zusam-

mendrückt. In dieser Lage kann man bemerken, daß die Urgeschlechtszelle dem Darm dicht anliegt und von dem von ihr emporgehobenen Blatt der Splanchnopleura bedeckt ist.

Bei *Nerine* besteht der vordere Abschnitt aus 9—15 Segmenten; bei *Spio*-Larven beginnen die Segmente, denen die Eigentümlichkeiten des Vorderabschnitts eigen sind, fast immer mit dem 13. Segment, und der Vorderabschnitt dieser Gattung besteht aus 12 Segmenten. Beim erwachsenen *Spio* enthalten die ersten 12 Segmente keine Geschlechtszellen; sie erscheinen erst vom 13. Segment an. Wenn die Segmente des Körpers der *Spio*-Larve die Zahl 16—20 erreichen (was ungefähr dem oben beschriebenen Stadium der *Nerine*-Larve entspricht), so häufen sich die Urgeschlechtszellen, die dann schon infolge eingetretener Vermehrung durch Teilung an Zahl zugenommen haben, im 13. und 14. Seg-

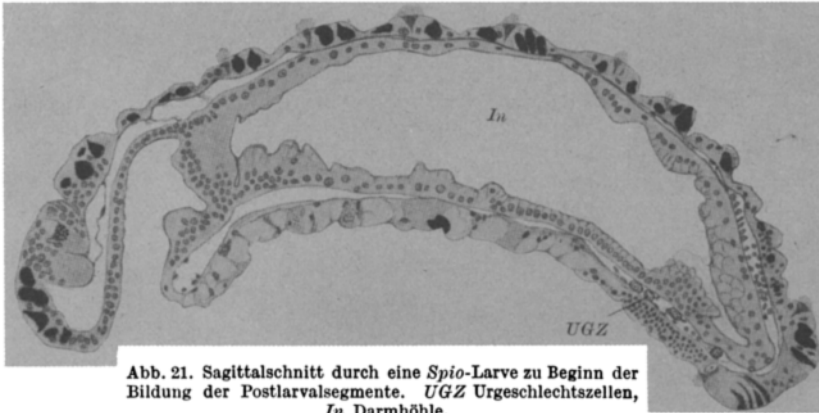


Abb. 21. Sagittalschnitt durch eine *Spio*-Larve zu Beginn der Bildung der Postlarvalsegmente. UGZ Urgeschlechtszellen, In Darmhöhle.

ment und verschwinden aus dem vorderen Larvenabschnitt (Textabb. 21). Im Verlauf des weiteren Auswachsens neuer Segmente gehen die Urgeschlechtszellen, die bis dahin unter der Splanchnopleura des Darmes in der medialen Bauchlinie desselben lagen (Textabb. 22), zuerst in das mediane lockere ventrale Mesenterium über, und danach, mit Umbildung desselben in das definitive zweischichtige Mesenterium (Textabb. 23), verbleiben einige Urgeschlechtszellen zwischen den Mesenteriumblättern und wandern längs derselben in die hinteren Segmente, während die übrigen Urgeschlechtszellen in die Dissepigmente zwischen beiden Blättern hinaufkriechen und hier die Anlagen der beiden Geschlechtsdrüsen jedes Dissepigments bilden. Gleichzeitig vermehren sich die Urgeschlechtszellen beständig durch amitotische Teilung.

Der Migrationsprozeß der Urgeschlechtszellen aus den vorderen Segmenten in die hinteren läßt sich auch bei anderen Spionidenlarven beobachten und findet zweifellos auch bei der *Nerine*-Larve statt, obwohl ich nur einige spätere Stadien derselben habe untersuchen können. Doch

in einer Hinsicht unterscheidet sich die *Nerine*-Larve von der der *Spio*. Auf der Textabb. 16 ist zu sehen, daß bei *Nerine* die vorderste Urgeschlechtszelle nicht im 1. Segment des hinteren Larvenabschnittes, d. h. nicht im 1. Postlarvalsegment liegt, sondern im 5., d. h. bei der abgebildeten Larve, die neun Larvalsegmente hat, im 14. Segment. Daraus folgt, daß während die Urgeschlechtszellen der *Spio*-Larve sich in allen Postlarvalsegmenten festsetzen, sie bei der *Nerine*-Larve nicht nur die Larvalsegmente verlassen, sondern je nach der Bildung neuer

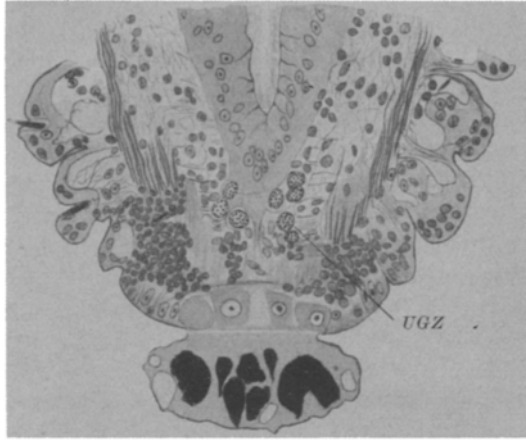


Abb. 22. Frontalschnitt durch das Ende des Postlarvalabschnitts einer *Spio*-Larve.

Postlarvalsegmente noch weiter nach hinten hinüberwandern und nicht sich in den vordersten von ihnen festsetzen. Bei der erwachsenen *Nerine* treten die Geschlechtsdrüsen vom 30. bis 35. Körpersegment auf, d. h. die Urgeschlechtszellen fangen erst vom 26. Postlarvalsegment an, sich festzusetzen.

Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Spioniden geht etwas anders als bei den Serpuliden, vor sich. Das Wachstum der letzteren nimmt anfangs längs des ganzen Larvenkörpers einen gleichmäßigen Verlauf, verlangsamt sich danach vorn, behält aber seine frühere Intensität am Hinterende bei und wird schließlich bis zum Moment der Bildung einer Wachstumszone für die Postlarvalsegmente ganz eingestellt. Bei den Spionidenlarven geht das Wachstum der fünf oder sechs vordersten Larvalsegmente ebenso gleichmäßig in allen Teilen der sechs-

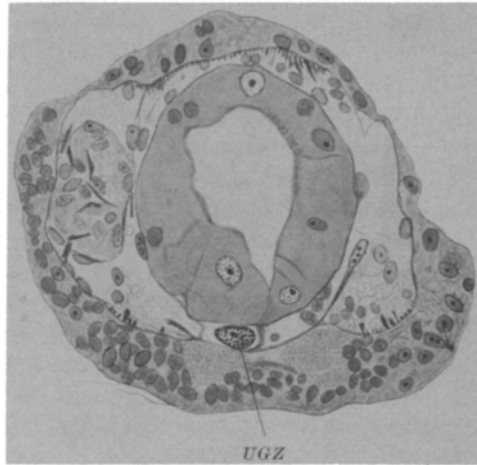


Abb. 23. Querschnitt durch ein Postlarvalsegment einer *Spio*-Larve.

segmentigen Larve vor sich, konzentriert sich jedoch allmählich am Hinterende, und die Bildung der folgenden Segmente erfolgt jetzt am Hinterende, wo die Ektodermzellen sich zu vermehren fortfahren. Während dieser Zeit geht in jedem der früher gebildeten Segmente die Differenzierung des ektodermalen Epithels in das definitive Deckepithel, in die metameren Häufchen einzelliger Schleimdrüsen und in die metameren Wimpergürtelzellen vor sich. Infolge der Differenzierung des 7., 8.—12. Segments wird die Zone der sich vermehrenden Ektodermzellen immer mehr verengt, und später, wenn die folgenden Segmente sich zu bilden beginnen, entsteht schließlich eine schmale gürtelförmige Wachstumszone für alle übrigen Körpersegmente.

Die Unähnlichkeit in der Entstehung der Larvenssegmente der Spioniden mit der der Serpuliden besteht demnach darin, daß das Körperwachstum der Spionidenlarven allmählich zum Hinterende verlegt wird und sich hier allmählich in der Wachstumszone konzentriert, so daß der Moment der Segmentbildung, welcher der Verwandlung der Larve in den wachsenden Wurm entsprechen würde, nicht genau festgestellt werden kann, um so mehr, da die Larve bis zur Bildung einer großen Segmentzahl fortfährt, eine pelagische Lebensweise zu führen.

Der histologische Bau des äußersten Hinterendes des Körpers der Larve, die schon aus 20—25 Segmenten besteht, zeigt, daß das Ektoderm der Wachstumszone aus großen Zellen mit großen Kernen und deutlich sichtbaren Nukleolen besteht. Ebensolche große Zellen liegen hier auch in der Leibeshöhle; in beiden Zellarten kommen oft zwei oder drei Nukleolen im Kerne vor, was auf ihre Vermehrung hinweist. In einer bestimmten Entfernung vom terminalen Körperende, das aus Schleimdrüsen besteht, und etwas vor dem Telotroch, sehen wir auf Quer- und Frontalschnitten deutlich (Textabb. 24 und 25, *Mtm*) den engen Zusammenhang zwischen den großen Ektodermzellen und den Zellen, die in der Leibeshöhle liegen. Hier wandern einige Zellen der ektodermalen Wachstumszone, hauptsächlich aus ihren dorsolateralen Teilen, in die Leibeshöhle, andere trifft man im Zustande direkter Teilung, wobei eine Tochterzelle noch im Ektoderm liegt, während die andere schon in die Leibeshöhle eingedrungen ist. Auf dieselbe Weise entsteht das Mesoderm aus der ektodermalen Wachstumszone in allen späteren Stadien der Larve, und auch beim jungen wachsenden Wurme.

Bei Untersuchung von Querschnitten durch den etwas vor dem Telotroch liegenden Körperteil bei ganz jungen, noch aus 6—8 Segmenten bestehenden *Spio*-Larven finden wir, daß das Ektoderm hier bedeutend dünner ist als bei alten Larven, und hauptsächlich aus kleinen Zellen besteht, deren Kerne sich von den Kernen in den anderen Teilen des Körpers nicht unterscheiden; nur selten kommen größere Kerne mit deutlich sichtbaren Nukleolen vor. In der bei einer solchen Larve sehr

engen Leibeshöhle zu beiden Seiten des Darmes, in der Nähe der Afteröffnung, liegen ein paar Haufen sehr großer Mesodermzellen, die durch ihre Größe und die Größe ihrer Kerne und Nukleolen (welche außerordentlich scharf umgrenzt und von einem hellen Hof umgeben sind) die allergrößten Ektodermzellen

bedeutend übertreffen (Textabb. 26). Das Eindringen der Ektodermzellen in die Leibeshöhle läßt sich nicht beobachten; ebensowenig ein Übergang der Ektodermzellen in Mesodermzellen, wie auch überhaupt zwischen ihnen jeglicher Zusammenhang fehlt. Die Genese dieser

Mesodermzellen sowohl aus dem Ektoderm als auch aus irgendwelchen anderen Geweben läßt sich auf diesem Larvenstadium nicht konstatieren. Dieser Umstand, sowie auch die bekannten Angaben über die frühere Entwicklung des Mesoderms, zwingen zur Schlußfolgerung, daß die großen Mesodermzellen hier, ebenso wie bei der dreisegmentigen *Eupomatius*-Larve, Derivate des Blastomers 4d sind.

Das Cölomesoderm der reifen Spionidenlarven und des jungen wachsenden Wurms entsteht somit auf andere Weise als bei der jungen sechssegmentigen Larve. Es erweist sich jedoch als recht schwer, den Moment des Wechsels in der Ursprungsweise des Mesoderms festzustellen. Die Sache ist die, daß der Hauptunterschied dieser zwei verschiedenen Entstehungsweisen des Mesoderms darauf beruht, daß bei älteren Spionidenlarven in der Wachstumszone im Ektoderm große



Abb. 24. Frontalschnitt durch das Hinterende des Postlarvalabschnitts bei der *Spio*-Larve. *Mtm* Zellen des Metatrochophoralmesoderms, aus dem äußeren Epithel auswandernd.

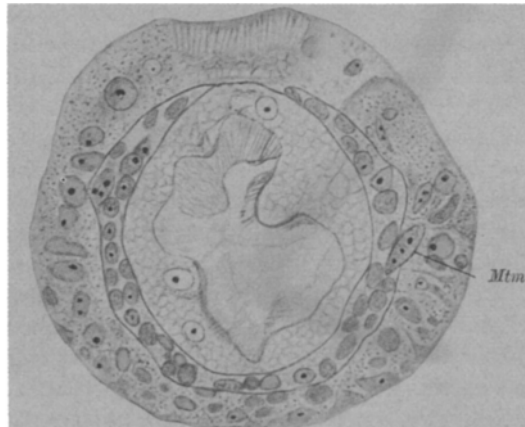


Abb. 25. Querschnitt durch das Hinterende des Postlarvalabschnitts einer ausgewachsenen Larve etwas vor dem Telotroch; *Mtm* aus dem äußeren Epithel auswandernde Zellen.

bei älteren Spionidenlarven in der Wachstumszone im Ektoderm große

Zellen vorhanden sind, die in die Körperhöhle migrieren, während bei jungen Larven fast alle Ektodermzellen gleich klein sind. Allein schon vom Stadium der neunsegmentigen Larve an tauchen unter diesen kleinen

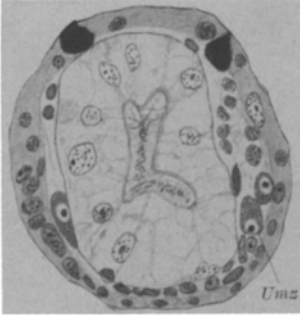


Abb. 26. Querschnitt durch das Hinterende einer sehr jungen (5—6-segmentigen) *Spio*-Larve. *Ums* Polzelle des Trochophoralmesoderms.

Ektodermzellen bedeutend größere auf, die die Maße und das Aussehen derer annehmen, die in späteren Stadien in die Körperhöhle einwandern; jedoch auf dem Stadium der 9—10segmentigen Larve findet solch eine Migration noch nicht statt und die Bildung des Mesoderms geht von den großen Zellen aus, die zu beiden Seiten des Darmes liegen und ihrem Aussehen nach sich durch nichts von den Urmesodermzellen unterscheiden. Auf welchem Stadium die Urmesodermzellen vollständig aufgebraucht werden und die großen Ektodermzellen in die Körperhöhle zur Bildung des Mesoderms

zu migrieren anfangen, ist schwer festzustellen. Jedenfalls liegt dieses Stadium bei *Spio* zwischen dem 7- und 14segmentigen. Der oben beschriebene Charakter und die Zahl der mesodermalen Elemente in den ersten 12 und in den übrigen Segmenten der *Spio*-Larven weist darauf hin, daß der Übergang der einen Entstehungsweise des Mesoderms in die andere genau gleichzeitig mit der Bildung des 13. Segments stattfindet.

Wir finden demnach bei Spioniden während der Mesodermentwicklung dieselben Verhältnisse wie bei Serpuliden. In den Larven beider Familien entsteht das Mesoderm in den Larvalsegmenten aus den Urmesodermzellen, d. h. Derivaten des Blastomers 4d, während in den Postlarvalsegmenten es aus dem Ektoderm entsteht. Doch haben alle Serpuliden immer drei Larvalsegmente, bei Spioniden hingegen ist die Zahl der Larvalsegmente sogar bei verschiedenen Individuen derselben Art einigen Schwankungen unterworfen und die Gattungen der Familie haben ihrer eine verschiedene Zahl. Außerdem ist das dreisegmentige Stadium der Serpuliden von dem Entstehungsmoment der folgenden Segmente durch eine Pause von bestimmter Zeitdauer getrennt. Im Verlauf dieser Pause zeigt die Struktur der Ektoderm- und Mesodermzellen eine gewisse histologische Vollendung, doch am Ende der Pause dedifferenzieren sich die Ektodermzellen des Hinterendes und es entsteht hier eine Bildungszone für das Mesoderm der neuen Postlarvalsegmente. Bei den Spioniden hingegen tritt eine solche Pause nicht ein, und die aufeinanderfolgende Entstehung der Larvalsegmente zu ebensolcher Entstehung der Postlarvalsegmente allmählich übergeht. Dieses erklärt sich dadurch, daß bei Spioniden zur Zeit der Entstehung der Postlarvalsegmente im hinteren Larvenende entweder die Ektodermdifferentierung

noch nicht beendet ist, oder die Dedifferenzierung der Ektodermzellen der hinteren Larvalsegmente etwas früher anfängt, bevor das Mesoderm der Larvalsegmente seine Entwicklung beendet hat. Infolgedessen tritt hier der Moment der vollen Differenzierung des Ektoderms der Larvalsegmente nicht ein.

Ebenso wie bei Serpuliden entstehen während der Regeneration am Hinterende bei Spioniden eine große Anzahl von Postlarvalsegmenten, deren Entstehungsweise bei der Regeneration genau dieselbe ist wie bei dem normalen Wachstum der Larve oder des jungen Wurms. In beiden Fällen entsteht am Hinterende nur das Aftersegment mit seinen spezifischen Zellen (z. B. Schleimdrüsenzellen) und die Wachstumszone für die Postlarvalsegmente. Am Vorderende regenerieren auch bei Spioniden nur die Larvalsegmente, genau so viele, wieviel Larvalsegmente dieser Spezies zukommen.

Somit kann man sagen, daß in beiden Familien am Vorder- und Hinterende alle Teile der segmentierten Annelidentrochophora regenerieren.

Unter den anderen Polychäten sind die Larvalsegmente am deutlichsten in der Familie der Chätopteriden ausgedrückt, wo sie sich sogar beim erwachsenen Wurm durch ihr Aussehen scharf von den übrigen Segmenten unterscheiden. Die Larve von *Chaetopterus variopedatus* ist, laut Beschreibung von ENDERS (1909), der die Angaben BERANECKS (1884) ergänzt, nach mesotrochalem Typus gebaut. Der Larvenkörper ist länglich, mit einem kapuzenförmigen Kopflappen und mit einem kleinen Saugwärtchen am Hinterende. Die Larve besitzt einen Wimpergürtel, welcher in jungen Stadien nicht weit vom Hinterende gelegen ist, in späteren jedoch, infolge der Entwicklung des hinter diesem Gürtel gelegenen Larvenabschnitts, näher zur Körpermitte hin zu liegen kommt. Der Wimpergürtel teilt den Körper in zwei Hälften. Auf der Ventralseite der größeren, vorderen Hälfte erscheinen die Anlagen aller neun Parapodienpaare gleichzeitig, die den Segmenten des zukünftigen vorderen Körperabschnitts des Wurms entsprechen; diese Segmente sind breit, aber stark verkürzt und sehr scharf von den folgenden Segmenten abgegrenzt. Zu gleicher Zeit entsteht gleich hinter dem ersten Wimpergürtel ein zweiter; während der erste Wimpergürtel dasjenige Segment darstellt, welches beim erwachsenen *Chaetopterus* mit großen seitlichen flügelartigen Auswüchsen versehen ist und dem folgenden mittleren Körperabschnitt angehört, repräsentiert der zweite Wimpergürtel das 2. Segment dieses mittleren Körperabschnitts und ist ebenso gestaltet wie alle übrigen Segmente dieses Abschnitts.

Über die inneren Prozesse der Larvenentwicklung ist uns nichts bekannt. *Chaetopterus variopedatus* regeneriert sein Vorderende, und nach Befunden GRAVIERS (1909) differenzieren sich aus dem Vorderregenerat

neun Segmente des Vorderabschnitts des Wurmkörpers und das Segment mit den flügelartigen Auswüchsen, dessen erste Anzeichen bei jungen Larven in der Nähe des hinteren Körperendes erscheinen. Diese Tatsachen aus der Entwicklung und Regeneration zeigen, daß das „flügelartige“ Segment das hinterste aller Larvensegmente ist, deren volle Zahl, es eingerechnet, 10 ist, aber bis zu 13 steigen kann.

Ebensolche Larven, deren Entwicklung und Segmentierung in der Vorderhälfte anders verläuft als in der Hinterhälfte, sind auch für andere Chätopteriden beschrieben, so z. B. für *Telepsavus* (BUSCH 1851, CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF 1869) und für *Phyllochaetopterus* (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF 1869). Die Regenerationsprozesse bei diesen Formen sind unbekannt, doch läßt sich voraussetzen, daß, falls sie überhaupt fähig sind, das Vorderende zu regenerieren, hier dieselben Segmente, wie auch bei *Chaetopterus* wiederhergestellt werden müssen.

GRAVIER teilt bei Beschreibung des vorderen Regenerats von *Chaetopterus* mit, daß die regenerierenden Exemplare im Meer gefangen waren und daß ihrer Regeneration Autotomie vorhergegangen sein mußte; und da die Autotomie bei diesem Wurm nur an der Grenze zwischen dem flügelartigen Segment und dem ihm folgenden stattfindet, so beschreibt dieser Verfasser die Regeneration des Vorderendes als Wiederherstellung aller autotomierten vorderen Segmente. Doch aus den Versuchen über Regeneration bei *Spirographis* und *Nerine* ist zu ersehen, wie gering für die Anzahl der Segmente des Vorderregenerats die Bedeutung des Körpergebietes ist, in dem der Durchschnitt geschehen ist; es ist ganz irrelevant, an welcher Stelle das Tier durchgeschnitten wird; immer wird am Vorderende ein und dieselbe Anzahl von Segmenten wiederhergestellt, nämlich nur die Larvalsegmente. Infolgedessen regenerieren auch bei *Chaetopterus* am Vorderende 10—13 Segmente nicht deshalb, weil so viele Segmente abgetrennt worden sind, sondern, weil es 13 Larvalsegmente besitzt. Die Tatsache jedoch, daß die Autotomie nur an einer bestimmten Körperstelle stattfindet, an der Grenze zwischen den Larval- und Postlarvalsegmenten, findet wahrscheinlich ihre Erklärung in Anpassungserscheinungen, die durch die strenge Körperdifferenzierung dieses Wurms in Abschnitte bedingt ist.

Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, daß zu diesen drei Polychätenfamilien, welche zweifellos morphologisch gesonderte Larvalsegmente besitzen, noch viele andere hinzuzufügen wären, wenn unsere Kenntnis der Metamorphose und Struktur ihrer Larven detailliert genug wäre. Aus Ermangelung einer solchen können wir nur auf Grund einiger Merkmale das Vorhandensein eines gesonderten larvalen Körperabschnitts voraussetzen. — So tritt bei *Nereis* gleich nach der Bildung der drei ersten Segmente, die sich fast gleichzeitig differenzieren, eine gewisse Pause vor der weiteren Segmentbildung ein (SALENSKY 1882, HEMPEL-

MANN 1910). Bei der reifen *Nereis* beginnen die Geschlechtsdrüsen mit dem 4. Segment, wogegen die ersten drei immer ungeschlechtlich und deshalb zweifellos den Larvalsegmenten der Serpuliden homolog sind. Nach DRASCHE (1884) tritt bei *Hermione* eine ebensolche Pause nach der Bildung des 3. oder 4. Segments ein. Bei *Polynoë* tritt nach HÄCKER (1895) die Pause nach vollendeter Bildung von sieben Segmenten ein; eine solche Larve mit sieben Paar gut entwickelter Parapodien nennt HÄCKER Nektöchäte. Laut H. EISIG (1898) tritt bei den Capitelliden nach der Formierung von neun Segmenten ebenfalls eine Pause ein. — Es ist möglich, daß in allen diesen Fällen der Entwicklungsstillstand die Grenze zwischen Larval- und Postlarvalsegmenten bedeutet. Doch wie wir aus der Entwicklung der Spionidenlarven wissen, braucht eine solche Pause nicht unbedingt einzutreten, und in so einem Falle fällt dies äußere Kriterium zur Bestimmung der Grenze zwischen den Larval- und Postlarvalsegmenten fort.

Bei solchen Formen wie *Arenicola* entstehen, wie aus den vortrefflichen Untersuchungen von LILLIE (1906) geschlossen werden kann, alle Somiten auf der ganzen Körperlänge der Larve und des Wurms aus Urmesodermzellen, es bleibt also die Entstehungsweise des Mesoderms in den Larval- und Postlarvalsegmenten immer gleichartig. Dem *Arenicola* ist in dieser Hinsicht auch die *Aricia* ähnlich (SALENSKY 1883), ebenso wie auch alle Oligochäten, in denen bis zu den spätesten Entwicklungsstadien die Urmesodermzellen, die Derivate des Blastomers 4d, erhalten bleiben.

Ausführlicher wird über die unterscheidenden Merkmale des Mesoderms in den Larval- und Postlarvalsegmenten bei Oligochäten etwas weiter gesagt werden. Was *Arenicola* anbetrifft, so können wir über seine Larvalsegmente sehr wenig aussagen, weil die unterscheidenden Merkmale nur bei sorgfältiger Untersuchung nachweisbar sind. Doch die Art des Wachstums der vorderen Segmente, die ein für die Larvalsegmente sehr charakteristisches Merkmal ist, ist auch bei *Arenicola* festgestellt, und zwar mit Hilfe der fruchtbaren Methode von Prof. CHILD (1917) für die Bestimmung der Intensitätsverteilung oder der Gradienten des Metabolismus der Gewebe während verschiedener Entwicklungsperioden. Mit dieser Methode hat CHILD bei der *Arenicola*-Larve gefunden, daß die Empfindlichkeit für giftige Lösungen, die die Intensitätsstufe des Stoffwechsels und der Vermehrung der Zellen eines bestimmten Larvenbezirks aufweist, sich vom Kopfende bis zum 3. oder 4. Segment deutlich vermindert, während vom 4. Segment an die Empfindlichkeit sich dem Hinterende der segmentierten Larve entgegen wieder erhöht, wo sich die Wachstumszone bildet. Es gibt also im Larvenkörper zwei abge sonderte Empfindlichkeits- oder Metabolismusgradienten, von denen der vordere, der Art des Wachstums nach, den

Larvalsegmenten entspricht. Wir können daraus folgern, daß der Körper des *Arenicola* und wahrscheinlich auch der *Aricia* nicht weniger als drei Larvalsegmente besitzt, vielleicht etwas mehr, da wir aus den Verhältnissen bei Spioniden wissen, daß die hinteren Larvalsegmente, bei *Arenicola* das 4., 5. und 6., nach ihrer Wachstumsweise allmähliche Übergänge zum terminalen Wachstum darstellen können.

Bei *Polygordius* und den anderen Archianneliden entsteht das ganze Cölomesoderm, ebenso wie bei *Arenicola*, *Aricia* und den Oligochäten, aus der Urmesodermzelle 4d. Alle Somiten des *Polygordius*-Körpers bilden sich dabei ganz gleichartig von der unteren Hemisphäre der kugelförmigen Trochophora, alle Somiten und Segmente weisen einen vollständig gleichartigen definitiven Bau auf und enthalten Geschlechtsdrüsen. Alle Körpersegmente des *Polygordius* sind demnach Postlarvalsegmente, welche direkt vom Afterende der sphärischen, unsegmentierten Trochophora aus wachsen. Infolgedessen ist der larvale Abschnitt des *Polygordius*-Körpers ausschließlich durch das Prostomium und das Mundsegment dargestellt, die sich direkt aus dem kugelförmigen Trochophora-Körper entwickeln; infolgedessen muß man voraussetzen, daß am Vorderende des Wurmstücks nur der Kopfappen und das Mundgebiet regenerieren können. Tatsächlich geht die Neubildung des abgeschnittenen Vorderteils — laut mündlicher Mitteilung von K. DAWYDOFF, der die Regeneration der Archianneliden untersucht hat — gerade so vor sich: auf dem Vorderende von *Polygordius* wird nur der Kopfappen und der Mund durch Morphallaxis des der Wunde anliegenden Segments wiederhergestellt, und bei *Protodrilus* wird ebenfalls nur der Kopfappen wiederhergestellt, doch entsteht er hier durch regelrechte Regeneration. Das Cölomesoderm von *Polygordius* entsteht auf der ganzen Länge seiner Ausdehnung aus den Derivaten von 4d. Dementsprechend entsteht bei der Regeneration des Hinterendes, wie das die Untersuchungen K. DAWYDOFFS (1905) ergeben haben, das Mesoderm des Regenerats durch Dedifferenzierung des alten Mesoderms. Deshalb leugnet K. DAWYDOFF rein a priori die Möglichkeit einer Entstehung des Cölomesoderms aus dem Ektoderm bei jeglichen Anneliden; das dürfte wohl aber kaum genügend begründet sein, schon allein deswegen, weil von allen Forschern bei den Polychäten eine derartige Entstehungsweise des Mesoderms bei der Regeneration beschrieben wird. *Polygordius* nimmt in dieser Hinsicht eine Sonderstellung ein und ist in dem normalen und regenerativen Entwicklungsgang des Mesoderms mehr den Oligochäten ähnlich.

II. Oligochaeta.

Die Heteronomie der Körpersegmente der Polychäten findet ihren Ausdruck, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, hauptsächlich in folgenden Eigentümlichkeiten, durch welche sich die Larval- und Post-

larvalsegmente voneinander unterscheiden. 1. Das Cölommesoderm der Larvalsegmente (Trochophoralmesoderm) entsteht bei der embryonalen Entwicklung aus 4d, das der Postlarvalsegmente (= Metatrochophoralmesoderm) hingegen gewöhnlich aus der ektodermalen Wachstumszone; die Metamerisierung des Mesoderms der Larvalsegmente in den Somiten geht anders vor sich als im Metatrochophoralmesoderm, und es setzt eine gleichzeitige Teilung der ursprünglich kompakten, später lockeren mesodermalen Masse in eine regelmäßige Reihe von Metameren ein, die durch Entstehung anderer metameren Körperorgane hervorgerufen wird. 2. Bei der Regeneration des Vorderendes werden hier nur die Larvalsegmente wiederhergestellt, wobei sie ohne Wachstumszone entstehen, und ihr Trochophoralmesoderm, welches anfangs das Aussehen eines lockeren, einheitlichen Gewebes hat, teilt sich, genau ebenso wie bei der embryonalen Entwicklung, mit einem Mal und nicht selbständig in Somiten, sondern in Abhängigkeit von anderen metameren Organen. 3. In der endgültigen Struktur der Larvalsegmente lassen sich beständig verschiedene Abweichungen, hauptsächlich in Mesodermderivaten, von der Struktur der Postlarvalsegmente beobachten; von diesen Abweichungen erscheint die Abweichung im Bau des Blutgefäßsystems am beständigsten; die Nephridien fehlen in den Larvalsegmenten entweder ganz, oder haben, falls vorhanden (Serpulidae), einen aberranten Charakter und entstehen auf andere Art und Weise als in den Postlarvalsegmenten.

Einige solcher Abweichungen, hauptsächlich in den Mesodermderivaten, sind schon lange im Bau einiger Vordersegmente, der sogenannten „Kopfsegmente“ der Oligochäten nachgewiesen worden (RATZEL 1867, SEMPER 1876, BÜLOW 1883 und P. IWANOFF 1903). Zu solchen anatomischen Abweichungen gehören folgende: das Fehlen des circumintestinalen Blutgefäßnetzes und der Chloragogenzellen in diesen Segmenten, die besondere Lage und Verteilung der Blutgefäße, das Fehlen der Nephridien und Geschlechtsdrüsen. Zu diesen allgemein verbreiteten Merkmalen können noch einige andere hinzugefügt werden, die nur ganz bestimmten Familien zukommen: so fehlen bei vielen Naididen die Dissepimente in den „Kopfsegmenten“, und oft auch fehlen hier die Rückenborsten. Die Anzahl der Kopfsegmente ist für jede Oligochätenfamilie beständig. Bei Lumbriculiden sind es sieben, bei Tubificiden fünf, bei Naididen, nach den erschöpfenden Untersuchungen von D. LASTOTSCHEKIN (1922) an einer großen Zahl von Arten aller Gattungen dieser Familie, sind es entweder fünf (Unterfamilie Naidinae) oder sieben (Unterfamilie Pristininae); fünf Kopfsegmente haben auch die Lumbriciden; die Euchyträiden sind wenig untersucht worden; sie haben allem Anschein nach drei Kopfsegmente.

Daß die Kopfsegmente der Oligochäten nichts anderes als Larvalsegmente sind, beweist auch die Tatsache, daß nur diese Segmente bei

der Regeneration und bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung an dem Vorderende wiederhergestellt werden. So geschieht es bei *Lumbriculus* und den meisten Naididen, d. h. gerade bei solchen Formen, welchen eine äußerst große und vollkommene Fähigkeit der Regeneration und ungeschlechtlichen Fortpflanzung eigen ist. Da diese Fortpflanzungsart bei ihnen eine normale und beständige Art der Vermehrung geworden ist, so muß man diese Generation am Vorderende nur der Larvalsegmente als einen typischen und normalen Regenerationsmodus ansehen. Bei den Tubificiden geht die Regeneration des Vorderendes bedeutend schwieriger vor sich und ohne Zweifel steht mit dieser Unvollkommenheit der Regeneration auch die von ABEL (1902) beobachtete Tatsache in Verbindung, daß bei den Tubificiden die Neubildung der Segmente am Vorderende entweder gar nicht stattfindet, oder es regenerieren nur drei Segmente, d. h. nicht die volle Zahl. Wir wissen aber nach C. MÜLLER (1908), daß die Tubificiden am Vorderende auch fünf Segmente wiederherstellen können, d. h. den vollen Komplex der Larvalsegmente. Einer Gattung der Lumbriculiden — dem *Rhynchelmis* — ist auch eine unvollkommene Regeneration des Vorderendes eigen, d. h. sehr oft regeneriert hier *Rhynchelmis* nicht die volle Zahl der Larvalsegmente. JANDA (1925) hat einige Exemplare von *Rhynchelmis limosella* beschrieben, welche nach der Amputation des Vorderendes hier eine gewisse Anzahl von Segmenten wiederherstellten, wobei sich bei erlangter Reife des Wurms die neuen Geschlechtsdrüsen in dem 3., 4. oder 5. Segment befanden. Ich meine aber, daß die Segmente des vorderen Regenerats bei den Lumbriculiden infolge des Wesens ihrer Mesodermbildungen nicht imstande sind, in ihrem Innern Geschlechtsdrüsen zu bilden; in den von JANDA beschriebenen Fällen von Regeneration bei *Rhynchelmis* bildeten sich im Innern des vorderen Regenerats ebenfalls keine Geschlechtsdrüsen, und es entstanden bei ihm, wie bei allen Lumbriculiden, die Geschlechtsdrüsen nicht im Regenerat, sondern in den drei vordersten alten Segmenten, und die unnormale Lage der Geschlechtsdrüsen (im 3. und 4. oder im 4. und 5. Segment) kann nur dadurch erklärt werden, daß bei diesen Individuen eine unvollkommene Anzahl von Larvalsegmenten regeneriert ist, d. h. zwei oder drei anstatt der üblichen sechs.

Eine merkwürdige Sonderstellung nimmt die vollständig atypische Art der Regeneration des Vorderendes bei *Criodrilus lacuum* ein, von JANDA (1912) und TIRALA (1912) beschrieben; soweit bekannt, kommt sie nur bei diesem einen Wurm vor. Die Beschreibung dieser beiden Forscher läßt keine Zweifel darüber aufkommen, daß bei diesem Wurm aus dem vorderen Regenerat nicht nur die Larvalsegmente, sondern atypisch auch eine Reihe von Postlarvalsegmenten entstehen, darunter auch zwei Geschlechtssegmente mit Geschlechtsorganen und Geschlechtszellen. Es ist nicht leicht, für das Auftreten eines solchen atypischen

Regenerationsvorganges eine Erklärung zu geben. Wahrscheinlich steht es mit irgendeiner besonders eigentümlichen Entstehungsweise des Zellmaterials für das vordere Regenerat in Verbindung; die Entstehung dieses Materials ist jedoch von JANDA und TIRALA histologisch wenig untersucht worden.

Aus dem früher Gesagten geht aber hervor, daß beim typischen und vollkommenen Regenerationsverlauf des Vorderendes der Oligochäten sich, analog der Regeneration des Vorderendes der Polychäten, nur die Larvalsegmente bilden. Mit einer wie großen Beständigkeit diese Regel bei den Naididen eingehalten wird, beweisen die schon früher angeführten Untersuchungen von D. LASTOTSCHKIN (1921). Die anatomisch unterscheidbaren fünf Larvalsegmente wurden fast bei allen von ihm untersuchten Naididengattungen (*Paranais*, *Ophidonais*, *Nais*, *Stylaria*, *Ripistes*, *Slavina* und *Dero*) unentwegt aus dem vorderen Regenerat gebildet, das sonst keine anderen Segmente geben kann, und nur bei der Gattung *Pristina* wurden anstatt der sieben anatomisch unterscheidbaren Segmente nur fünf wiederhergestellt. Die naturgemäß sich aufdrängende Schlußfolgerung, daß bei der Regeneration der *Pristina* eine Rückkehr zu der für die Naididen typischen und verbreiteteren Zahl der Larvalsegmente stattfindet, hält D. LASTOTSCHKIN für unrichtig, da sich bei *Pristina tentaculata* hin und wieder, bei *Pr. longiseta* dagegen beständig ein sechstes Paar ventraler Borstensäcke bildet, so daß der Fall des fünffach segmentierten Regenerats als unvollständige Regeneration angesehen werden muß. Vielleicht wäre es doch nicht ganz gerechtfertigt, die Annahme eines Atavismus bei der Regeneration von fünf Segmenten anstatt sieben ganz von sich zu weisen; denn die Tatsache, daß ein überzähliges Paar Borstensäcke entsteht, spricht noch nicht dafür, daß auch ein sechstes mesodermales Segment entstehen wird, denn die Eigenschaften der Larvalsegmente werden eben gerade durch ihr Mesoderm bestimmt.

Somit sind bei den Oligochäten die zwei Hauptmerkmale der Larvalsegmente — der anatomische Bau und das Verhalten bei der Regeneration — vorhanden. Was das dritte Merkmal der Larvalsegmente — die von den Postlarvalsegmenten verschiedene Art der Entstehung und weiteren Entwicklung des Mesoderms während der embryonalen Entwicklung des Wurmes — anbetrifft, so sind über die Ontogenese der Oligochäten in der Literatur gar keine Angaben für Parallelschlüsse zwischen den embryonalen Verschiedenheiten der Larvalsegmente der Oligochäten und Polychäten zu finden. Eher im Gegenteil, von allen Forschern, die die Entwicklung der Oligochäten untersucht haben, ist festgestellt worden, daß bei diesen Anneliden 1. die Mesodermstreifen in ihrem ganzen Verlauf aus den Derivaten des Blastomers 4d formiert werden und 2. daß auch in der weiteren Entwicklung des Mesoderms

der Larvalsegmente gar keine Unterschiede von der des übrigen Mesoderms vorhanden sind; die embryonalen Somiten von der Mundöffnung bis zum After stellen eine ununterbrochene Reihe vollständig gleichartiger Segmente dar und zeigen von vorn nach hinten zu alle aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung und Differenzierung des Mesodermgewebes. Da andererseits aber auch die anatomischen Eigentümlichkeiten des endgültigen Baus der Larvalsegmente bei Oligochäten außer Zweifel stehen, so hatte ich es mir zur Aufgabe gestellt, zu untersuchen, wann und wie diese anatomischen Unterschiede entstehen. Zu diesem Zweck habe ich die embryonale Entwicklung einiger Vertreter der Lumbriciden (*Rhynchelmis limosella* und *Rhynchelmis* sp.¹), der Tubificiden (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. newaënsis*, *Psammoryctes barbatus*, *Ps. udekenianus* und *Tubifex tubifex*) und der Lumbriciden (*Eisenella*, *Helodrilus* und *Bimastus*) untersucht. In der Entwicklung der Vertreter einer jeden dieser Familien gibt es Züge, durch welche auf einige Momente der Entwicklung des Vorderendes des Embryos ein Licht geworfen wird.

Das Mesoderm der Larvalsegmente der Oligochäten.

Zur Beantwortung der gestellten Fragen über die embryonalen Ursachen des Fehlens der chloragogenen Zellen in den Larvalsegmenten, der besonderen Lage der Blutgefäße, des Fehlens der Nephridien und der Geschlechtszellen — ist es vor allem wichtig, zuerst den Bestand des Mesoderms im vorderen Teile des Embryos zu bestimmen. Der Kopf und die vorderen Segmente der Oligochäten, ebenso auch der Polychäten, enthalten außer dem Cölomesoderm noch das Ektomesoderm oder Mesenchym, und das Vorhandensein dieses Mesenchyms wäre natürlich für die Hauptursache aller Besonderheiten der Larvalsegmente zu halten.

Wenn aber auch das Vorhandensein eines Mesenchyms oder Ektomesoderms, das als Derivat des zweiten und dritten Blastomerenquartetts entsteht, bei den Polychäten, Mollusken, Nemertinen und Polycladen mit Bestimmtheit festgestellt ist, so ist doch bei Oligochäten das Vorhandensein eines Ektomesoderms bis heute noch von niemandem beschrieben worden. Bei Oligochäten hat das Mesoderm, nach der Beschreibung sämtlicher Forscher, nur die eine Entstehungsquelle — das Blastomer 4d, und wenn bei diesen Formen ein Kopfmesenchym beschrieben wird, so ist es nichts anderes als die vordersten, am frühesten von der Urmesodermzelle oder von den vorderen Enden der Mesodermstreifen sich abspaltenden kleinen Zellen. Nach WILSON (1889) trennen sich bei *Lumbricus* diese von ihm „migratory mesoblasts“ genannten

¹ Es ist mir nicht gelungen, diese Spezies näher zu bestimmen; von *Rh. limosella* unterscheidet sie sich durch bedeutend geringere Größe (45—60 mm), durch die Histologie der Embryonen und dadurch, daß die Eiablage im Juli stattfindet (bei *limosella* im Mai).

Zellen von den Vorderenden der noch kurzen Mesodermstreifen ab und bewegen sich aktiv in der Gestalt einer ungeordneten Zellmasse zum Kopf. Bei *Bdellodrilus* (TANNREUTHER 1915) und *Tubifex* (PENNERS 1923) trennen sich von beiden Urmesodermzellen, vor Beginn einer Bildung der Mesodermstreifen aus ihnen, kleine Zellen ab, die sich durch ihre Dimensionen, die Richtung der Zellteilung und Anordnung von den Zellen der eigentlichen Mesodermstreifen erheblich unterscheiden.

Nach Beobachtungen von P. SVETLOV (1923) liegen bei *Rhynchelmis* die Zellen des zweiten (außer 2d) und dritten Blastomerenquartetts in von ihm untersuchten frühen Entwicklungsstadien auf der Oberfläche des Eis als primäre Mikromere und bleiben lange Zeit passiv; das ganze Umwachsen des Entoderms durch Ektodermzellen geht auf Kosten der Derivate von 2d vor sich, welche die Mikromere teils zur Seite verdrängen, hauptsächlich aber nach vorn. SVETLOV nennt diese passiven Mikromere mit Recht Rudimente des Larvenkörpers von *Rhynchelmis* und stellt ihre Passivität in Zusammenhang mit der Reduktion der oberen Hemisphäre der Oligochätentrochophora, was natürlich ein Resultat des Fehlens der pelagischen Larve ist. SVETLOV hat die Zellen des zweiten und dritten Quartetts und ihr Schicksal nicht an Schnitten beobachtet, denn seine Aufgabe war ja die Untersuchung der frühen Entwicklungsstadien, weist aber darauf hin, daß sie sich der Struktur und dem Verhalten zu Farben nach von den Derivaten von 2d unterscheiden.

Aus den angeführten Beobachtungen SVETLOVS und auch a priori müssen wir den Schluß ziehen, daß wir bei Oligochäten eine sehr schwache Entwicklung auch des Mesenchyms zu erwarten haben, welches bei Polychäten aus dem dritten Quartett entsteht und provisorische Muskeln und Nephridien der Trochophora bildet. Wenn man sich jedoch erinnert, daß auch bei der Trochophora der Polychäten das Ektomesoderm durch eine geringe Anzahl von zerstreuten Zellen vertreten ist, so wird es augenscheinlich, daß die recht zahlreichen zerstreuten Zellen, welche sich im Kopfe des Oligochätenembryos befinden und Mesenchym genannt werden, entweder gar nicht oder nur in einem sehr unbedeutenden Teil dem Ektomesoderm entsprechen, während der größere Teil von ihnen als Derivat der Mesodermstreifen entsteht.

Bei der Untersuchung früher Stadien von *Rhynchelmis*-Embryonen an Schnitten konnte ich im Kopfmesoderm das Vorhandensein zweier Arten von Zellen feststellen. Die einen hatten ein sich dunkel färbendes Plasma und enthielten keinen Dotter; die anderen unterschieden sich durch helleres, lockereres Plasma, sowie dadurch, daß viele von ihnen, insbesondere in frühen Stadien, verstreut feine Dotterkörnchen enthielten (*pe*). Wenn sich beim Embryo schon die Lage des Stomodäums andeutete, lagen die helleren Zellen des Mesoderms dorsal von ihm, die sich dunkel färbenden — ventral. In früheren Stadien finden wir am

Vorderende des Embryos nur ein Häufchen von hellen Mesodermzellen, etwas unterhalb und lateral von ihm liegen die Vorderenden der Mesodermstreifen; diese bestehen aus etwas gelockerten und unregelmäßig angeordneten Zellen mit homogenem, stark tingierbarem Protoplasma, wie eben solche Zellen für die Mesodermstreifen typisch sind.

In noch früheren Stadien, an Eiern, bei denen die entodermalen Blastomere nur in geringer Ausdehnung von den Zellen der ersten Quartette und der 2d-Derivate bedeckt sind und die Mesodermstreifen nicht mehr als ein Fünftel der ganzen Eiperipherie umfassen, sehen wir an Sagittalschnitten folgendes Bild (Taf. I, Abb. 1 und 2). Der größere Teil der diese kleine Entodermpartie bedeckenden Zellen sind Derivate der ektodermalen Teloblasten, d. h. 2d, die durch ihr dunkles Protoplasma (*te*) mit spärlichen Dotterkörnchen in ihren tiefliegenden Teilen, sowie durch ihre regelmäßige, fast würfelförmige Gestalt kenntlich sind. Unter ihnen verläuft eine regelmäßige Reihe von ebenfalls fast würfelförmigen Zellen des Mesodermstreifens (*MS*); das Protoplasma dieser Zellen ist ebenfalls stark färbbar und die Zellen selbst unterscheiden sich von den ektodermalen Teloblasten durch den eigenartigen strömungsartigen Bau ihrer tiefliegenden Teile, — einen Bau, welcher auch für das Plasma des Mesodermteloblasts 4d selbst (*Umz*) charakteristisch ist. Obgleich dieser in seinem peripheren Teil auch viel Dotter enthält, gelangt in die Zellen des Mesodermstreifens bei ihrer Ablösung der Dotter doch nur zufällig und nur in Gestalt von wenigen einzelnen Körnchen, da der dotterhaltige Teil des Mesoteloblasts nach hinten gerichtet ist, hingegen lösen sich die Zellen der Mesodermstreifen auf seiner Vorder- und teilweise Seitenfläche ab. Die ektodermale und auch die mesodermale Zellenreihe stoßen mit ihren Vorderenden an eine Gruppe großer unregelmäßig angeordneter Zellen, von denen ein Teil also auf der Oberfläche des Eies liegt, der andere dagegen unter sie versenkt (*p.e.*) und teilweise vom Vorderende der teloblastischen Ektodermreihe überdeckt ist. Im Bau unterscheiden sich diese Zellen scharf sowohl von den Derivaten der ektodermalen Teloblasten, als auch von den Zellen des Mesodermstreifens dadurch, daß ihr Protoplasma heller und locker ist und verstreut feine Dotterkörnchen enthält.

Die Nebeneinanderstellung der eben angeführten Bilder des vorderen Embryoendes in verschiedenen Entwicklungsstadien berechtigt uns zur Schlußfolgerung, daß die dorsal vom Stomodäum liegenden Mesenchymzellen mit hellem Protoplasma und eingeschlossenen feinen Dotterkörnchen Derivate jener hellen, feine Dotterkörnchen enthaltenden Blastomere am Vorderende des Mesodermstreifens sind. Doch von den Tatsachen ausgehend, welche Untersuchungen P. SVETLOVS über die Wechselbeziehungen der Blastomere der ersten Entwicklungsstadien ergeben haben, sind wir gezwungen, folgenden Schluß zu ziehen. Da das

oben beschriebene früheste Bildungsstadium der Mesodermstreifen und der teloblastischen Reihen demjenigen Stadium sehr nahekommt, mit welchem SVETLOV seine Untersuchung der Furchung abschließt, so sind die hellen, teilweise auf der Oberfläche liegenden, teilweise beim Vorderende des teloblastischen Ektoderms in die Tiefe versenkten Mikromere nichts anderes als die Zellen des ersten, zweiten und dritten Quartetts, die nach der Beschreibung dieses Verfassers, durch die Wucherung der Derivate 2d nach vorn und seitwärts, auseinandergeschoben werden.

Wir widmen jetzt unsere Aufmerksamkeit den Derivaten der hellen Mesenchymzellen, die sich aus den hellen Blastomeren bilden. Bei *Rhynchelmis* läßt sich die Bildung zweier larvalen Protonephridien sukzessiv verfolgen, von denen sich jedes am Anfang seiner Entwicklung aus drei oder vier Zellen, d. h. aus einem Solenocyt und zwei oder drei Zellen mit intracellularem Kanal, zusammensetzt. Die Protonephridien — VEJDovsky hat sie bei *Rhynchelmis* nicht beobachtet — liegen beim Embryo dieses Wurms zunächst an den Seiten derjenigen Partie, wo sich später das Stomodäum bildet, und stellen fast gerade Kanäle dar, die von der dorsalen Seite der Kopfhöhle ausgehen und auf der Ventralseite des Kopfes mit einem Kanal nach außen münden, der schräg durch die ventrale Leibeswand geht. In früheren Entwicklungsstadien besteht ein Protonephridium aus ziemlich großen Zellen mit einem großen Kern, einem mit Eosin färbbaren Kernkörperchen und mit hellem, lockerem Protoplasma, in dem kleine Dotterkörnchen erhalten bleiben (Textabb. 33). In späteren Stadien wird das Protoplasma kompakter und dunkler, und der Dotter verschwindet; der ganze Kanal des Protonephridiums beginnt zu wachsen und bildet eine Schleife, deren hinteres Knie bis in die Gegend des dritten und vierten Mesodermsomiten reicht. Auf diese provisorischen Protonephridien von *Rhynchelmis* werden wir weiter unten noch zurückkommen müssen.

Aus derselben Gruppe von hellen Blastomeren, und zwar gerade aus denen, die auf der Oberfläche des Eis liegen, bildet sich ohne Zweifel das Stomodäum und der anliegende Teil des Kopfektoderms, da ihre Zellen ebenfalls helles Protoplasma haben und recht lange Zeit kleine Dotterkörnchen enthalten (Taf. V, Abb. 25, 27 st).

Somit entstehen aus der Zellgruppe der ersten drei Furchungsquartette: 1. die Protonephridien und die hellen Mesenchymzellen, die sich bei den Polychäten aus dem dritten Quartett bilden und das larvale Mesenchym oder Ektomesoderm darstellen, und 2. das Stomodäum, das bei den Polychäten aus dem zweiten Quartett seinen Ursprung nimmt, und ein Teil des Ektoderms des Kopflappens, das bei diesen Würmern aus einem Teil des ersten Quartetts entsteht. Es ist mir nicht gelungen, die Entstehung des Schlundganglions aus ebendenselben Zellen nachzuweisen; es scheint mir aber wahrscheinlicher als seine von TANNREUTHER

(1915) beschriebene Bildung aus den Derivaten von 2d. Es ist wohl möglich, daß das Strukturgepräge des Protoplasmas der teloblastischen und primären Ektodermzellen bei *Rhynchelmis* besser hervortritt, bei *Bdellodrilus* dagegen die Strukturunterschiede dieser beiden Ektoderme nicht so auffallend sind und man das primäre Ektoderm für den vorderen Teil des teloblastischen Ektoderms halten kann.

Für das Weitere ist von Bedeutung, daß bei *Rhynchelmis* ein Teil der Mesenchymzellen des Kopfes dem Ektomesoderm gehört und dem larvalen Mesenchym der Polychäten homolog ist, und daß diese Ektomesodermzellen sowohl in ihrer Verbreitung — sie kommen im Dorsalteil des Kopfes vor — als auch in der Zahl beschränkt sind, da sie ja nur in geringer Anzahl als Zellen der Protonephridien und sehr spärlich als Mesenchymelemente vorhanden sind. Alle übrigen Mesenchymzellen des Kopfes und des vorderen Körperendes stehen in ihrer Genese mit den Mesodermstreifen in Verbindung.

Bei *Rhynchelmis* begrenzen die Mesodermstreifen, geradeso wie auch bei den anderen Oligochäten, im Anfange ihrer Bildung aus den Zellen 4d die Seitenränder der den animalen Pol des Eies bedeckenden Mikromerenkappe. Zu dieser Zeit besteht, wie aus Taf. I, Abb. 3 ersichtlich, jeder Streifen aus einer gebogenen Reihe sehr großer ei- oder pyramidenförmiger Zellen; und jede dieser Zellen entspricht — im Verein mit einer ebensolchen Zelle des anderen Streifens — einem künftigen Somit (wie es auch PENNERS für *Tubifex* beschrieben hat). In etwas späteren Stadien, wenn die ganze obere Hemisphäre vom sekundären Ektoderm umwachsen ist, weichen die Mesodermstreifen mit ihren mittleren Teilen weit nach den Seiten auseinander und lagern sich am Äquator des Eis, da die Länge der Streifen ebenfalls zunimmt, was durch das Abschnüren neuer Zellen, der Anlagen neuer Somiten, von den mesodermalen Teloblasten vor sich geht. In diesen Entwicklungsstadien beginnen in den vorderen, früher entstandenen Teilen der Streifen die Zellen sich zu differenzieren, und zwar jede zu einem bestimmten Sortiment von Aussehen verschiedener Zellen (Taf. II, Abb. 3 *Mtm*). Jede so entstandene regelmäßige metamere Zellgruppe besteht in ihrem Vorderrande aus senkrecht zur Körperoberfläche ausgezogenen schmalen Zellen, während die übrigen Zellen der Somitenanlage von Gestalt rundlich oder kegelförmig sind und sich, was die Größe betrifft, sehr voneinander unterscheiden; wenn sie in diesen Stadien auch scheinbar ohne jegliche Ordnung gelagert sind; sind doch die Umrisse der ganzen Gruppe vollkommen deutlich: sie hat im allgemeinen die Gestalt eines Vierecks, das von den benachbarten Segmenten durch eine schmale gerade Spalte abgegrenzt ist.

In den Vorderenden der Mesodermstreifen ist diese regelmäßige metamere Gruppierung der Zellen in erheblichem Maße gestört; die

Zellen sind hier ungefähr gleich groß und liegen in unregelmäßigen Häufchen, wobei einige von ihnen isoliert vor den Streifen liegen. Diese Beziehungen sind aus der Taf. I, Abb. 3, *TM*, zu ersehen; es ist ein Horizontalschnitt, längs dem Äquator des Eis, so daß das Vorderende des Streifens zur Medianlinie hin gebogen ist, zu jener Stelle, wo sich die Zellen der ersten Quartette befinden und wo sich später die Kopfanlage und die Mundöffnung bildet. Aus diesem Grunde verläuft der vorderste Teil des Streifens, der aus unregelmäßig gelagerten gleich großen Zellen besteht, in der Querrichtung und tritt von den Seiten zur Anlage der Mundöffnung heran, während die metameren Partien der Streifen Längsrichtung haben.

Das fernere Umwachsen des Eis durch das Ektoderm führt zur Verlagerung der Mesodermstreifen auf der Unterseite des Eis, wo sich die Streifen einander nähern; diese Aneinandernäherung beginnt an ihrem Vorderende. Die ersten Phasen dieses Prozesses sind in der Abhandlung von VEJDovsky dargestellt (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Abb. 9 und 10, Taf. XI). Es nähern und lagern sich parallel zueinander die längsgerichteten, segmentierten Partien der Streifen, die quergerichteten, lockeren Vorderenden der Streifen dagegen — VEJDovsky bildet sie etwas schematisch ab und bezeichnet sie mit dem Buchstaben *K* — legen sich dabei etwas an die Seiten und etwas nach hinten von der Mundöffnung. An Serien von Sagittalschnitten dieses Stadiums finden wir, daß die lateralen Schnitte durch die Vorderenden der segmentierten Streifen gehen, dagegen enthalten Schnitte, die sich mehr der Medianebene nähern, keine Streifen, sondern einen unordentlichen Haufen Mesodermzellen, der nichts anderes als ein Querschnitt durch die quer verlaufenden Vorderenden der Streifen ist, auf Medianschnitten schließlich ist nur die Anlage der Mundöffnung zu sehen und die zwischen den Dotterzellen sich im Differenzieren begriffene Anlage des entodermalen Schlundes und der Speiseröhre.

Ein von der Medianebene etwas lateral gehender Sagittalschnitt eines etwas späteren Stadiums ist auf Taf. I, Abb. 4 abgebildet; es ist der vordere Teil des segmentierten Streifens zu sehen und vor ihm ein lockerer Haufen recht großer Zellen (*TM*), der den Schlund teilweise von den Seiten umfaßt und sich in den dorsalen Teil des Kopfes schiebt, dessen äußere Epithelzellen auf diesem Stadium Dotterkörnchen enthalten.

Ohne Zweifel ist dieser durch Verschiebung der vordersten Enden der Mesodermstreifen entstandene lockere Zellhaufen das von WILSON (1889) beim Embryo von *Lumbricus* beschriebene „migratory mesoblast“; seine von WILSON beschriebene Entstehung aus den Vorderenden der Mesodermstreifen wird durch meine Untersuchungen voll bestätigt. Im weiteren werde ich diese Zellgruppe vorläufig Kopfcölenchym nennen — eine Bezeichnung, die ihre Entstehungsart besser zum Ausdruck bringt.

Auf Taf. I, Abb. 4 fällt eine wesentliche Eigentümlichkeit des Kopfcölenchyms in die Augen: während die Zellen der hinter ihm liegenden segmentierten Partien der Mesodermstreifen sich rasch in relativ nicht große Zellen der Wandungen der Somiten differenzieren, deren Höhlungen schon deutlich hervortreten, differenzieren sich die Zellen des Kopfcölenchyms nicht, bleiben wenig verändert und nehmen nur an Zahl zu; ihr Volumen wird bei den Teilungen etwas kleiner, sie behalten aber das dunkel tingierbare Protoplasma, wie in den frühen Stadien der Mesodermstreifen, und einen großen Kern von embryonalem Charakter mit Kernkörperchen, und unterscheiden sich im Aussehen und Größe scharf von den Elementen der Mesodermstreifen.

Mit der Vermehrung seiner Zellen beginnt das Kopfcölenchym in der Richtung nach hinten auszuwachsen und legt sich zwischen die Darmwand und die schon ausgebildete Splanchnopleura des vorderen Somiten, wobei es anfangs seitlich von der Median-Ventrallinie des Darmes liegt (Taf. I, Abb. 5 *TM*, Querschnitt), später aber, nach vollendeter Aneinandernäherung der Vorderenden der Mesodermstreifen, verschmilzt ihre paarige Anlage zu einem Zellhaufen, der mit Peritoneum bedeckt unter dem Stomodäum und dem Schlunde liegt (Taf. I, Abb. 6 *TM*).

In dieser Gestalt finden wir das Kopfcölenchym auch auf bedeutend späteren Stadien, wenn der Embryo schon die charakteristische Krümmung nach der Rückenseite hin erhält. Und erst in einem noch späteren Stadium beginnt die weitere Veränderung dieser Anlage. Sie besteht darin, daß die Zellen des Kopfcölenchyms — stets ihren embryonalen Charakter wahrend — sich längs der Ventralseite des Darms zu verbreiten beginnen, zwischen dessen Wand und der Splanchnopleura, immer weiter nach hinten (Taf. II, Abb. 7 *TM*), was teils infolge einer Ausziehung und Abflachung der anfänglich dicken und kurzen Anlage, teils durch Vermehrung der Zellen geschieht. Der Anfang dieses Prozesses steht offenbar mit dem Verschwinden des Dotters in den an die Anlage angrenzenden Darmzellen in Verbindung, und die veränderten Ernährungsbedingungen geben wohl den Anstoß zu einer neuen Anordnung und zum Beginn einer Differenzierung ihrer Zellen. Die Ausziehung des Kopfcölenchyms nach hinten setzt sich so lange fort, bis sein Hinterende das 7. oder 8. Somit erreicht. Auf Abb. 7 (Taf. II) sind die Dissepimente der vorderen Somiten nicht zu sehen, da mit dem Auswachsen des Kopfcölenchyms nach hinten zu die Dissepimente unter dem Darm verschwinden und nur in den lateralen Partien des Cöloms erhalten bleiben; aber auch hier sind sie bedeutend zarter und schwächer, als die Dissepimente derjenigen Segmente, die hinter dem siebenten liegen.

Auf diesen und noch auf früheren Stadien finden wir im Kopflappen verschiedene und recht zahlreiche Mesodermzellen; dieses lockere Ge-

webe entsteht wahrscheinlich aus denjenigen Zellen des Kopfcölenchyms, welche in den frühen Stadien seiner Entwicklung in den dorsalen Teil der Kopfanlage eingedrungen sind.

Das Stadium des ausgezogenen subintestinalen Kopfcölenchyms, wie es auf unserer Abb. 7 zu sehen ist, ist von VEJDOVSKY gefunden und abgebildet worden (Taf. XXII, Abb. 2 und 6 *vv*); er deutet aber diese Bildung als die Anlage des ventralen Blutgefäßes. Diese Deutung wird auch durch die Untersuchungen von WILSON und PENNERS (1923) wiederholt, wenn auch nur VEJDOVSKY die von ihm angenommene Umwandlung dieser kompakten Anlage in ein Blutgefäß beschreibt. Diese Erklärung kann man schon rein a priori als wenig wahrscheinlich bezeichnen, und zwar aus folgenden Erwägungen: 1. bei den Anneliden erscheinen die Gefäße in der Regel in Form von Höhlungen neben dem Darm, die sich verengen und die Gestalt von röhrenförmigen Blutgefäßstämmen annehmen; 2. man könnte eher für das mit dickeren Wänden versehene Rückengefäß die Entstehung einer besonderen Anlage annehmen; eine solche Anlage ist aber für das Rückengefäß nicht gefunden; 3. bei *Rhynchelmis* finden wir in den vorderen Segmenten, d. h. dort, wo diese Anlage auftaucht, im erwachsenen Zustand nicht ein medianes, sondern zwei parallele Bauchgefäße, und 4. ist eine Entstehung des Bauchgefäßes als kompakte Anlage in den vorderen Segmenten ganz unverständlich, wenn im übrigen Körper solch eine Anlage nicht erscheint und das Bauchgefäß auf andere Weise entsteht.

Meine eigenen Untersuchungen über das Schicksal der kompakten subintestinalen Anlage des Kopfcölenchyms sprechen für eine andere Bestimmung derselben. Während diese Anlage sich in die Länge auszieht, beginnen ihre Zellen eine merkliche Aktivität zu entwickeln, die im zahlreichen Auftreten von Mitosen ihren Ausdruck findet. Als erstes Ergebnis der Vermehrung und Umlagerung ihrer Zellen treten im Cölenchym kleine Lumina auf, und die Gestalt seiner Zellen ändert sich: aus runden werden sie zu elliptischen. Wenn das subintestinale Cölenchym seine größte Länge erreicht hat, vergrößert es weiter seinen Durchmesser durch Vermehrung der Zellen und Lumenbildung; und während es bisher die Gestalt eines medianen, fast zylindrischen Stranges von ziemlich großen Zellen hatte, erhält es jetzt den Charakter eines lockeren Gewebes, das den Darm von unten und den Seiten umfaßt und sich unter der Splanchnopleura allmählich auf die Dorsalseite des Darmes verbreitet. Dieser Prozeß ist von einer Differenzierung der Zellen in bedeutend kleinere Elemente und von einem Wachsen der Lumina und Höhlungen zwischen ihnen begleitet. Diese Höhlungen sind zunächst recht unregelmäßig angeordnet (Taf. II, Abb. 7), allein nach Maßgabe ihrer Vergrößerung wird eine gewisse Regelmäßigkeit und Metamerie in ihrer Anordnung angebahnt (Taf. II, Abb. 9), die darin ihren Aus-

druck findet, daß auf medianen Sagittalschnitten sechs bis acht metamere Höhlungen vorhanden sind. Nach den Schnitten zu bestimmen, ob eine ebensolche Metamerie auch im Cölenchym der Seitenwände des Darmes vorhanden ist, besteht nicht die geringste Möglichkeit; doch die weiter unten angeführten Befunde und aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen stellen ihr Vorhandensein auch hier außer allem Zweifel.

Auf Querschnitten dieser Stadien (Taf. II, Abb. 8) kann man sehen, daß der Darm von einem sehr lockeren Gewebe mit in ihm unregelmäßig verstreuten Höhlungen umgeben ist; von diesen Höhlungen sind vollkommen symmetrisch angeordnet und kommen auf allen Schnitten am beständigsten vor zwei laterale (*bbg*) — auf der Unterseite des Darmes. Ihrer Lage nach entsprechen sie zwei ventralen Blutgefäßen dieser Körperregion, welche — zum Unterschied von den Gefäßanlagen anderer Körperteile — vom Moment ihres Entstehens von der Darmwand entweder durch eine Schicht Cölenchymzellen oder durch ein wabiges Cölenchymgewebe getrennt sind. Die eine oder auch mehrere die beiden Ventralgefäße voneinander trennenden Höhlungen bilden einen Teil des wabigen Cölenchyms, gleichwie auch einige von den Höhlungen, die lateral und dorsal vom Darne liegen; während der andere Teil dieser Höhlungen Partien der zukünftigen lateralen Gruppen der Blutgefäße der vorderen Segmente darstellt.

Es fällt sehr schwer, das ganze System dieser den Darm umgebenden Höhlungen in Vollständigkeit zu rekonstruieren und sich die Anordnung der in der Entwicklung begriffenen Blutgefäße genau vorzustellen, zumal da auf diesen Entwicklungsstadien das Blut weder in seinen Eigenschaften, noch in seiner Färbbarkeit von der Cölomflüssigkeit zu unterscheiden ist. Höchstwahrscheinlich geht es hier so vor sich, daß während sich das Cölenchym längs den Darmwänden unter der Splanchnopleura verbreitet, wo in den anderen sowie auch in diesen Körpersegmenten in früheren Stadien ein adintestinaler Blutsinus wenigstens potentiell vorhanden ist, ein Teil der Cölenchymlumina sich mit Blut anfüllt und in Blutgefäße vereinigt; der andere Teil dagegen erhält keine Blutflüssigkeit und wird zu einfachen Waben des Cölenchymgewebes. Die Wirkung der fortwährenden Blutzirkulation in den miteinander kommunizierenden Systemen von Höhlungen verwandelt diese Systeme in röhrenförmige Blutgefäße, deren Anordnung regelmäßig und streng metamer wird, dieses aber hat eine Erweiterung der zwischenliegenden Höhlungen des Cölenchyms und ihre Vereinigung in ebenfalls metamere Partien der Leibeshöhle zur Folge. Deshalb entsteht früher oder später die Metamerie der Blutlumina und des sie trennenden Cölenchyms auch an den Seitenwänden des Darmes, wo beim ausgewachsenen Wurm die metameren Gefäßgruppen verlaufen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß aus dem subintestinalen Cölen-

chym nicht nur die ventralen Blutgefäße, sondern auch alle Blutgefäße der sieben vorderen Segmente ihren Ursprung nehmen, hauptsächlich aber bildet es jenes lockere mesenchymatöse Gewebe, welches die Gefäße voneinander und von der unmittelbaren Berührung mit der Darmwand scheidet. Diese Eigenschaft ist, wie wir oben gesehen haben, einer der Grundunterschiede der sieben ersten oder Larvalsegmente von den Postlarvalsegmenten.

Die Splanchnopleura verliert mit der Entwicklung des subintestinalen Cölenchym in den Larvalsegmenten offenbar ihre Bedeutung und den Charakter eines ununterbrochenen Überzuges und verschwindet, da sich seine Zellen mit den Cölenchymzellen vermengen. Dadurch wird den Cölenchymzellen die Möglichkeit gegeben, sich in Gestalt von einzelnen Elementen zu verbreiten, sowohl in die Seiten als auch nach vorn, so daß wir in den Differenzierungsstadien des Cölenchym eine beträchtliche Anfüllung der Kopfklappenhöhlung mit Cölenchymelementen vorfinden. Aus diesen Gründen kann die Splanchnopleura auch keine Chloragogenzellen liefern, was ein anderes charakteristisches Merkmal der Larvalsegmente ist.

Die durch Differenzierung der Somiten der segmentierten Mesodermstreifen entstandenen Dissepimente werden in den Larvalsegmenten sehr dünn und zart, und verschwinden unter dem Darm gänzlich, so daß hier breite Pforten entstehen. Das sich entwickelnde und nach allen Seiten sich verbreitende Kopfcölenchym stützt in gewissem Maße die Seitenpartien der Dissepimente durch Eindringen einer gewissen Anzahl ihrer Zellen zwischen die Dissepimentblätter (Taf. II, Abb. 11).

Wir sehen also, daß bei den Embryonen von *Rhynchelmis* das Vorhandensein des Kopfcölenchym in den vorderen sechs bis sieben Segmenten sowohl den Entwicklungsgang der mesodermalen Gebilde dieser Segmente als auch ihren definitiven Bau wesentlich verändert. Von den Derivaten der vorderen embryonalen Somiten bleibt ganz unverändert nur die Längsmuskulatur und wahrscheinlich auch das Peritoneum der Körperwand; alle anderen Derivate der Somitenwände aber sind mehr oder weniger wesentlichen Umbildungsprozessen unterworfen. Am ausgesprochensten ist dies an der Splanchnopleura, welche schließlich als solche zu existieren aufhört und durch ein lockeres, teilweise metamerisiertes Gewebe ersetzt wird; dieses Gewebe umwächst den Darm, ihm dicht anliegend, und verdrängt von dessen Wänden die Blutgefäße. Mit den während der Ontogenese im circumintestinalen Cölenchym vorgehenden Veränderungen stehen in engem Zusammenhang die Veränderungen der in ihm enthaltenen Blutlakunen, so daß die endgültige Anordnung der Blutgefäße hier schon nicht durch die Dissepimente, wie in den Segmenten des ganzen Rumpfes, bestimmt wird, sondern durch den Entwicklungsgang und die Metamerie des Cölen-

chyms. Deswegen unterscheidet sich die Anordnung der Blutgefäße in den vorderen sechs bis sieben Segmenten bedeutend von ihrer Anordnung im übrigen Körper; anstatt der ringförmigen Dissepimentgefäße finden wir hier metamere Gefäßgruppen, der ventrale und dorsale Gefäßstamm aber werden verdoppelt. Weniger deformiert sind die Dissepimente, aber auch in ihnen gehört nur die epitheliale Auskleidung zu den Derivaten der Somiten, die übrigen aber, im Innern der Dissepimente liegenden Elemente, entstehen aus dem Cölenchym.

Es ist hier der Ort, den Entwicklungsgang des Mesoderms in den vorderen Segmenten des *Rhynchelmis*-Embryos mit der Regeneration des Mesoderms im Vorderende des *Lumbriculus* zu vergleichen, da diese beiden Würmer zur selben Familie der Lumbriculidae gehören und beide von mir untersucht sind, so daß ich die Möglichkeit habe, die Regeneration des einen mit der Entwicklung des anderen unmittelbar zu vergleichen.

Eine große Anzahl sich verjüngender Zellen des Peritoneums und der Längsmuskulatur der Leibeswand wandern aus dem alten Peritoneum ins vordere Regenerat des *Lumbriculus* und bilden hier eine lockere Zellmasse, die sich zusammen mit der Verlängerung des Regenerats ausdehnt und gleichzeitig sich zu sechs mesodermalen Segmenten zu metamersieren beginnt. Da in dieser Zellmasse die Höhlungen unregelmäßig erscheinen und erst später eine regelmäßige metamere Anordnung erhalten, so ist es ohne Zweifel anzunehmen, daß ihre Metamerie im Zusammenhang mit irgendwelchen anderen metameren Organen zusammenhängt. Auch die Bildung und Weiterentwicklung des Mesoderms im vorderen Regenerat hat in den wesentlichsten Zügen und Eigentümlichkeiten mit der Entwicklung des Cölenchyms beim *Rhynchelmis*-Embryo die größte Ähnlichkeit. Der Unterschied liegt nur darin, daß dieses Gewebe im Regenerat viel reicher an Zellen und gut entwickelt ist, so daß es das ganze Regenerat ausfüllt, beim Embryo dagegen ist das Cölenchymgewebe nur auf die Darmgegend beschränkt. Dieser Unterschied hängt einerseits davon ab, daß beim Embryo in den vorderen Segmenten zur Zeit des Beginns der Vermehrung der Cölenchymzellen die Gewebe der Somiten schon vorhanden sind, andererseits aber davon, daß bei der Regeneration stets eine größere Anzahl von Zellen Anteil nimmt als bei der Embryonalentwicklung. Im Regenerat bildet sich aus diesem lockeren Gewebe auch das Epithel der Dissepimente, während es beim Embryo aus den Somitenwänden entsteht.

Die Längsmuskulatur der Leibeswand entsteht — sowohl im vorderen Regenerat als auch in den vorderen Segmenten des Embryos — unabhängig vom inneren Cölenchymgewebe; beim Embryo ist sie ein Derivat der Wände der vorderen Somiten, im Regenerat wird sie erhalten durch Migration verjüngter Muskelzellen aus der alten Längsmuskulatur der Leibeswand.

In allen Einzelheiten habe ich die Veränderungen im Vorderende der Mesodermstreifen nur bei *Rhynchelmis* verfolgt. Bei Vertretern anderer Familien (Lumbriciden und Tubificiden) haben meine Untersuchungen erst mit dem Beginn der Formierung des Kopfcoelenchyms eingesetzt. Die Lage und Entwicklung desselben ist ähnlich der für *Rhynchelmis* beschriebenen, was uns berechtigt anzunehmen, daß auch ihre früheren Stadien ebenso verlaufen; außerdem weist auch die Entwicklung des Kopfcoelenchyms bei den Lumbriciden und Tubificiden einige Züge auf, welche das vervollständigen, was nicht ganz so deutlich bei *Rhynchelmis* ausgedrückt ist.

Lumbricidae. Die allerersten von mir untersuchten Entwicklungsstadien des Kopfcoelenchyms der Lumbriciden entsprechen dem Zeitpunkt des Beginns der Krümmung des embryonalen Körpers und haben mit dem entsprechenden Stadium von *Rhynchelmis* Ähnlichkeit, das auf der Abb. 6, Taf. I, abgebildet ist. Etwas später und im selben Stadium wie bei *Rhynchelmis* beginnt sich der unter dem Stomodäum gelegene kompakte dicke Haufen embryonaler Zellen des Coelenchyms in der ventralen Medianlinie des Darmes nach hinten in die Länge zu ziehen, zwischen der Darmwand und der Splanchnopleura. In diesem Stadium sind, ebenso wie bei *Rhynchelmis*, die Dissepimente der vorderen Somiten sehr dünn, und sie enthalten unter dem Darne weite Lücken, so daß auf medialen Sagittalschnitten die Dissepimente nicht sichtbar sind und das Mesoderm des Vorderteils ganz unsegmentiert zu sein scheint. Es ist nur die sehr dünne Splanchno- und Somatopleura zu sehen. Die Ausdehnung des Coelenchyms kann deswegen nur an einer Rekonstruktion des Vorderendes des Embryos bestimmt werden. Wenn das Coelenchym seine größte Länge erreicht hat, erstreckt es sich bei *Eisenella* bis zum 6. Segment inklusive.

Hand in Hand mit der Verlängerung der Anlage des subintestinalen Coelenchyms tauchen in ihm metamere Lücken auf, die durch vertikale Scheidewände voneinander getrennt sind. In der Regel treten vier solcher metameren Höhlungen auf (Textabb. 27, *TM*); bei jüngeren Stadien kann ihre Zahl eine größere sein, späterhin aber verschmelzen einige von ihnen miteinander zu vier, ja sogar drei (Textabb. 28). Im allgemeinen folgen die Höhlungen der Lage nach einander und verkleinern sich nach hinten zu; sie entstehen aber alle mit einem Male. Dabei müssen zwei wesentliche Unterschiede mit der Entwicklung des Coelenchyms bei *Rhynchelmis* hervorgehoben werden. Erstens erscheinen bei *Eisenella* die Höhlungen und die Segmentierung des Coelenchyms noch dann, wenn seine Zellen groß und von embryonalem Charakter sind, so daß die endgültige Differenzierung seiner Zellen schon nach diesem segmentierten Stadium eintritt, während bei *Rhynchelmis* die Segmentierung von einer vollständigen Differenzierung der Coelenchym-

zellen zu ziemlich kleinen und wenig vermehrungsfähigen Elementen begleitet ist. Zweitens: während bei *Rhynchelmis* das ganze Cölenchym,

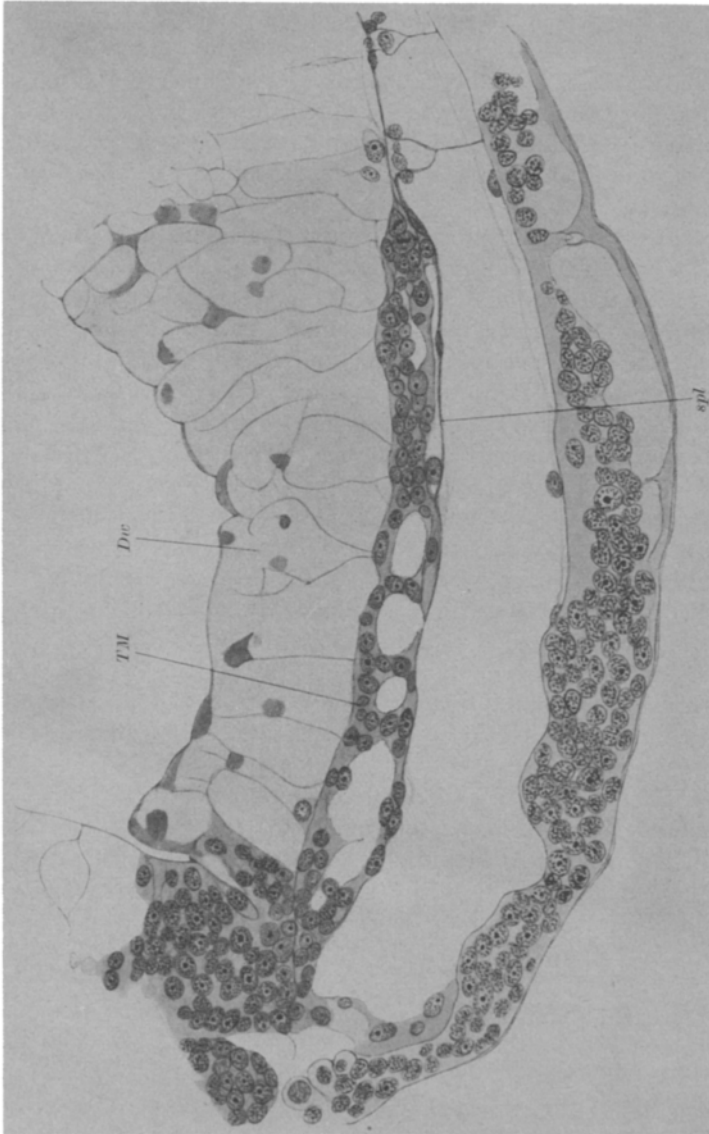


Abb. 27. Medialer Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Embryos von *Eisenella* im Stadium der Krümmung des Embryos (Ventralfälfte des Schnittes). *Dw* Darmwand, *TM* Trochophoralmesoderm, *spl* Splanchnopleura.

bis zu seinem hinteren Ende, der Segmentierung unterworfen ist, werden bei *Eisenella* nur ungefähr zwei Drittel der ganzen Länge des Cölenchym segmentiert, das hintere Drittel dagegen bleibt entweder ganz kompakt,

oder enthält sehr kleine und unregelmäßig angeordnete Spalten; das hinterste Ende aber besteht aus größeren Zellen, die sich weiter vermehren und eine Zeitlang den terminalen Bildungsherd neuer Zellen des Cölenchym darstellen (Textabb. 27 u. 28). Beides steht im Zusammenhang damit, daß die Anzahl der aus dem Cölenchym sich bildenden Elemente bedeutend größer ist und sich viel dichter anordnet als bei *Rhynchelmis*. Aus ihnen entsteht eine sehr mächtige Schicht von mesenchymatosen Zellen, die den Schlund dicht umwachsen und wahrscheinlich auch seine Muskulatur bilden, und dann — wie auf seitlichen tangentialen Schnitten von etwas späteren Stadien zu sehen ist (Textabb. 29 *TM*) — eine sehr bedeutende Anzahl von Cölenchymzellen, die in die Dissepimente einwandern und ihnen eine bedeutende Dicke und Mächtigkeit verleihen. Auch hier werden die Blutgefäße durch das Cölenchym vom Darne abgedrängt (Textabb. 30 *bbg*) und nehmen eine andere Lage ein als in den übrigen Körpersegmenten.

Bei *Eisenella* bildet das Kopfcölenchym in den frühen Stadien seiner

Entwicklung vier Höhlungen und nimmt bei der definitiven Formierung des Mesoderms der vorderen Segmente an der Bildung der vier vorderen Dissepimente teil. Die oben beschriebene unsegmentierte hintere Fortsetzung des Kopfcölenchymanlage, ebenso wie auch bei *Rhynchelmis*, mit der



Abb. 28. Medialer Sagittalschnitt durch das Vorderende von *Eisenella* im etwas älteren Stadium wie auf Textabb. 27 abgebildet. *TM* Trochophoralmesoderm, *spl* Splanchnopleura, *St* Stomodäum.

Länge des ursprünglichen Kopfsegmentengebiets zusammenfällt; dabei bilden sich in seinem vorderen Teil metamer liegende Höhlungen, hinten aber kommt der Bildung der Höhlungen das Auseinanderweichen der Cölenchymzellen zu Dissepimenten zuvor und diese Zellen werden für die Kräftigung der mesodermalen Teile der vordersten vier bis fünf Kopfsegmente verbraucht. Somit enthält der Kopfcölenchymstreifen bei *Eisenella* und anderen Lumbriciden in potentia die Anlagen für eine größere Segmentzahl als vier, nämlich, wie bei *Rhynchelmis*, auch

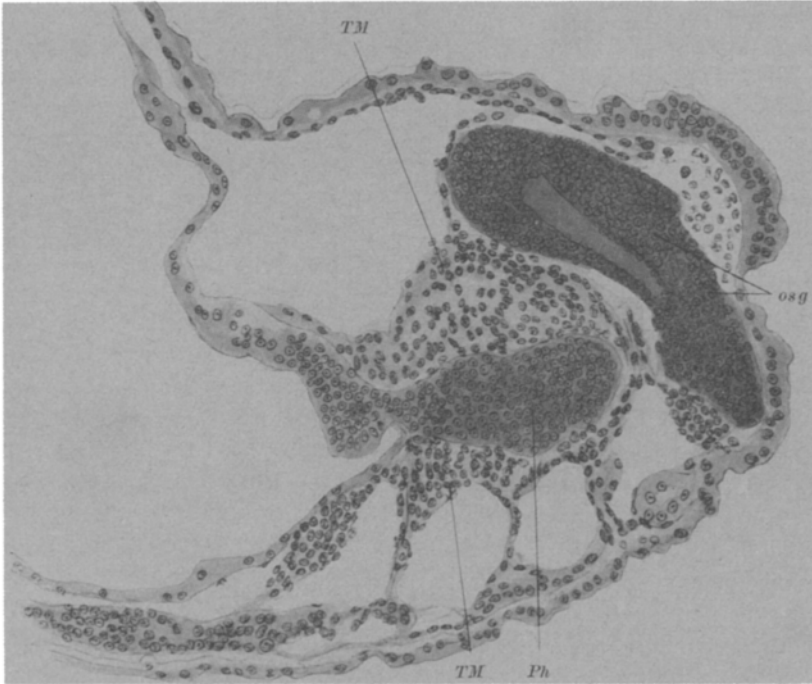


Abb. 29. Sagittalschnitt durch das Vorderende des wurmförmigen Stadiums eines *Eisenella*-Embryos; der Schnitt geht rechts von der Achse der Schlundanlage. *TM* Trochophoralmesoderm, *osg* Oberschlundganglion und Schlundkommissuren.

für sechs oder sieben; doch werden seine hinteren Segmente nicht formiert, sondern es gehen seine Elemente auseinander und bilden das Cölenchym des Darmes und der Dissepimente.

In späteren Stadien (Textabb. 31) finden wir wieder Höhlungen im Cölenchym der Dissepimente; es fällt aber schwer zu bestimmen, in was für einem Verhältnis diese Höhlungen zu den primären Höhlungen des Kopfcölenchym stehen.

Die Anzahl der am Vorderende der Lumbriciden regenerierenden Segmente beträgt fünf Segmente bei den Vertretern, die das Vorderende regenerieren können; demnach regenerieren sich hier wie auch bei

Lumbriculiden nur die Larvalsegmente, und zwar ihre volle Anzahl; aber bei einigen Lumbricidenarten kann auch eine unvollständige Regeneration stattfinden, dabei teilt sich ihr vorderes Regenerat nur in drei Segmente. Es fehlen leider jegliche Angaben über Histologie der Regeneration des Mesoderms im Vorderende dieser Würmer, so daß von einem Zusammenhang irgendwelcher Art zwischen den Eigentüm-

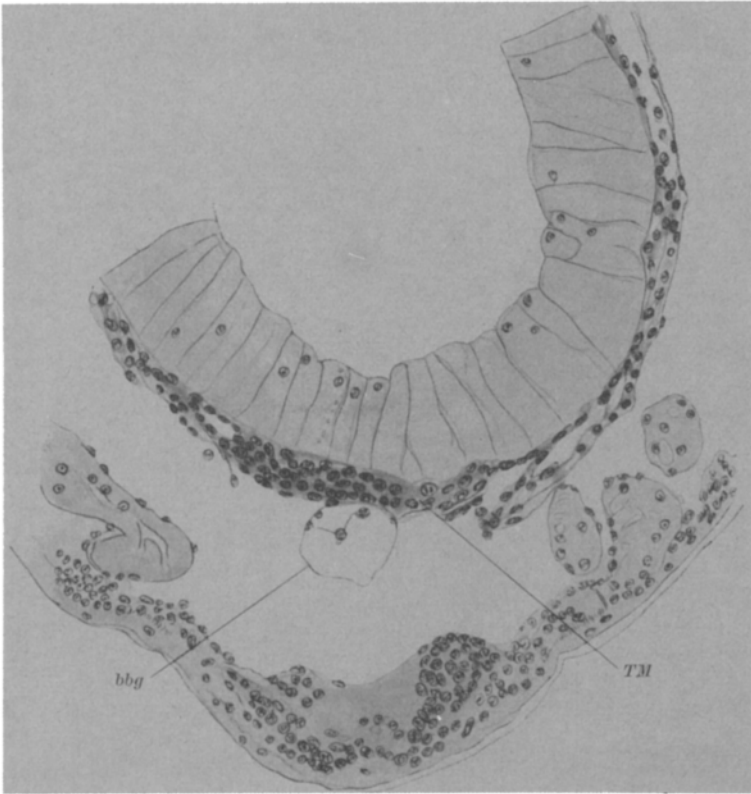


Abb. 30. Querschnitt durch das Vorderende (auf der Höhe des 4. Segments) einer *Eisenella* im Stadium der Textabb. 29.

lichkeiten der Entwicklung der vorderen Segmente und der Regeneration des Vorderendes in dieser Familie noch nicht die Rede sein kann. Es ist aber anzunehmen, daß während der Régeneration des Vorderendes bei den Lumbriciden und auch bei den Lumbriculiden dieselben Eigentümlichkeiten der Mesodermbildung obwalten.

Tubificidae. Die Entwicklung des *Tubifex*, vom Furchungsstadium bis zur Formierung des Wurmkörpers und seiner Organe, ist von PENNERS (1922, 1923) einer genauen Untersuchung unterzogen worden. Der Haupt-

teil der Mesodermstreifen entsteht durch sukzessive Absonderung von den Mesoteloblasten großer würfelförmiger Zellen; jedes Paar solcher Zellen gibt ein Paar der mesodermalen Somiten, und während der ersten Stadien seiner Differenzierung wird er zu einer würfelförmigen Zellgruppe, unter denen sich früh auf der Oberfläche des Würfels kleine Elemente absondern, die den Grund zur Bildung der Somatopleura, der Splanchnopleura und der Dissepimente legen, während die mittleren großen Zellen, nach PENNERS, die Trichterzellen der Nephridien geben. Da das Blastomer 4d bei *Tubifex* wenig Dotter enthält, so gelangt auch wenig Dotter in die Zellen der Somiten.

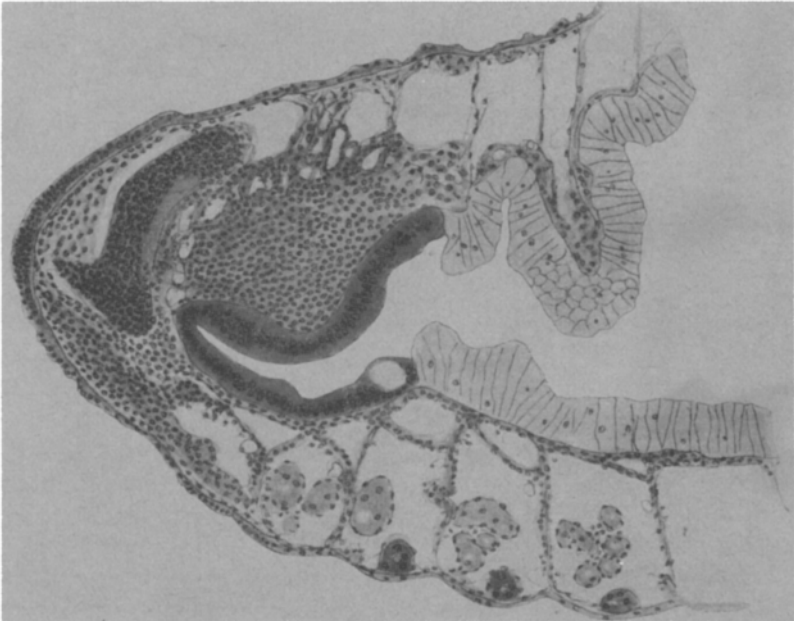


Abb. 31. Schrägsagittaler Schnitt durch das Vorderende eines sehr jungen Wurms *Bimastus*.

Aber vor der Ablösung der würfelförmigen Zellen der Somiten bilden die Mesoteloblasten durch Knospung kleine Zellen mit zartem Protoplasma und ohne Dotter, welche die Vorderpartien der Mesodermstreifen bilden, und erst von der zehnten Zelle an werden die Zellen in jedem Streifen größer und enthalten eine gewisse Menge Dotter. Obgleich PENNERS das weitere Schicksal dieser vorderen Zellen der Mesodermstreifen nicht verfolgt, spricht er doch die Vermutung aus, daß solche Eigenheiten der Vordersegmente des ausgewachsenen *Tubifex*, wie das Fehlen der Segmentierung des Mesoderms des Embryos sowohl als auch des ausgewachsenen Wurmes in den vorderen vier Segmenten und das Fehlen der Nephridien an dieser Stelle, in Zusammenhang stehen mit

der Existenz der vorderen Zellen der Mesodermstreifen und ihrer Abweichungen im Bau und Aussehen von anderen Zellen der Streifen. Aber PENNERS leugnet bei *Tubifex* die Existenz des „migratory mesoblast“ WILSONS auf Grund davon, daß die Mesodermstreifen mit ihrem Vorderende bis ganz zur Mundöffnung reichen und auf ihrem äußersten Vorderende kompakte Zellstränge bilden und nicht in einzelne Mesenchymzellen auseinandergehen.

Meine Beobachtungen an der Entwicklung der Mesodermstreifen bei *Limnodrilus hoffmeisteri* und *L. newaënsis* stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den genannten Angaben von PENNERS überein. Die Vorderpartie des schon ausgebildeten Mesodermstreifens besteht im Vergleich zu den würfelförmigen Zellen der Somiten aus kleinen Zellen, wobei die Grenze dieser Vorderpartie deutlich zu sehen ist, und ein allmählicher Übergang zum Vorderende der großen Zellen in kleine ist nicht vorhanden.

Da ich aber die Furchungsstadien nicht genügend untersucht habe, so kann ich nicht sagen, ob auch bei *Limnodrilus* jene kleinen Zellen vorhanden sind, welche sich nach PENNERS bei *Tubifex* schon in jener Zeit bilden, wo die Mesoteloblasten noch an der Oberfläche des Eis liegen und ihre Vermehrung beginnt, und sie, falls vorhanden, jenen kleinen dotterarmen Zellen der Vorderpartie der Mesodermstreifen des *Limnodrilus* entsprechen, welche soeben in den schon vom Ektoderm bedeckten und gebildeten Mesodermstreifen geschildert worden sind. Gegen ihre Identität spricht der Umstand, daß es nur vier bis fünf von den Zellen gibt, die nach PENNERS als erste aus den Mesoteloblasten entstehen, in der Vorderpartie aber der Mesodermstreifen, die schon unter dem Ektoderm liegen, ihrer weit mehr vorhanden sind; und auch, daß es in den ersten Derivaten der Mesoteloblasten nach PENNERS gar keinen Dotter gibt, er aber in den Zellen der Vorderpartie der Streifen, die unter dem Ektoderm liegen, jedenfalls bei *Limnodrilus*, wenn auch in sehr geringem Maße, doch vorhanden ist. Der erste Unterschied ist übrigens vielleicht das Resultat der Vermehrung dieser ersten Derivate der Mesoteloblasten, und der zweite steht in Zusammenhang mit den spezifischen Unterschieden der Mesodermzellen des *Limnodrilus* von denen des *Tubifex*. Im allgemeinen entspricht das Bild vom Bau des Vorderendes der Mesodermstreifen vollkommen demjenigen, welches oben von *Rhynchelmis* gegeben worden ist, ungeachtet dessen, daß die kleinen Zellen, die aus den Mesoteloblasten während ihrer Oberflächenlage bei Tubificiden entstehen, bei *Rhynchelmis* augenscheinlich nicht existieren.

Der Hauptunterschied zwischen *Limnodrilus* und *Tubifex* besteht wohl darin, daß bei *Limnodrilus* das Blastomer 4d und die von ihm abstammenden Mesoteloblasten eine recht große Dottermenge enthalten, die im Plasma ungleichmäßig verteilt ist, und zwar so, daß der zum Eiinnern gewendete Teil des Mesoteloblasts fast ganz dotterlos ist, der

Dotter aber in dem zur Oberfläche gekehrten Teil konzentriert ist (Taf. III, Abb. 12 *Umz*). Von jener dotterarmen Seite des Mesoteloblasts, welches zum Hinterende des Eies gekehrt ist, beginnt die Bildung der Zellen der Mesodermstreifen. Infolgedessen enthalten die zuerst entstandenen Zellen, d. h. die kleinen Zellen des Vorderendes des Mesodermstreifens, und die ihm zunächst nach hinten anliegenden Zellen sehr wenig Dotter. In den folgenden Zellen aber nimmt die Dotter-

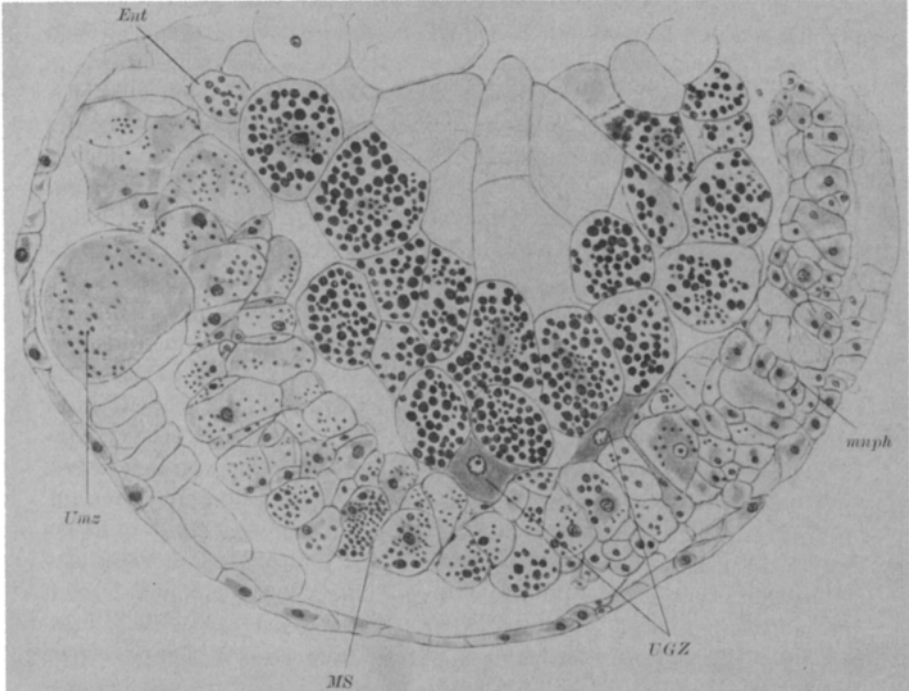


Abb. 32. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Limnodrilus hoffmeisteri* im Stadium der ventralen Annäherung der Mesodermstreifen (*MS*); die Zellen des mittleren Teils des Streifens enthalten Dotter, ihr vorderer Teil (*TM*) ist frei von Dotter. *mnp* die ersten Metanephridien, *UGZ* Urgeschlechtszellen, *Ent* Entodermzellen, *Umz* Urmesodermzelle.

menge rapid zu, da sich an ihrer Entstehung das dotterreiche Plasma aus der äußeren Partie des Mesoteloblasts immer mehr beteiligt. Eine bedeutende Dottermenge enthalten die Zellen einer recht großen Anzahl von Somiten (Textabb. 32 *Ms*; Taf. III, Abb. 13 *Mtm*); späterhin aber, nach Verausgabung des Dottermaterials des Mesoteloblasts, erhalten die folgenden Zellen der Somiten immer weniger Dotter, so daß in den späteren Entwicklungsstadien die Mesoteloblasten ganz frei von Dotter werden.

Auf diese Weise besteht der Mesodermstreifen bei *Limnodrilus* vorn aus kleinen, ganz dotterlosen Zellen, danach die gleichfalls keinen Dotter

enthaltenden metameren Zellen, ferner eine Reihe mit Dotter angefüllter metamerer Zellen; dieser nimmt aber allmählich zur hinteren Partie des Streifens ab. Späterhin teilen sich die großen mit Dotter versehenen Zellen in jedem Somit differenziell in kleinere an der Oberfläche liegende und größere innere Zellen, wie es bei PENNERS beschrieben ist; die kleinen dotterarmen Zellen der Vorderpartie aber teilen sich in gleiche Zellen, d. h. wir erhalten im Anfangsstadium der Differenzierung der Zellen des Streifens bei den Tubificiden dasselbe Bild wie das für *Rhynchelmis* geschilderte im entsprechenden Stadium.

Da ich bei *Limnodrilus* hauptsächlich die Stadien, vom Erscheinen des Mesodermstreifens angefangen, untersucht, den Furchungsprozeß aber nicht verfolgt habe, so kann ich es nur für sehr wahrscheinlich halten, daß die von PENNERS geschilderten kleinen Zellen, die sich schon im Furchungsstadium vom Mesoteloblast loslösen, wenn es noch keine organisierten Mesodermstreifen gibt, eben jene Zellen sind, die die vordere Partie des ausgebildeten Streifens einnehmen (Taf. III, Abb. 13 *TM*). Sämtliche metamere würfelförmige Zellen der Streifen werden zu Somiten, aber die vorderen, wenig Dotter enthaltenden, geben bei ihrer Differenzierung eine geringere Zellenzahl als die an Dotter reicheren und geben keine größeren nephridialen Keimzellen (nach PENNERS), wie sie den übrigen Somiten eigen sind. Deshalb bilden sie in späteren Stadien in den vorderen fünf Segmenten keine Nephridien, und die Dissepimente in diesen Segmenten sind arm an Zellen und bilden breite Lumina.

Wenn die Differenzierung der Gewebe der vorderen Somiten beginnt, sind die Verschiebungen und Veränderungen, die in den Derivaten der kleinen Zellen der vorderen Partie der Mesodermstreifen und in den Derivaten der Zellen der vorderen Somiten vor sich gehen, äußerst schwer zu verfolgen, da in dieser Gegend die Zellen einander immer ähnlicher werden und eine recht kompakte Masse bilden. Diese Eigenart ist durch den Charakter der sich differenzierenden Zellen selbst zu erklären, die ein verhältnismäßig umfangreiches, sehr durchsichtiges, nicht mit Farben tingierbares Protoplasma besitzen, in dessen Mittelpunkt ein sich dunkel färbender Kern liegt. Diese kompakte Verteilung der Zellen in den vorderen Partien der Mesodermstreifen, wie auch in etwas späteren Stadien, veranlaßten wohl PENNERS, das Vorhandensein des „migratory mesoblast“ zu leugnen, um so mehr, da wir auch in bedeutend späteren Stadien im Kopf des Embryos auf keine mesenchymatösen Zellen, wie bei *Rhynchelmis*, stoßen; die Zellen mit wässrigem Plasma liegen hier in kompakten Gruppen oder in Strängen. Stellt man sich diese Zellen mit dichterem und weniger umfangreichem Protoplasma vor, so ergibt sich eine fast vollständige Analogie der Bilder in den verschiedenen Entwicklungsstadien der vorderen Partien der Mesodermstreifen mit dem, was oben bei *Rhynchelmis* beschrieben worden ist. Danach haben die

Tubificiden, ebenso wie die Lumbriculiden und auch die Lumbriciden, „migratory mesoblast“ oder Kopfcölenchym, das sich schon in sehr frühen Stadien absondert, in etwas späteren aber sich ebenso wie das Kopfcölenchym der Embryonen von Vertretern bei den beiden oben geschilderten Familien, agieren.

Zu der Zeit, wenn der Kopf beim Embryo des *Limnodrilus* sich abzuwenden und der Körper des Embryos sich zum Rücken hin zu krümmen anfängt, beginnt das verwickelte histologische Strukturbild der Vorderenden der Mesodermstreifen sich von neuem zu klären, hauptsächlich, weil hier die Zellen freier liegen und sich zwischen ihnen Höhlungen bilden. Dann sehen wir eine Anzahl von der Mundeinstülpung beginnender Dissepimente, die freilich in den vorderen fünf Segmenten sehr schwach entwickelt sind, eine dünne Splanchnopleura (*spl*) und eine sichtbare Somatopleura und außerdem einen Zellstrang, welcher zwischen der Splanchnopleura und dem Darne, längs der Mittellinie der ventralen Wand desselben, liegt und aus recht großen Zellen besteht (Taf. III, Abb. 13 *TM*). Dieser Strang ist von PENNERS bei *Tubifex* als die Anlage des Bauchgefäßes beschrieben. Aber die folgenden Stadien zeugen davon, daß, wenn es die Anlage des Bauchgefäßes der vorderen fünf Segmente sein sollte, es nicht nur für das ventrale Blutgefäß, sondern es auch die Anlage für andere Gewebe sein muß, wobei die aus Cölenchym entstehenden Gewebe und das Gefäß nur auf das Gebiet der vorderen vier Segmente beschränkt sind. Die Weiterentwicklung des Kopfcölenchym zeigt, daß seine Auffassung als Anlage des Bauchgefäßes allein ebenso unrichtig ist wie auch bei den beiden oben geschilderten Familien.

Einige Zeit, nachdem das Kopfcölenchym seine endgültige Lage auf der medianen Bauchlinie des vorderen Abschnitts des Darms eingenommen hat, bleibt es passiv und erfährt keine sichtbaren Veränderungen. In diesen Stadien nähern sich die Dissepimente der vordersten längs dem Strang des Kopfcölenchym liegenden Somiten der den Strang umkleidenden Splanchnopleura schräg von vorn nach hinten (Taf. III, Abb. 14 *Mtm*) und sind auf medianen Sagittalschnitten des vorderen Körperendes sehr dünn und arm an Elementen, die dabei den Charakter von völlig differenzierten Peritonealzellen haben; in den zwei bis drei vordersten Somiten fehlen sie auf solchen Schnitten gänzlich. Auf seitlichen Sagittalschnitten bestehen die Dissepimente aus etwas dichter angeordneten Peritonealzellen und es sind die sehr dünnen Dissepimente der beiden vordersten Somiten sichtbar, die also in diesem Stadium feine Membranen mit Lücken unter dem Darne sind.

Erst von dem Stadium angefangen, wo die Anlage des Schlundes schon deutlich ausgeprägt ist, entwickeln die Zellen des Kopfcölenchymstrangs eine merkliche Aktivität, die sich darin äußert, daß in ihnen

eine recht große Zahl von Mitosen auftritt. Infolge der Vermehrung der Zellen verlängert sich der Strang um ein wenig und reicht mit seinem Hinterende in das Gebiet des 6. Segments (Taf. III, Abb. 14). Gleichzeitig vergrößert sich der Strang auch in die Breite, und außerdem gehen seine Zellen in seinem Vorderteil stellenweise auseinander und bilden metamer angeordnete Höhlungen, meistens drei, deren Umfang nach hinten zu abnimmt, aber in der hinteren Hälfte des Kopfölenchyms treten niemals Höhlungen auf. Abwechselnd mit diesen im Innern des Cölenchyms liegenden Höhlungen befindet sich eine Reihe von Höhlungen zwischen dem Cölenchym und der Somatopleura (Taf. III, Abb. 14 und 15). Mit Ausnahme dieser letzten Eigenart ist die Anlage des Kopfölenchyms ganz ähnlich dem, was wir in den entsprechenden Entwicklungsstadien der Anlage bei *Rhynchelmis* und besonders bei *Eisenella* gesehen haben. Wahrscheinlich, weil alle Zellen der Cölenchymanlage ein wäßriges und verhältnismäßig umfangreiches Protoplasma haben, ist sie bei den Tubificiden bedeutend größer und massiver als bei anderen Familien und nimmt in der Dicke fast den ganzen Raum zwischen dem Darm und dem Nervensystem ein.

Außerordentlich charakteristisch für die beschriebene Anlage ist das Vorhandensein in ihr von metameren Höhlungen bei allen besprochenen Familien der Oligochäten. In Anbetracht dessen, daß im Innern des Kopfölenchyms die Blutgefäße der „Kopfsegmente“ angelegt werden, könnte angenommen werden, daß die metameren Höhlungen die Anlagen der im Entstehen begriffenen Ringgefäße sind. Aber dann müßten diese Höhlungen auf der ganzen Strecke des Kopfölenchyms vorhanden sein, was niemals stattfindet, und verschwinden bei den Tubificiden in späteren Stadien die metameren Höhlungen selbst im Cölenchym ebenso wie bei *Rhynchelmis* und *Eisenella*, und seine Zellen erscheinen als eine mehr oder weniger lockere Masse (Taf. IV, Abb. 16). Beim ausgewachsenen *Limnodrilus* befinden sich in den vorderen vier bis fünf Segmenten zwei Bauchgefäße und vielfach gewundene und reich verzweigte Ringanastomosen mit dem Rückengefaß. Die ganze Anlage des Kopfölenchyms differenziert sich in kleine Zellen, welche die Wände dieser Gefäße, das Bindegewebe zwischen ihnen, die mesodermale, dem Darm dicht anliegende Umhüllung und die Elemente im Innern der Seiten- und Rückenteile der Dissepimente bilden, welche ihnen in diesen Teilen eine größere Dicke und Solidität als den übrigen Teilen verleihen, während die subintestinalen Gebiete der Dissepimente ganz unentwickelt bleiben.

Nach später von ABEL (1902) bestätigten Angaben von HAASE (1898) geht die Regeneration des Vorderendes des *Tubifex* entweder gar nicht vor sich, oder beim Abschneiden der zehn vorderen Segmente regenerieren hier nur drei, nach C. MÜLLER (1908) fünf Segmente, d. h. die ganze Zahl der Larvalsegmente.

Somit befindet sich bei allen von mir untersuchten Familien der Oligochäten auf dem Gebiete einer bestimmten Anzahl Vordersegmente des Embryos die gleiche Anlage des Kopfcölenchyms, welche über ihre zeitweilige Metamerie verfügt und später jene Elemente und Gewebe gibt, durch welche sich bei den Oligochäten die Kopfsegmente von denen des Körpers unterscheiden. Diese Anlage hat denselben Ursprung wie auch die Mesodermstreifen, d. h. sie entsteht aus dem Blastomer 4d, und bildet zuerst den vorderen Teil des Mesodermstreifens; trotzdem trägt sie schon vom Anfang ihres Bestehens das Gepräge der Autonomie und Unähnlichkeit mit den übrigen Teilen der Mesodermstreifen. Diese Anlage entsteht in Form einer unregelmäßigen Gruppe gleichartiger Zellen, während der übrige Mesodermstreifen als eine regelmäßige Reihe großer Zellen angelegt wird, während eine jede von ihnen die Anlage eines besonderen Somites darstellt. Schon ganz zu Anfang seiner Differenzierung teilt sich dieser vordere Teil eines jeden Mesodermstreifens in gleichartige, nicht zu große Zellen, während in dem übrigen Streifen in jedem Somit sofort eine differenzielle Teilung in große und kleine Zellen stattfindet. Später halten die rechten und linken Anlagen des Kopfcölenchyms, nachdem sie in eine gewisse Anzahl Zellen zerfallen, eine Zeitlang im Differenzierungsprozeß inne; die beiden Cölenchymanlagen fließen dabei miteinander unter dem Darm auf seiner medianen Linie zusammen, indem sie hierin durch von hinten sich schiebende vorderste Somiten zusammengerückt sind; die Somiten umfassen diese passive Zellengruppe mit ihrer Splanchnopleura. Mit der Erneuerung der Tätigkeit dieser subintestinalen Anlage wächst sie rückwärts zwischen der Darmwand und der Splanchnopleura der Somiten, wobei es sich herausstellt, daß sie sich über das Gebiet einer bestimmten Anzahl vorderer Somiten erstreckt, deren Dissepimente hier recht schwach entwickelt sind; außerdem erhält das subintestinale Cölenchym seine zeitweilige Metamerie, die unabhängig von der Metamerie der ihr parallel liegenden Somiten ist, doch augenscheinlich sowohl mit dieser als auch mit der Metamerie der ektodermalen Bildungen zusammenfällt, obgleich sie meistens nur in der vorderen Hälfte dieser Anlage des Kopfcölenchyms ausgeprägt ist.

Folglich wird das Cölommesoderm einer bestimmten Zahl Vordersegmente der Oligochäten aus zwei aufeinanderlagernden Mesodermarten zusammengesetzt, die denselben Ursprung von 4d haben, unterscheiden sich aber voneinander durch eine Reihe von Merkmalen. Das eine, welches anfangs mit seinen Derivaten die Höhlung dieses Körperabschnitts einnimmt, ist die unmittelbare Fortsetzung der Körpersomiten und unterscheidet sich durch nichts von ihnen, außer der schwachen Entwicklung seiner Splanchnopleura und der Dissepimente. Das andere liegt dem

Darm näher und besitzt ab origine keine Anzeichen der Metamerie, weist aber mit Beginn seiner endgültigen Entwicklung eine Metamerie, die mit einem Male in der ganzen Strecke dieses Mesoderms erscheint, auf und ist so durch diese Art seiner Metamerisierung sowohl dem Mesoderm des vorderen Regenerats der Oligochäten, als auch dem Mesoderm des vorderen Regenerats der Serpuliden und Spioniden ähnlich. Die Ähnlichkeit wird noch dadurch vergrößert, daß sowohl dieses Mesoderm bei den Embryonen der Oligochäten als auch das Mesoderm des vorderen Regenerats der Oligochäten und Polychäten auf eine bestimmte Zahl vorderer Segmente beschränkt ist. Oben haben wir den Schluß gezogen, daß die eigenartige Entwicklung des Mesoderms im vorderen Regenerat der Polychäten mit der eigenartigen Entwicklung des Mesoderms im Körper der segmentierten Trochophora (mit bestimmter Segmentzahl) übereinstimmt und daß dieses Mesoderm dem Mesoderm der Larvalsegmente oder dem trochophoralen Cölomesoderm homolog ist. Ebenso müssen wir auf Grund der angeführten Ähnlichkeit für die Oligochäten den Schluß ziehen, daß erstens die Entwicklungsmerkmale des Mesoderms ihres vorderen Regenerats mit denselben bei den Polychäten ähnlich sind und in den Entwicklungsmerkmalen der Anlage des Kopfcölenchyms in einer bestimmten Zahl der Vordersegmente des Embryos ihren Ursprung haben; zweitens, daß dieses Kopfcölenchym der Vordersegmente des Oligochätenembryos dem trochophoralen Mesoderm der Polychäten homolog ist.

Der Hauptunterschied der Oligochäten im Vergleich zu den Polychäten in dieser Hinsicht besteht darin, daß das trochophorale Mesoderm der Polychäten das ganze Cölomesoderm der Larvalsegmente bildet, bei den Oligochäten aber bildet das trochophorale Mesoderm nur einen Teil des Mesoderms der Kopf- oder Larvalsegmente; das übrige, hauptsächlich durch die Somatopleura vertretene Mesoderm, entsteht aus den Geweben der vorderen Somiten des in die Larvalsegmente eingeschobenen metatrochophoralen Mesoderms. Wie die Entwicklung zeigt, ist dieses deshalb möglich, weil das trochophorale Mesoderm in seiner Entwicklung und Formierung zurückbleibt und die vorderen postlarvalen Somiten sich in die vordersten, von den Geweben des trochophoralen Mesoderms noch fast freien Körpersegmente hineinschieben. Und dieses Zurückbleiben steht in Zusammenhang mit dem Anfang der Rudimentarisierung nicht nur des präoralen Teils, sondern auch des ganzen Larvalkörpers, nach dem Gesetze MEHNERTS: die regressiven Teile und Organe entwickeln sich langsamer als die progressiven. Im fertigen Vorderende ist das Mesoderm nur deshalb genügend entwickelt, weil sich an seiner Bildung zwei Mesodermarten beteiligen, d. h. die trochophoralen und metatrochophoralen.

Ein zweiter wesentlicher Unterschied im Wechsel der beiden Mesodermarten bei den Polychäten und den Oligochäten besteht darin, daß

bei letzteren sowohl das trochophorale als auch das metatrochophorale Mesoderm ein und desselben Ursprungs sind, d. h. von Derivaten des Blastomers 4d abstammen; bei den Polychäten bildet sich aus 4d nur das trochophorale Mesoderm; das metatrochophorale nimmt seinen Ursprung aus der ektodermalen Wachstumszone. Es ist schwer zu sagen, wodurch dieser Unterschied in der prospektiven Bedeutung von 4d bei Oligochäten und Polychäten zu erklären ist; vielleicht steht er im Zusammenhang mit den größeren Dimensionen von 4d bei den Oligochäten im Vergleich zu den Polychäten, oder mit dem Vorhandensein in 4d der Oligochäten von Nährstoff in Gestalt von wenn auch nicht zahlreichen Dotterkörnchen, welche in 4d der Polychäten fehlen. Jedenfalls muß, wie ich es schon 1916 getan habe, darauf hingewiesen werden, daß das Wesentliche im Unterschiede zwischen dem trochophoralen und dem metatrochophoralen Mesoderm nicht darin besteht, daß bei den Polychäten eine von ihnen aus 4d, die andere aber aus dem Ektoderm entsteht, sondern in den speziellen Vorgängen der Formierung der beiden und dem verschiedenen Charakter ihrer Metamerie.

Ich möchte noch auf eine Besonderheit des trochophoralen Mesoderms bei den Oligochäten hinweisen. Bei den Lumbriculiden, Lumbriciden und Tubificiden nimmt seine Anlage im Stadium des Erscheinens der metameren Höhlungen in ihm sechs Segmente ein, obgleich bei den Lumbriciden und Tubificiden die Zahl der Larvalsegmente im ausgewachsenen Zustand weniger als sechs (vier oder fünf) beträgt. Mir scheint, daß diese fast gleiche Ausdehnung seiner Anlage in sämtlichen Familien nicht nur als eine zufällige Erscheinung aufgefaßt werden darf. Sechs Larvalsegmente sind augenscheinlich die primäre Zahl für sämtliche Oligochäten, und nur die sekundären Veränderungen führen dazu, daß das hintere Ende des trochophoralen Mesoderms rudimentär wurde, so daß in diesem seinen Teil bei Lumbriciden und Tubificiden keine metameren Höhlungen erscheinen; bei den Tubificiden und Lumbriciden nehmen die Zellen dieses Teils in späteren Stadien, wenn das ganze trochophorale Mesoderm seine Metamerie verliert und sich in eine lockere, an Bindegewebe erinnernde Masse verwandelt, an dem Bau nicht jener metatrochophoralen Somiten teil, denen sie der Lage nach entsprechen, sondern werden zur Ergänzung der Gewebe der vorderen Somiten verbraucht. Deshalb muß als die primitivste Familie, welche primitive Verhältnisse bewahrt hat, dank denen das trochophorale Mesoderm an der Bildung jener sämtlichen sechs Segmente, in deren Ausdehnung ihre Anlage liegt, teilnimmt, die Familie der Lumbriculiden angesehen werden, bei denen dabei sechs trochophorale Metamere in einem verhältnismäßig späteren Stadium der Differenzierung dieser Anlage auftreten (Taf. II, Abb. 9); bei den Tubificiden beteiligt sich das trochophorale Mesoderm nur im Aufbau der fünf vorderen Somiten aus der Zahl jener sechs, in deren

Gegend seine Anlage gelegen hat, die drei metameren Höhlungen erscheinen aber im trochophoralen Mesoderm in früheren, mehr embryonalen Stadien seiner Differenzierung. Bei den Lumbriciden nimmt die Anlage 5—6 Segmente ein, und nimmt am Bau von vier Somiten teil, was auf seine weitere Rudimentarisierung hinweist. In jenem Stadium der histologischen Differenzierung des trochophoralen Mesoderms, in welchem in ihm bei den Lumbriculiden die Höhlungen auftreten, sind bei Tubificiden und Lumbriciden die Metamere verschwunden. Das sind alles sekundäre Merkmale, die ursprüngliche Zahl der Larvalsegmente beträgt sechs, und alle Oligochäten stammen wahrscheinlich monophyletisch von den Polychäten mit sechs Larvalsegmenten ab.

Unten werde ich auf die allgemeine Bedeutung des Vorhandenseins eines trochophoralen und metatrochophoralen Mesoderms bei den Anneliden zurückkommen müssen. Zunächst werde ich mich bei der Frage über die Nephridien in den Larvalsegmenten der Oligochäten aufhalten, da bei dieser Frage recht komplizierte Beziehungen herrschen, die bei der Entwicklung der Nephridien in diesen Segmenten beobachtet werden können, ist ihre gesonderte Behandlung gerechtfertigt.

Die Nephridien der Larvalsegmente der Oligochäten.

In den Larvalsegmenten sämtlicher erwachsenen Oligochäten fehlen stets die Nephridien; dieses ist ihre am deutlichsten ausgesprochene anatomische Eigentümlichkeit. Außerdem wissen wir noch, dank den Untersuchungen von VEJDOVSKY, wie mannigfaltig bei den Oligochäten die Formen der Nephridien und Ausscheidungsorgane überhaupt sind, welche in den verschiedenen Entwicklungsstadien, gerade im vorderen Abschnitt des Embryos, auftreten. Diese Mannigfaltigkeit der Ausscheidungsorgane der Oligochätenembryonen steht zweifellos mit ihrer Entwicklung und Leben im Süßwasser in Zusammenhang, welche für den Embryo schon in den frühesten Stadien Einrichtungen zur Entfernung des überflüssigen Wassers aus den Blastomeren und Zellen des Körpers nötig macht, desjenigen Wassers, welches infolge osmotischer Vorgänge ins Ei eindringt. Dieselbe Bedeutung hat das Erscheinen der larvalen Nephridien bei den Embryonen der Süßwassermollusken, während bei den Larven der marinen Mollusken keine Larvalnephridien auftreten. VEJDOVSKY hat bei den Oligochäten drei verschiedene Formen von provisorischen Exkretionsorganen gefunden.

1. Die Exkretionszellen, die er bei den Vertretern der Lumbriciden noch in den der Gastrulation vorhergehenden Stadien gefunden hat. In anderen Familien der Oligochäten sind sie nicht vorhanden. Ihre Natur und Entstehung aus zwei Blastomeren des vierten Zellenstadiums ist von SVETLOV (1922) festgestellt worden.

2. Die larvalen Pronephridien, von VEJDOVSKY in den frühesten Sta-

dien der Lumbriciden beschrieben, haben die Gestalt von Kanälen mit einem intrazellularen Flimmergang, die mit einer Zelle (Solenocyt) im dorsalen Teil des Kopfklappens beginnen und in Gestalt eines feinen Kanals längs der dorsalen Dotteroberfläche sich nach rückwärts richten, danach schleifenförmig zurück nach vorn und zur Ventralseite kehren und im vorderen Segment heraustreten. Bei *Rhynchelmis* hat VEJDOVSKY keine larvalen Protonephridien gefunden. Des weiteren werde ich sie larvale Protonephridien nennen.

3. Die embryonalen Pronephridien erscheinen VEJDOVSKY zufolge bei Lumbriciden und *Rhynchelmis* in späteren Entwicklungsstadien; die Art ihres Entstehens hat er nicht festgestellt; er vermutet nur, daß die embryonalen Pronephridien im ersten Segment entstehen, sich aber im zweiten und dritten verbreiten (VEJDOVSKY, Entwicklungsgesch. Untersuchungen, S. 290). Ich werde sie provisorische Metanephridien nennen.

Um uns mit den embryonalen Exkretionsorganen näher bekannt zu machen, wird es bequemer sein, ihre Veränderungen in jeder Familie einzeln zu betrachten.

Rhynchelmis. Exkretionszellen finden wir weder bei *Rhynchelmis* noch bei den Tubificiden, sondern nur bei den Lumbriciden; das erste Ausscheidungsorgan bei *Rhynchelmis* sind die larvalen Protonephridien. VEJDOVSKY hat die Protonephridien bei *Rhynchelmis* nur auf den späteren Entwicklungsstadien, wo sie schon zu degenerieren beginnen, beschrieben; dadurch hat er sie zu kurz abgebildet (System und Morphologie der Oligochäten, Taf. XVI, Abb. 3 und 4). Bei Anwendung von EHRLICH'S Hämatoxylin mit Eosin und der Färbung nach MALLORY ist es mir gelungen, sehr deutliche paarige Protonephridien sogar in sehr frühen Stadien zu finden.

Oben habe ich schon anläßlich des Ektomesoderms bei *Rhynchelmis* darauf hingewiesen, daß die larvalen Protonephridien aus Derivaten jener Zellengruppe entstehen, in die beim Embryo im Stadium der Umwachsung des Dotters mit dem sekundären Ektoderm die Zellen sämtlicher drei ersten Furchungsquartette vereinigt sind, in welchen sowohl das primäre Ektoderm wie auch das Mesenchym oder Ektomesoderm enthalten sind.

In den neugebildeten Protonephridien ist ein Dotterkörnchen enthaltendes Solenozyt sichtbar (Textabb. 33 S), da aber über Dotterkörnchen bei *Rhynchelmis* nur die Zellen des primären Ektoderms und Mesenchyms verfügen (das gesondert liegende Entoderm nicht gerechnet), so wird ihr Zusammenhang mit der Anlage des Protonephridiums offenbar. Der Anfang des Protonephridialkanals mit dem Solenozyten liegt auf einem Niveau mit der Schlundanlage, seitlich von der Mittellinie ihrer Dorsalwand; von hier geht der Kanal direkt in der Längsachse des Eis nach hinten und nach einer gewissen Strecke wendet er sich

nach unten und vorn und endet in der Bauchwand des Körpers, sofort hinter der Mundöffnung, wo er auch hinausmündet.

Ungefähr stimmt die Lage des Protonephridiums mit seiner Lage bei den Lumbriciden, wie sie VEJDOVSKY schildert, überein. In den frühesten Stadien seines Bestehens (Taf. IV, Abb. 17), wenn die embryonalen Streifen noch auf der ganzen Strecke auseinandergerückt sind, ist ein vollständiges Bild der Lage des Protonephridiums sehr schwer zu geben; sein oberer Zweig verläuft etwas anders als in späteren Stadien, er wendet sich von der Stelle des zukünftigen Mundes schräg nach oben längs der Rückenwand des Körpers. Es ist möglich, daß in diesem Stadium das Protonephridium auch in seiner Länge mit dem der Lumbriciden übereinstimmt. Bedeutend besser ist der Lauf des Protonephridiums in späteren Stadien zu verfolgen, wenn das vordere

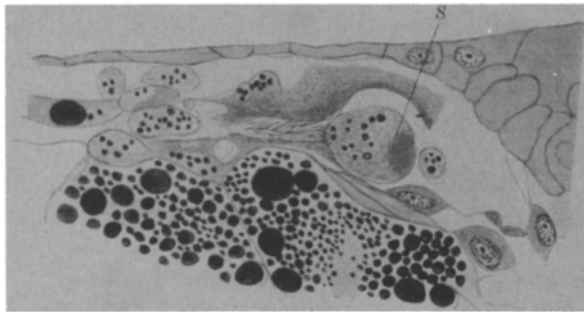


Abb. 33. Ein Teil des Horizontalschnitts durch das Ei von *Rhynchelmis* im Stadium der äquatorialen Mesodermstreifen; mit Dotterkörnern (schwarz) gefüllt sind die Mesenchymzellen und der Solenozyt des Protonephridiums.

Drittel der embryonalen Streifen sich schon einander genähert hat, die Mundöffnung und die axiale Anlage des Schlunds schon erschienen sind. Dann kommt der Gipfel seiner Schleife ungefähr auf das Niveau des Hinterendes der Schlundanlage zu stehen, aber da sich zu dieser Zeit die Streifen der vorderen Somiten schon differenziert haben, so kann man sich mit Hilfe der Rekonstruktion von Frontalschnitten davon überzeugen, daß das Nephridium in diesem Stadium mit seiner Schleife das Gebiet der ersten sechs Segmente des Körpers umfaßt (vgl. das Schema der Textabb. 34). Da der Endteil der unteren Hälfte der Schleife auf dem Niveau des sich auszuwachsen beginnenden Somiten liegt, so sieht man, daß sie retroperitoneal liegt und eng von deren Somatopleura an die Wand des Körpers gedrückt ist (Taf. IV, Abb. 18).

In noch späteren Stadien wird infolge des Auswachsens der Somiten zum Rücken das Protonephridium ganz von der Somatopleura an das äußere Epithel gedrückt, wodurch es wiederum sehr schwer wird, seinen Lauf zu verfolgen.

In diesem und in späteren Stadien beginnt sich das Protonephridium allmählich zu atrophieren. In der primären Leibeshöhle treten dabei einzelne, wenig zahlreiche Zellen auf, die ihrem Charakter nach den Zellen des Protonephridiums ähneln; deshalb verläuft die Reduktion der Protonephridien wahrscheinlich durch Zerfall seiner Teile in Zellen. Diese Reduktion wird durch das Erscheinen eines neuen Nachwuchses von Nephridien hervorgerufen, d. h. von provisorischen Metanephridien der Larvalsegmente. Sie entstehen durch eine lokale Vermehrung der Peri-

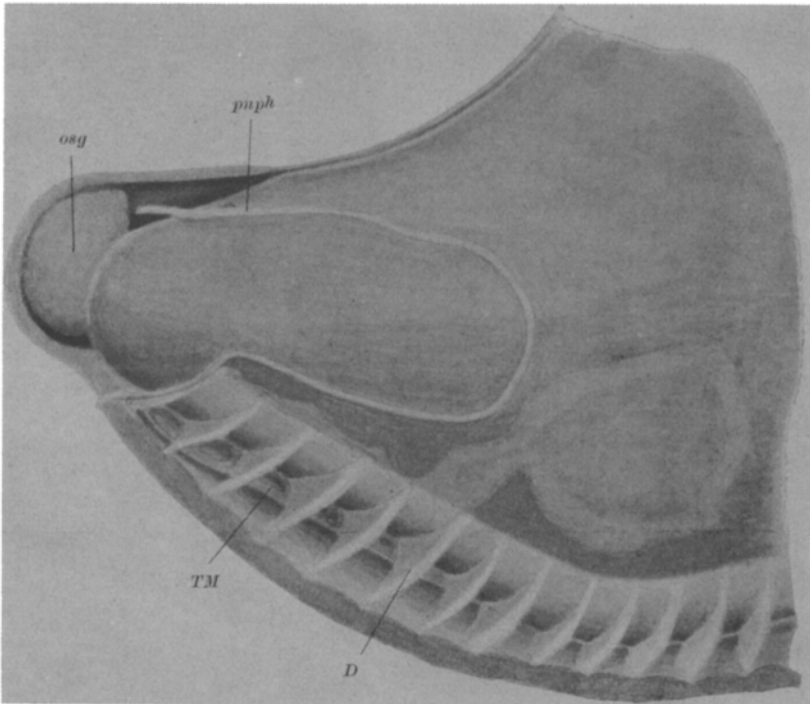


Abb. 34. Schematische Darstellung des Baues des Vorderendes des *Rhynchelmis*-Embryo.

tonealzellen auf bestimmten Stellen eines jeden Dissepiments und bilden gewundene Kanäle mit intrazellularem Gang; diese beginnen auf der Vorderseite eines Dissepiments in Form eines kleinen, aus einer besonderen Trichterzelle entstandenen Trichters. Die Anlage des provisorischen Metanephridiums des ersten Dissepiments liegt dem ausführenden Abschnitt des Protonephridiums dicht an (Taf. IV, Abb. 19 und 20). Ihre Anlage unterscheidet sich durch nichts von der Anlage des Nephridiums in den Postlarvalsegmenten, und ebenso wie in ihnen besitzt jedes Nephridium in den Larvalsegmenten seinen Ausführgang.

Der Form und der Lage nach entsprechen sie vollständig den Ne-

phridien des Postlarvalabschnitts. Und nur gegen Ende des embryonalen Lebens erhält ihre Entwicklung einen etwas eigenartigen Charakter. Ein jeder wächst stark in die Länge und durch die ventralen Lücken der Dissepimente streckt er sich in Gestalt einer langen Schleife in die Höhlungen der zwei bis drei, oder sogar einer größeren Zahl hinten liegender Segmente, wobei er ein dichtes System von gewundenen Kanälen bildet (Taf. IV, Abb. 21). Sofort nach dieser intensiven Wachstumsperiode tritt eine Degeneration der provisorischen Metanephridien ein, so daß bei dem aus dem Kokon heraustretenden Wurm die Larvalsegmente weder Meta- noch Protonephridien haben.

Das wenn auch nur zeitweilige Vorhandensein in den Larvalsegmenten von metameren Metanephridien ist dadurch zu erklären, daß zum Bestand des Mesoderms diese Segmente, wie aus dem Vorhergehenden zu sehen ist, auch das metatrochophorale Mesoderm gehört, das durch die peripheren Teile der Dissepimente vertreten ist, wo diese Organe auch entstehen. In frühen Stadien in die Larvalsegmente eingeschoben, differenzieren sich die vorderen Somiten auf dieselbe Weise und geben dieselben Derivate wie auch in den Postlarvalsegmenten.

Lumbricidae. Wie VEJDovsky bei den Lumbriciden festgestellt hat, werden die Protonephridien der Larvalsegmente, wo sie die Exkretionszellen der frühen Stadien funktionell ersetzen, ihrerseits durch provisorische Metanephridien ersetzt, nur mit dem Unterschied, daß diese bedeutend früher als bei *Rhynchelmis*, noch bevor sie eine vollständige Entwicklung erlangt haben, atrophieren.

Tubificidae. Bei den Tubificiden bilden sich auf diese Art Protonephridien (Taf. V, Abb. 22 und 23), die sich ihrem Charakter und ihrer Lage nach wenig von den Protonephridien der Lumbriculiden und Lumbriciden unterscheiden. Sie sind auf Schnitten recht schwer zu finden, teils infolge der besonderen Feinheit ihrer Kanäle, teils infolge des eigenartigen Charakters der sie umgebenden Gewebe. Aus diesem Grunde hat sie PENNERS bei den Embryonen des *Tubifex* nicht gesehen und tut ihrer keine Erwähnung. Aus demselben Grunde ist es mir auch nur gelungen, den Gang der dorsalen Hälfte seiner Schleife bis zu ihrer Biegung in vollem Maße zu verfolgen; die Lage des Protonephridiums ist augenscheinlich mit der bei den Lumbriciden und Lumbriculiden identisch. Das Eigentümliche bei den Tubificiden ist das sehr frühe Erscheinen des intrazellularen Protonephridialkanals. In den allerersten Entwicklungsstadien der Mesodermstreifen, wenn sie nur durch Mesoteloblasten und durch zwei, drei schmale erste Zellen der Streifen vertreten sind, das ganze Ei aber als ein Häufchen entodermaler Makromere mit Mesoteloblasten und einer Gruppe von Mikromeren des primären Ektoderms auf dem animalen Pol erscheint, besitzen eine oder zwei dieser Mikromere eine intrazelluläre längliche Vakuole oder einen Kanal

(Taf. V, Abb. 24). Da die typischen Protonephridien erst dann auftreten, wenn das Ei vom Ektoderm umwachsen ist, und es mir nicht gelungen ist, die Umwandlungsstadien solcher Blastomeren mit Vakuolen in typische Protonephridien zu beobachten, so kann ich nur voraussetzen, daß die Protonephridien zwar aus Ektomesoblasten entstehen, und zwar aus jenen, die Vakuolen enthalten; vielleicht aber sind diese in frühen Stadien nur zeitweilig funktionierende Exkretionszellen, die später atrophieren, oder jedenfalls die Exkretionsfähigkeit einbüßen.

In diesem Falle haben wir bei den Oligochäten eine Reihe von verschiedenen Phasen der Verlegung des Beginns der Exkretionstätigkeit auf immer frühere Entwicklungsstadien. Bei den Lumbriculiden beginnt die Ausscheidungstätigkeit nur mit der Bildung eines typischen Protonephridiums, welches aus einer der Zellen, wahrscheinlich des dritten Quartetts, entsteht. Bei den Tubificiden beginnt die Ausscheidung schon in der Zelle des dritten Quartetts selbst; ihre Tätigkeit wird später von der Tätigkeit der Protonephridien, der Derivate anderer Zellen des dritten Quartetts, abgelöst. Bei den Lumbriciden aber beginnt die Ausscheidung schon in einem der vier Blastomeren des vierzelligen Entwicklungsstadiums, vor der Bildung der Quartette.

Das typische Protonephridium nimmt mit seinem Kanal nur ein bestimmtes Gebiet des Vorderendes des Embryos ein, nämlich das Gebiet der Larvalsegmente. Die Protonephridien atrophieren bei Tubificiden in denselben Stadien wie bei *Rhynchelmis* und *Eisenella*, wobei sie in den Larvalsegmenten durch keine Ausscheidungsorgane, weder provisorische noch beständige, ersetzt werden. Das Fehlen der bei den Embryonen von Vertretern anderer Familien erscheinenden provisorischen Metanephridien in den Larvalsegmenten der Tubificiden ist wahrscheinlich damit zu erklären, daß die Anlage des trochophoralen Mesoderms in dieser Familie das metatrochophorale Mesoderm in den Larvalsegmenten bedeutend mehr zurückdrängt.

Noch vor dem vollständigen Verschwinden der Protonephridien übernimmt beim Embryo der Tubificiden die Funktion der Ausscheidung das Metanephridium der zwei oder drei ersten Postlarvalsegmente (6. und 7. Körpersegmente). Zur Zeit des Beginns der Krümmung des Embryokörpers erscheinen die Metanephridien sukzessive von vorn nach hinten im 6., 7. und 8. Segment; aber im 9. und den ihm folgenden Segmenten sind die Anlagen der Nephridien selbst dann nicht sichtbar, wenn in den drei vorhergehenden Segmenten sie das Aussehen recht langer, schleifenartiger Stränge erhalten haben. In den Segmenten, vom 9. angefangen, werden die Nephridien in einem bedeutend späteren Entwicklungsstadium angelegt.

Über die Art der Bildung der Metanephridien bestätigen meine Untersuchungen im allgemeinen nur das, was schon von PENNERS beim Em-

bryo von *Tubifex* beschrieben worden ist. Wahrscheinlich beziehen sich die Angaben von PENNERS auf die Nephridien des 6.—8. Segmentes, aber infolge ihrer Ähnlichkeit mit den übrigen Nephridien in den fertigen Segmenten ist anzunehmen, daß sich auch die übrigen auf dieselbe Art entwickeln. Sie treten in Gestalt eines Strangs von großen, dichtgedrängten Zellen auf (Taf. VII, Abb. 36, Textabb. 32 und 40 *mtnph*), deren Hauptprotoplasmamasse wässerig und farblos ist, und nur längs der Achse der Anlage geht ein intrazellulärer Strang dunklen Protoplasmas, welcher später der Länge nach von einem feinen intrazellulären Kanal durchbohrt wird. Die Frage, ob in der Anlage des Metanephridiums eine Trichterzelle vorhanden ist, muß vorläufig als unentschieden angesehen werden, da ich sie nicht gesehen habe; was aber PENNERS als Trichterzelle beschreibt, ist seinen Abbildungen und seiner von ihrem Bau gegebenen Beschreibung zufolge die Urgeschlechtszelle (siehe unten das Kapitel „Urgeschlechtszellen“).

Aus dem oben über die Ausscheidungsorgane in den Vordersegmenten des Embryos Gesagten ist zu ersehen, daß auch in dieser Hinsicht die Larvalsegmente Eigentümlichkeiten aufweisen. Bei den Vertretern aller drei untersuchten Oligochätenfamilien tritt hier ein Paar Protonephridien auf, welche in der Periode ihrer Höchstentwicklung das ganze Gebiet der Larvalsegmente einnehmen, aber über sie hinaus, in die Postlarvalsegmente, nicht eindringen. Die Metanephridien aber treten in den Larvalsegmenten entweder gar nicht (Tubificiden), oder nur zeitweilig auf; diese zeitweiligen Nephridien erreichen nur bei den Lumbriculiden eine volle Entwicklung, unterscheiden sich aber stark von den übrigen Metanephridien dadurch, daß ein jedes von ihnen mit seinen Schleifen in einige Nachbarsegmente eindringt.

Die Darmanlage der Larvalsegmente.

Einige Details der Embryonalentwicklung des Darmes im Vorderende des Embryos verdienen unsere Aufmerksamkeit. Bei den Embryonen sämtlicher Oligochäten, außer den dotterlosen Lumbriciden, besteht das Entoderm aus großen polyedrischen, eng aneinanderliegenden und dicht mit Dotterkörnchen vollgepfropften Zellen; sie entstehen alle durch Vermehrung der großen entodermalen Makromere.

In frühen Stadien, wenn der Dotter teilweise auch im primären Ektoderm oder, wie bei den Tubificiden, auch im Mesoderm enthalten ist, unterscheidet sich der Dotter der entodermalen Zellen durch Körner größeren Umfangs und eine große Mannigfaltigkeit ihrer Größe, während in den übrigen Geweben der Dotter aus sehr kleinen im Protoplasma verstreuten Körnern von ungefähr gleicher Größe besteht.

Lumbriculiden. VEJDovsky hat in seiner Abhandlung über die Embryologie des *Rhynchelmis* der Frage über die Entstehung des Darm-

epithels aus den mit Dotter gefüllten großen Entodermzellen viel Aufmerksamkeit gewidmet. Er beschreibt bei diesem Wurm vielmalige Teilungen der Entodermzellen, welche im Anfangsstadium der Gastrulation infolge ungleicher Teilung kleinere Entodermzellen unter der Mikromerenkappe und größere Zellen in der entgegengesetzten größeren vegetativen Halbkugel des Embryos geben. In späteren Stadien ruft die ungleiche Zellteilung die Differenzierung des Entoderms in kleinere periphere Zellen hervor, welche eine Art äußere Epithelschicht des Entoderms bilden und in größere, welche die innere kompakte Entodermmasse bilden. Aber nachdem verlieren viele periphere Entodermzellen des Vorderendes des Embryos den Dotter und verwandeln sich in mesenchymähnliche Elemente, welche sich zwischen den inneren, polyedrischen Zellen in die Tiefe hindurchdrängen und hier die vordere Anlage bilden, deren Zellen sich radial lagern und eine nicht große Höhlung umgeben. Diese Höhlung ist die zukünftige Darmhöhle, und das sie umgebende radiale Epithel ist das zukünftige Darmepithel.

Nach meinen Beobachtungen verläuft der Prozeß der Darmbildung innerhalb der großen polyedrischen Entodermzellen folgendermaßen.

Im Anfang des Umwachtungsstadiums teilen sich die von innen an die Mikromere anliegenden Entodermzellen so, daß sie zu ihrem vorderen Ende hin eine Gruppe von verhältnismäßig kleinen Zellen, unter den Mikromeren, bilden (Taf. V, Abb. 25 und 26 *oea*). Diese Zellgruppe verbraucht schnell ihren Dotter und nimmt teilweise ventrale Fläche des vorderen Teils des Entoderms ein, hauptsächlich aber bildet sie eine kompakte Anlage, deren Zellen sich karyokinetisch teilen und eine sehr kompakte zylinderförmige Anhäufung bilden, welche ins Innere der Makromere hineinragt (Taf. V, Abb. 27 *oea*). Zur selben Zeit sondert sich zwischen den Mikromeren oder Zellen des primären Ektoderms eine scheibenförmige Verdickung ab, deren Zellen eine gewisse Menge feinkörnigen, für das primäre Ektoderm charakteristischen Dotters enthalten: das ist die Anlage des Stomodäums (Taf. V, Abb. 27 *st*). Diese beiden Anlagen, die ektodermale als auch die entodermale, berühren sich in den nächstfolgenden Stadien so eng (Taf. VI, Abb. 28), daß die Grenze zwischen ihnen unklar wird und sie zusammen eine kompakte Zellmasse bilden; die Zellen des Stomodäums zeichnen sich durch das Vorhandensein kleiner und verstreuter Dotterkörnchen aus, während die Zellen der entodermalen Darmanlage schon ganz dotterlos sind.

Danach bekommt die Anlage des Stomodäums auch das Aussehen eines kompakten, ins Innere des Embryos hineinragenden Zylinders; die Länge des Stomodäums vergrößert sich nicht mehr, und die weiteren Veränderungen in ihm beschränken sich auf die Bildung der Mundhöhle in ihm, die sich dann mit einer Mundöffnung nach außen öffnet.

Bedeutend kompliziertere Veränderungen erfährt die entodermale

Anlage. Erstens wächst sie in den nächsten, wie auch in den späteren Stadien, in die Tiefe des Entoderms, längs der Längsachse des zukünftigen Körpers hinein; in früheren Stadien richtet sie sich schräg nach oben (Taf. VI, Abb. 28 *oea*), in späteren aber liegt die vordere Hälfte der Anlage der ventralen Oberfläche des Entoderms eng an, die hintere hebt sich jäh nach oben und entfernt sich von der Oberfläche (Textabb. 35 *oea*). Sowohl das Eindringen selbst der entodermalen Anlage in das Dotterentoderm, als auch ihre Verlegung zur Oberfläche ist durch den beständigen Dotterverbrauch in den entodermalen Dotterzellen im Vorderende des Embryos bedingt.

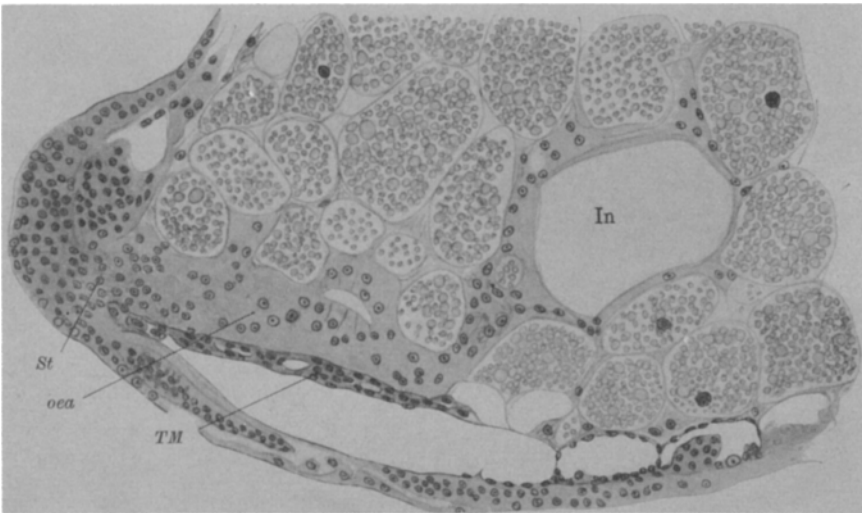


Abb. 35. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines gekrümmten und verlängerten *Rhynchelmis*-Embryos. *oea* Ösophagusanlage, *In* blasenförmige Anlage der übrigen Darmhöhle, *TM* Trochophoralmesoderm, *St* Stomodäumanlage.

In dem Maße, wie die entodermale Anlage in die Masse der entodermalen Dotterzellen hineinwächst, verändert sie ein wenig ihre Form. Ihr äußerstes Hinterende wird breiter und bildet ein Stückchen aus radial angeordneten Zellen, welche in Gestalt einer Epithelschicht die spaltförmige, später blasenförmige Höhlung umgeben (Textabb. 35 *In*). Die Blase vergrößert sich fernerhin in die Länge und Breite (Textabb. 36 und 37 *In*).

Die Tätigkeit der entodermalen Anlage äußert sich in ihrer ganzen Ausdehnung darin, daß in den ihr unmittelbar anliegenden Dotterzellen ein schnellerer Verbrauch des Dotters beginnt, was eine Veränderung des Umfangs und das Verschwinden dieser großen Dotterzellen zur Folge hat. In späteren Stadien lösen sich einzelne Zellen der Anlage von ihr und dringen in die Zwischenräume der Dotterzellen an jenen Stellen ein,

wo ihrer noch viele sind, und beschleunigen den Verbrauch des Dotters in den von der Anlage entfernten Zellen. Von großen Dotterzellen zusammengedrückt, erhalten sie Fortsätze und eine „mesenchymatöse“ Gestalt — nach dem Ausdruck von VEJDovsky.

Außer dieser inneren entodermalen Anlage werden im Entoderm in sämtlichen Stadien auch kleine periphere Entodermzellen sichtbar, welche



Abb. 36. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines wurmförmigen *Rhynchelmis*-Embryos. *oea* Ösophagus, *In* Darmhöhle, *aenz* periphere Zellen der Darmanlage, *TM* Trochophoralmesoderm.

anfangs Dotter enthalten und sich von ihm viel später als die Zellen der inneren Anlage befreien (Taf. V, Abb. 27; Taf. V, Abb. 28 *aenz*). Sie entstehen im Vorderende des Embryos auf Kosten derselben kleinen Entodermzellen, welche den Mikromeren anliegen und welche zu Beginn der Gastrulation nicht nur den Zellen des zukünftigen Stomodäums anliegen (aus diesem ihren Teil entsteht die innere Darmanlage), sondern

sind auch etwas ventral und mehr nach hinten von dem Stomodäum gelagert (Abb. 27 und 28). Es besteht aber kein Zweifel darüber, daß sie in den vom Stomodäum entfernten und dorsalen Teilen durch Knospung von großen entodermalen Dotterzellen daselbst entstehen können. Die peripheren kleinen Entodermzellen beteiligen sich gleichfalls an der Resorption des Dotters, aber erst in späteren Stadien, zu Beginn ihrer Vermehrung und der Bildung komplizierter fortsatzreicher Zellen wie jene, die von der inneren entodermalen Anlage abgehen und in Form ganzer Stränge in die Zwischenräume der Dotterzellen eindringen (Textabb. 36 aenz). Und so vollzieht sich die Resorption des Dotters zuerst von innen, und später von innen und außen.

Daraus folgt, daß die Migration der peripheren Entodermzellen in den Dotter ein rein physiologischer Prozeß ist. VEJDovsky zufolge

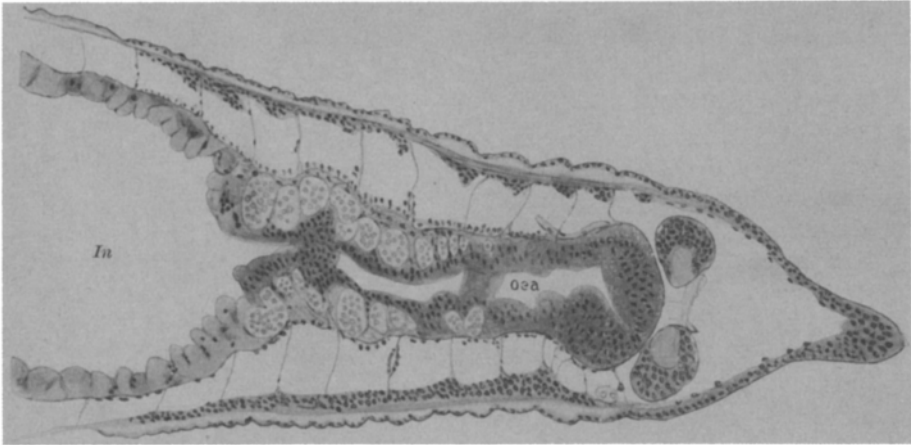


Abb. 37. Frontalschnitt durch das Vorderende eines wurmförmigen *Rhynchelmis*-Embryos.

führt dieser Einwanderungsprozeß zur Bildung der inneren entodermalen Anlage auf Kosten der peripheren Zellen, welche allein aus den kleinen Entodermzellen des animalen Pols entstehen; diesem widerspricht aber die Tatsache, daß sich die peripheren Zellen später vom Dotter befreien und aktiv werden, als die innere entodermale Anlage; und ebenfalls auch, daß am Anfang ihrer Entstehung die innere entodermale Anlage den Charakter eines vollständig kompakten zylinderförmigen Einwuchses besitzt, und in diesen frühen Stadien überhaupt noch keine Migration einzelner Zellen weder von innen, noch von außen in den Dotter vorhanden ist.

Das Darmepithel bildet sich aus beiden Anlagen, der inneren und der peripheren, welche sich, in dem Maße wie der Dotter verbraucht wird, einander nähern (Textabb. 36 und 37). Früher als anderswo vollzieht sich ihre vollständige Vereinigung auf der Ventralseite des

Vorderteils des Entoderms, wo der vordere verengte Abschnitt der inneren Anlage verhältnismäßig nahe an die periphere Schicht herantritt (Taf. II, Abb. 7, Textabb. 35). Überhaupt vollzieht sich der Dotterverbrauch am intensivsten im Vorderteil der inneren Anlage; aber trotzdem vereinigen sich die inneren und äußeren Zellen in ihren seitlichen und dorsalen Teilen später als im Gebiet des hinteren blasenförmigen Abschnitts der inneren Anlage, was natürlich dadurch zu erklären ist, daß infolge der Blasenbildung ihre Zellen sich der peripheren Entodermis nähern. Eine größere Intensivität des Dotterverbrauchs im vorderen Teil der inneren Anlage ist deshalb bemerkbar, weil sich hier eine bedeutende Menge Dotters assimiliert, so daß sich in diesem ihren Teil eine enge epitheliale Speiseröhre bildet (Textabb. 36 und 37 *oea*).

Die Bildung des Epithels des ganzen übrigen Darms geht hauptsächlich auf Kosten der peripheren Zellen von statten, obgleich sich hierbei auch die innere Anlage beteiligt. Der blasenförmige hintere Teil der inneren Anlage wächst sich in die Länge aus und nimmt die Form eines kegelförmigen Sacks an, der sich mit seiner Spitze immer mehr in die kompakte Masse der Dotterzellen des Körpers hineinschiebt. Die epitheliale Wand des Sacks ist sehr dünn und nimmt schon infolgedessen nur einen untergeordneten Anteil am Dotterverbrauch und der Bildung des Darmepithels. Dafür vermehren sich in diesen Körperteilen die peripheren Zellen besonders intensiv und verbreiten sich reichlich im Dotter; infolge ihrer Tätigkeit nähert sich die periphere Schicht und fließt mit den Wänden der Blase zusammen; und dieser Prozeß vollzieht sich schon in regelmäßiger Folge vom Vorderende zum Hinterende.

Und so beginnt die ganze kompakte Masse der Entodermblastomere noch während der Gastrulation sich zu differenzieren, und zwar einerseits in kleinere Zellen, die anfangs den animalen oder zukünftigen vorderen Teil des Entoderms einnehmen, später aber an ihrer ganzen Peripherie, andererseits in großen inneren Entodermblastomeren erscheinen. Sie unterscheiden sich nicht nur durch ihre Größe voneinander, sondern auch durch den Bau ihrer Kerne, was zweifellos von ihrer verschiedenen physiologischen Tätigkeit zeugt. Die Kerne der animalen und peripheren Entodermzellen und ihrer Derivate werden durch Kernfarben dunkel gefärbt und enthalten ein dichtes, zartkörniges Chromatinnetz; außerdem ist in ihnen stets ein großes Kernkörperchen enthalten (Taf. V, Abb. 27 *iz*). Die Kerne der inneren großen Entodermblastomere oder Dotterzellen sind entsprechend größer (Taf. V, Abb. 26 und 27 *dz*), aber die Chromosomen liegen in ihnen in Gestalt eines sehr lockeren körnigen Netzes, so daß sie sich verhältnismäßig blaß färben und niemals ein Kernkörperchen enthalten (Taf. V, Abb. 26 und 27 *dz*). In späteren Stadien behalten die Kerne der peripheren Zellen und der inneren Anlage ihren Charakter bei, aber in vielen Dotterzellen beginnen die Kerne zusammenzuschrumpfen

und atrophieren augenscheinlich; obgleich die Kerne einiger Dotterzellen nicht zusammenschrumpfen und bei Auflösung ihres Dotters in das Keimepithel des Darmes gelangen, unterscheiden sie sich auch hier deutlich durch den Charakter ihrer Kerne (keine Kernkörperchen und seltene Chromatinkörnchen); und da in dem fertigen Darmepithel des Embryos solche Kerne nicht mehr auftreten, so ist es möglich, daß ihr Eindringen ins Epithel entweder ein zufälliges, oder ein zeitweiliges ist, und man kann behaupten, daß die großen Dotterzellen sich am Bau des Darmepithels nicht beteiligen.

Das vordere verengte Ende der inneren entodermalen Anlage vereinigt sich, wie schon gesagt, früher als die anderen Teile mit den peripheren Zellen und bildet auf der medialen Ventrallinie der Entodermoberfläche einen schmalen Streifen des fertigen Darmepithels. Ganz zuerst vollzieht sich das Heraustreten der inneren Anlage zur Oberfläche beim Stomodäum, verbreitet sich danach allmählich weiter zurück, beinahe bis zur sackförmigen Erweiterung der Anlage. Wie aus den Abb. 4, 7, 9 und 10 (Taf. I und II) und aus Textabb. 35 ersichtlich, ist mit dieser Reihenfolge des Auftretens des Epithels der Speiseröhre an der Oberfläche des Entoderms auch die Verbreitung des ihr eng anliegenden trochophoralen Mesoderms verbunden. In den frühesten Stadien, wenn die innere entodermale Anlage überall in der Tiefe des Dotters liegt, bewahrt das trochophorale Mesoderm seine laterale Lage und paarige Anordnung. Mit dem Erscheinen eines kleinen Gebietes der Speiseröhre auf der ventralen Oberfläche des Entoderms neben dem Stomodäum, schieben sich die Zellen des trochophoralen Mesoderms von beiden Seiten in diese Gegend und lagern sich hier in Gestalt eines unpaarigen ventralen Haufens (Taf. I, Abb. 6). Bedeutend später, wenn das Epithel der Speiseröhre auf einer bedeutend größeren Fläche längs der ventralen Oberfläche des Entoderms auftritt, verbreitet sich das trochophorale Mesoderm gleichfalls nach hinten; erst jetzt beginnt die Vermehrung seiner Zellen (Taf. II, Abb. 7). Die Verzögerung in der Entwicklung des trochophoralen Mesoderms, jedenfalls bei *Rhynchelmis*, ist augenscheinlich dadurch zu erklären, daß sie zur Vermehrung und Differenzierung der Zellen der Berührung mit fertigem und funktionierendem Darmepithel bedarf. In noch späteren Stadien, wenn das weitere Wachstum der inneren entodermalen Anlage in die Länge seinen Abschluß findet und die Speiseröhre in ihrer ganzen Ausdehnung auf der ventralen Oberfläche des Dotters heraustritt, nimmt die Speiseröhre, ebenso wie auch das ihr anliegende trochophorale Mesoderm, gerade das Gebiet der sechs Larvalsegmente ein, und der hintere, blasenförmige Abschnitt der inneren entodermalen Anlage befindet sich in den allerersten postlarvalen Segmenten (Textabb. 35) und verbreitet sich späterhin allmählich weiter zurück in sämtliche Postlarvalsegmente.

Das Wachstum des engen und des blasenförmigen Abschnitts der inneren Darmanlage vollzieht sich auf verschiedene Weise: während man im ersteren auf seiner ganzen Ausdehnung Mitosen antreffen kann, häufen sich im blasenförmigen Abschnitt die Mitosen im hinteren Teil der Blase. Damit hängt die mächtigere Entwicklung des Epithels der inneren Anlage und die aktive Beteiligung ihrer Zellen bei der Bildung der definitiven Darmwand im Bereich des Ösophagus zusammen; sowie die ziemlich schwache Entwicklung des inneren Keimepithels in der Blase, sowie auch im ganzen Darm, und das Vorwiegen in der Bildung des definitiven Darmepithels von Derivaten der peripheren Darmanlage in diesem Teile des Darmes.

Tubificidae. In frühen Stadien von *Limnodrilus* und *Tubifex*, ebenso wie auch bei *Rhynchelmis*, verbraucht die Gruppe der kleineren Zellen des Entoderms, welche den vordersten Teil des ganzen Entoderms bilden, recht bald ihren Dotter. Auf diese Weise treten im Entoderm, an der zukünftigen Mundöffnung, eine Gruppe recht großer Zellen mit sehr lockerem Protoplasma und fast ohne Dotter auf, (Taf. VI, Abb. 29 und 30 *oea*). Unter ihnen kann man häufig Zellen mit noch nicht beendeter Assimilation des Dotters finden, welche verstreut Dotterkörnchen erhalten haben. Die weiteren Veränderungen dieser Zellen sind schwer zu verfolgen, vermutlich erhalten sie einen etwas anderen Charakter, und zwar verringern sie sich in der Größe und ihr Plasma wird durchsichtig; zu der Zeit, wenn die Veränderung des vorderen Teils des Embryos beginnt, bilden diese Zellen eine scharf vom Dotter gesonderte Zellengruppe. Bald darauf erscheint die Einstülpung des Stomodäums (Taf. VI, Abb. 29 und 30 *St*), dessen Zellen sowohl ihrer Größe als auch der Struktur des Plasmas nach den eben beschriebenen Zellen des vorderen Gebiets des Entoderms ähnlich sind, und wenn der Durchbruch des Stomodäumbodens in die vordere oder animale Anlage des Entoderms eintritt, wird die Feststellung der Grenzen dieser letzteren und des Stomodäums äußerst schwierig. Dieses hat auch PENNERS veranlaßt, den ganzen vorderen Teil des Entoderms als Derivat des ektodermalen Stomodäums zu deuten. Meinen Beobachtungen zufolge ist die Anlage des Stomodäums sehr gering und nicht tief; dem Umfang nach ist sie nur um ein Geringes größer als das Stomodäum von *Rhynchelmis*, und das auch nur deshalb, weil seine Zellen größer sind als bei jenen. Ebenso wie bei *Rhynchelmis* stellt die erste Stomodäumanlage eine flache oder eingesenkte verdickte Scheibe dar, die sich später in der Richtung zur Gruppe der kleineren Entodermzellen einstülpt.

In etwas späteren Stadien verbreitet sich der Prozeß des Befreiens der entodermalen Zellen vom Dotter langsamer und allmählich nach hinten, nicht in der ganzen Breite des Entoderms, sondern nur in seinem axialen Teil. Infolgedessen bildet sich in der oben beschriebenen vor-

deren inneren Darmanlage ein Strang großer, entweder ganz dotterloser Zellen, oder von solchen, welche ihn in sehr geringer Menge enthalten (Taf. VI, Abb. 31 *oea*). Hinten erweitert sich der Strang in eine umfangreiche Zellengruppe. In den Zellen des ganzen Strangs sind nicht selten Mitosen zu beobachten. Der enge Teil des Strangs entspricht der Lage nach der inneren entodermalen Anlage des Ösophagus bei *Rhynchelmis*, und wie bei diesem liegt er im Gebiet der Larvalsegmente, der erweiterte hintere — dem blasenförmigen Teil derselben Anlage bei *Rhynchelmis*, und liegt am Anfang des postlarvalen Teils. Von der inneren Darmanlage des *Rhynchelmis* unterscheidet sich der Strang der entodermalen Zellen bei Tubificiden hauptsächlich dadurch, daß er aus sehr großen, sich dem Umfang nach wenig von den Dotterzellen unterscheidenden Zellen besteht und ferner dadurch, daß er näher an der dorsalen Seite des Entoderms, und nicht an der ventralen, wie bei *Rhynchelmis*, vorübergeht.

Wesentlich unterscheidet sich auch das weitere Schicksal des inneren entodermalen Zellstrangs bei *Limnodrilus* und *Tubifex* von dem bei *Rhynchelmis*. Er bleibt längere Zeit ohne Veränderung und sein Längenwachstum hört auf. Schon zu Ende der Entwicklung erneuert sich die Entwicklung des Darmepithels, indem die großen Dotterzellen sich zuerst im vorderen, dann auch im hinteren Teil des Entoderms vom Dotter befreien. Ob sich sämtliche Dotterzellen in Zellen des Darmepithels umwandeln, und ob nicht ein Teil von ihnen nur als Nährstoff für die aktiven Entodermzellen dient, ist mir nicht gelungen festzustellen. Der innere entodermale Strang nimmt augenscheinlich bei *Limnodrilus* und den Tubificiden keinen Anteil an der Bildung des definitiven Darmepithels, welches gänzlich aus den peripheren Entodermzellen entsteht, aber die Kerne der Zellen der axialen Anlage erlangen sehr früh denselben Charakter wie auch die Dotterzellen des *Rhynchelmis*, d. h. sie enthalten keine Kernkörperchen und das Chromatin bildet in ihnen ein sehr lockeres Netz. Deshalb stellt die innere Darmanlage bei den Tubificiden ein nur provisorisches Gebilde dar, und erinnert das Entstehen des Darmepithels bei ihnen an den entsprechenden Prozeß bei den Ichthyobdelliden, wie er von G. SCHMIDT (1916) beschrieben ist, wo die axiale Darmanlage erst als provisorisches Organ auftritt. Diese primäre, bei den Tubificiden provisorisch gewordene Anlage des Epithels gibt nur bei *Rhynchelmis* und übrigen Lumbriculiden, die auch in anderer Hinsicht eine primitivste Oligochätenfamilie sind, das definitive Darmepithel.

Die unmittelbar dem Stomodäum anliegende und sich sehr früh absondernde Gruppe der Zellen der axialen Darmanlage streckt sich während der Entwicklung des Embryos etwas in die Länge durch Vermehrung der Zellen, und besetzt das Gebiet des 3. bis 4. Vordersegments, d. h. beinahe den ganzen larvalen Teil des *Limnodrilus*.

Die Embryonen der Lumbriciden haben wenig Dotter, so daß die Bilder der Entwicklung des Darms sich stark von denen bei *Rhynchelmis* und *Limnodrilus* unterscheiden. Das Entstehen des Darmes des vorderen Körperteils ist von mir nicht untersucht worden. MENZI (1919) beschreibt in einer speziellen, dem Stomodäum der Lumbriciden gewidmeten Abhandlung das Stomodäum als eine zunächst geringe Einstülpung des Entoderms, welche in späteren Stadien zurückwächst und zum Moment seines Durchbruchs in die Höhlung der entodermalen Abteilung der Darmanlage drei, später vier der vorderen Segmente einnimmt, d. h. es bildet den ganzen Schlund des Wurms. Ich habe keinen genügenden Grund, die Schlußfolgerung MENZIS zu bestreiten, da mir das über die früheste Entwicklung der Lumbriciden vorliegende Material zur Klärung ungenügend ist, da aber auch der genannte Verfasser die allerfrühesten Prozesse nicht untersucht hat, die zur Bildung der stomodäalen Einstülpung bei Lumbriciden führen, und die Beschreibung mit der Mund-einstülpung beginnt, so bleibt die rein ektodermale Entstehung dieser Einstülpung zweifelhaft. Jedenfalls enthalten die Larvalsegmente auch der Lumbriciden, wie MENZIS Abhandlung zeigt, denjenigen Darmabschnitt, der infolge seiner Entstehung und Bildung vom Darm der Postlarvalsegmente eine Sonderstellung einnimmt.

Wir können jetzt eine allgemeine Schlußfolgerung über den Bau der Larvalsegmente während der Embryonalentwicklung der Oligochäten ziehen (Textabb. 34). Sie besitzen ihr eigenes Mesoderm, d. h. das trochophorale, und nur infolge seiner Rudimentarisierung und des Verspätens seiner Differenzierung gelangt in die Larvalsegmente ein Teil des metatrochophoralen Mesoderms. Sie besitzen ihre eigenen Exkretionsorgane von larvalem Typus, d. h. Protonephridien, die selbst in der Periode ihrer maximalen Entwicklung niemals in das Gebiet der Postlarvalsegmente dringen, aber sämtliche Larvalsegmente einnehmen. Schließlich besitzen die Larvalsegmente bei den primitivsten Formen, wie den Lumbriculiden, auch ihren Darm, der sich durch die Art seiner Bildung vom Darm der Postlarvalsegmente unterscheidet, durch die innere Darmanlage repräsentiert ist und der bei den Tubificiden nur provisorisch wird.

Also stellen diese Segmente einen echten, dem Körper der segmentierten Larve der Polychäten homologen segmentierten Larvenkörper dar. Und folglich regeneriert hier bei den Oligochäten, bei denen während der Regeneration des Vorderendes sich als Regel nur die Larvalsegmente wiederherstellen, wie bei den Polychäten, nur der Larvenkörper.

Vergleicht man den Entwicklungsgang des Cölommesoderms im larvalen Abschnitte während der Embryonalentwicklung und bei der Regeneration der Oligochäten, so wird man wesentliche Unterschiede zwi-

schen diesen beiden Prozessen feststellen. Das Mesoderm des Larvalabschnittes wird während der Embryonalentwicklung aus zwei Anlagen gebildet, von denen die kleinere — das trochophorale Mesoderm — die adintestinalen Gewebe, Blutgefäße, die Splanchnopleura und einen Teil der Dissepimente gibt, die größere — das metatrochophorale Mesoderm — gibt das Peritoneum und die Muskulatur der Körperwand und einen Teil der Dissepimente. Bei der Regeneration des Vorderendes tritt das ganze Mesoderm der Larvalsegmente in Gestalt einer kompakten Masse auf, welche das ganze Regenerat anfüllt, und in dasselbe aus den Mesodermgeweben der anliegenden alten Segmente gelangt ist.

Vergleicht man weiter die beiden sich aufeinanderschiebenden Mesoderme der Larvalsegmente mit dem Mesoderm im vorderen Regenerat, so findet man, daß die Art seiner Entwicklung und Metamerisierung Ähnlichkeit mit dem trochophoralen Mesoderm des Embryos hat. Die Metamerisierung im vorderen Regenerat entsteht durch Auseinanderweichen der Zellen der ursprünglich kompakten Mesodermmasse, was, wie ich in der Abhandlung über die Regeneration des *Lumbriculus* (1903) darauf hingewiesen habe, mit dem metameren Entstehen und der metameren Anordnung der Gefäße in Zusammenhang steht. Diese eigenartigen Züge sind auch in dem trochophoralen Mesoderm der Oligochäten identisch und ähneln dem, was bei der Metamerisierung des trochophoralen Mesoderms bei den Polychäten zu beobachten ist. Folglich, wenn beim Embryo der Oligochäten das trochophorale Mesoderm einer sichtbaren Rudimentierung unterworfen war, so ist auch das Mesoderm der Larvalsegmente bei der Regeneration, oder das Mesoderm des vorderen Regenerats ebenso vollständig entwickelt wie auch das trochophorale Mesoderm der Polychäten. Oben wurde schon darauf hingewiesen, daß dem vorderen Regenerat Abweichungen von der Ontogenese manchmal cäno-genetischen, öfters aber palingenetischen, primitiveren Charakters (Bildung der Sinnesorgane am Vorderende des *Spirographis*) eigen sind. Zu ebensolchen Abweichungen der Regeneration von der Ontogenese, Abweichungen, die einen mehr primitiven Charakter zeigen, gehört auch die Regeneration des Mesoderms der Vordersegmente der Oligochäten.

Urgeschlechtszellen.

In den Larvalsegmenten der Oligochäten fehlen, wie auch bei den Polychäten, unbedingt die Geschlechtsdrüsen; da sie aber bei den Oligochäten auch in den meisten Postlarvalsegmenten fehlen, so ist dieses Merkmal der Larvalsegmente nicht charakteristisch genug für sie. Aber einige Momente der Embryonalentwicklung sprechen für eine gewisse Abhängigkeit der Lage der Geschlechtsdrüsen vom Charakter der larvalen und Postlarvalsegmente. Diese Abhängigkeit kann natürlich nur in Fällen einer sehr frühen Absonderung der Geschlechtszellen beobachtet

werden, was unter den Polcyhäten bei den Spioniden, und unter den Oligochäten bei Tubificiden der Fall ist.

Bei den Embryonen des *Limnodrilus*, *Psammoryctes*, *Tubifex* und wahrscheinlich überhaupt aller Tubificiden kann man die Geschlechtszellen schon in sehr frühen Entwicklungsstadien entdecken. Wenn der Körper des Embryos sich zur Dorsalseite hin zu krümmen beginnt, besitzen schon alle Individuen zwei Paar Geschlechtszellen; das vordere Paar liegt im Dissepiment 9/10 und das hintere im Dissepiment 10/11 (oder, das Mundsegment mitgerechnet, in den Dissepimenten 10/11 und 11/12). Die Geschlechtszellen unterscheiden sich in diesem Stadium durch ihre Größe, ihr sich im Vergleich zu anderen Zellen dunkler färbendes Plasma und große Kerne, für welche die Verteilung des Chromatins auf verhältnismäßig große, sehr regelmäßig und in gleichen Entfernungen voneinander längs der inneren Oberfläche der Kernmembran angeordneten Körnchen charakteristisch ist (Taf. VII, Abb. 33, 35 und 37 UGZ); verstreute und wenig zahlreiche Chromatinkörner finden sich auch im Innern der Kerne, manchmal gibt es im Zentrum des Kernes auch eine nukleolusartige Ansammlung von Chromatin. Manchmal erscheinen in späteren Stadien statt einer Urgeschlechtszelle von jeder Seite eines jeden von diesen beiden Dissepimenten zwei oder drei (Taf. VII, Abb. 35 ♀), welche augenscheinlich durch Vermehrung der ersten Zelle entstanden sind, da nirgends sonst in den umgebenden Geweben ähnliche Zellen anzutreffen sind. Aber eine intensive Vermehrung der Urgeschlechtszellen vollzieht sich trotzdem nicht in diesen Stadien, und es ergibt sich keine große Zellenzahl in jedem Dissepimentpaar.

Da die Gonaden der ausgewachsenen Tubificiden in den Dissepimenten 10/11 und 11/12 liegen, so treten folglich die Urgeschlechtszellen von Anfang an in jene Dissepimente und nehmen die dieser Familie eigentümliche Lage ein. Hierbei ist das vordere Paar der Urgeschlechtszellen die Anlage der männlichen Geschlechtsdrüse, das hintere — die der weiblichen. Bei Anwendung der Fixierungsverfahren von PETRUNKEWITSCH, GILSON, Sublimat und Eisessig und der Färbung mit EHRLICHS Hämatoxylin und Eosin oder nach der Methode von MALLORY, ist es mir nicht gelungen, irgendeinen konstanten Unterschied im Bau der männlichen und weiblichen Urgeschlechtszellen zu entdecken. Die Dotterkörner sind manchmal in ein und demselben Stadium der Embryonalentwicklung in einigen Urgeschlechtszellen wenig zahlreich, in allen dagegen fehlen sie gänzlich, wobei der Dotter entweder nur in der männlichen oder nur in der weiblichen, oder in beiden vorhanden sein kann. Außerdem sind manchmal in späteren Stadien gleicherweise in den männlichen wie in den weiblichen eigenartige Körper sichtbar, die dem Kern nahe anliegen und der Länge nach gewundene, in der Richtung vom

Kern gehende Fasern enthalten (Taf. VII, Abb. 37). Es ist mir nicht gelungen, die Natur dieser Bildungen festzustellen.

In frühen Stadien treffen wir die Urgeschlechtszellen nicht zwischen den Dissepimentblättern, sondern zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm (Taf. VI, Abb. 32 *UGZ*), aber stets ungefähr den Dissepimenten 9/10 und 10/11 gegenüber. Auf der entsprechenden Stelle des Entoderms kann man sie im Anfangsstadium der Bildung der Mesodermstreifen entdecken (Textabb. 38 *UGZ*), aber nicht immer; es ist mir nicht gelungen, sie im Furchungsstadium zu finden. Das nun folgende beständige Hinüberwandern der Urgeschlechtszellen aus dem Spaltraum zwischen Splanchnopleura und Entoderm in das Dissepiment

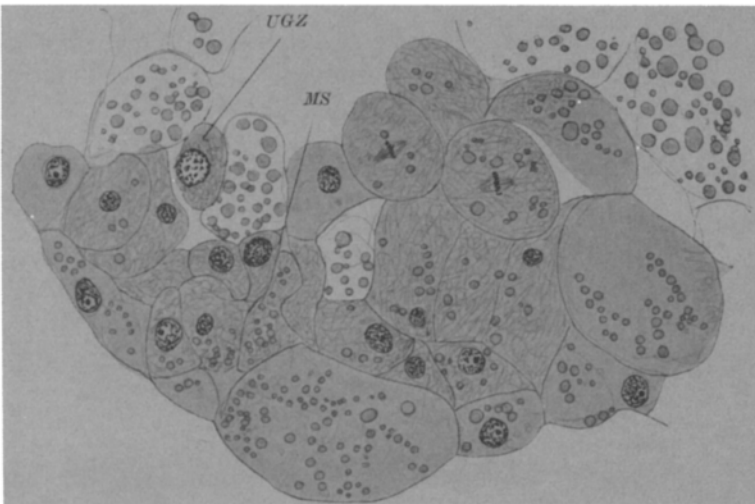


Abb. 38. Horizontalschnitt durch ein Ei von *Tubifex* zu Beginn der Bildung der Mesodermstreifen. *UGZ* eine Zelle, die der Urgeschlechtszelle ähnlich ist.

ist in Taf. VII, Abb. 36 dargestellt. Der Stellung der Urgeschlechtszellen bei ihrem ersten Erscheinen nach zu urteilen, entstehen sie entweder zwischen den Zellen des Entoderms oder aus den Zellen der Mesodermstreifen, und unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß sie sich früh vom Dotter befreien. Wenn sie sich auch zwischen den Zellen des Entoderms bilden, folgt daraus selbstverständlich nicht, daß sie aus dem Entoderm entstehen, deutet aber nur darauf hin, daß sie ihrer Entstehung nach mit keinem der vier Furchungsquartette des Eies verbunden sind und sich in jener Zellengruppe der Derivate des Stammquartetts befinden, welche nach Teilung der vier Quartette bleibt, und welche gewöhnlich nur das Entoderm ergibt. Mit anderen Worten, sie liegen mit dem Entoderm zusammen, welches als Rest des Baumaterials nach Absonderung der vier Quartette erhalten worden ist, und sind Zellen,

die ihrer Herkunft nach mit keinem der Keimblätter verbunden sind, sondern sich auf Kosten einer oder zwei spezieller Blastomere absondern. Ihre Entstehung aus Zellen der Mesodermstreifen in sehr frühen Entwicklungsstadien ist aber nicht ausgeschlossen; in diesem Fall sollten sie aus dem Mesoderm entstehen, und dann wäre es auch verständlich, warum sie immer bestimmten Dissepimenten gegenüberliegen, da sie augenscheinlich in Verbindung mit diesen entstehen, sich aber zuerst außerhalb der Mesodermstreifen lagern, weil sie in frühen Stadien keine für ihr Eindringen nötigen Höhlungen oder Spalten zwischen den Somiten finden.

Dem Bau des Kerns und seiner Lage zwischen den übrigen Organen des Embryos nach sind in frühen Stadien die Urgeschlechtszellen denen



Abb. 39. Vermehrung und Umwandlung der Urgeschlechtszellen (UGZ) von *Limnodrilus hoffmeisteri* in Oogonien der Geschlechtsdrüsen im Dissepiment 10/11.

der jungen Spionidenlarven ähnlich. Dort aber treten sie in die Dissepimente der ersten, eben erst formierten Postlarvalsegmente, wo sie sich schon im Larvenstadium stark vermehren und ihre Derivate in die hinten liegenden Dissepimente migrieren, so daß entweder alle Postlarvalsegmente Gonaden aufweisen (*Spio*, *Polydora*), oder aber es büßen die vorderen Postlarvalsegmente die Urgeschlechtszellen infolge ihrer sekundären Migration in die hinten liegenden Segmente ein (*Nerine*).

Bei den Tubificiden vermehren sich die Urgeschlechtszellen sehr langsam (Textabb. 39), und zur Zeit des Austretens des Embryos aus dem Kokon sind ihrer in jeder Drüse nicht mehr als 7—8 Stück vorhanden. Damit ist auch das Fehlen der Geschlechtsdrüsen in den meisten Segmenten des postlarvalen Teils verbunden, weil sie sich hier nur durch Migration aus den Dissepimenten 9/10 und 10/11 bilden

konnten. Gleichzeitig hiermit können die Urgeschlechtszellen nur in das 9. und 10. Segment gelangen, weil in den vordersten Postlarvalsegmenten, im 6., 7. und 8. Körpersegment, bei den Tubificiden sich eine sehr frühe Differenzierung der Metanephridien vollzieht, was mit der frühen Differenzierung und dem verhältnismäßig geringen Dottergehalt in den Mesodermgeweben dieser Segmente in Verbindung steht und dieses Gewebe wahrscheinlich zu einem ungünstigen Boden für ein Hinüberwandern in die der Urgeschlechtszellen macht.

Die Bildung des Vorderendes der Tubificiden kann man sich also folgendermaßen vorstellen (Textabb. 40). Die Differenzierung der Seg-

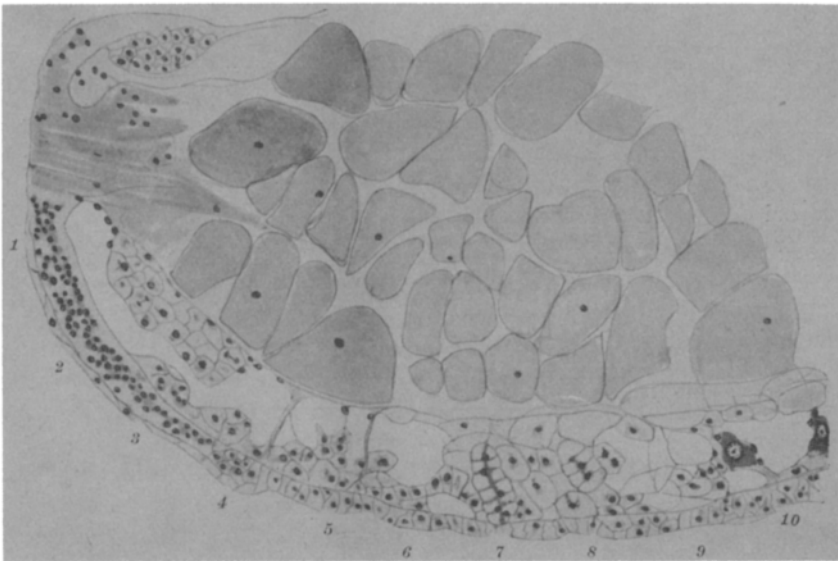


Abb. 40. Sagittalschnitt durch den *Linnodrilus*-Embryo zu Beginn der Krümmung.

mente beginnt am Vorderende, wo sich fünf Larvalsegmente bilden. Ihrem Bau nach sind sie augenscheinlich für eine Ansiedlung der Urgeschlechtszellen in ihnen ganz unbrauchbar und dienen ihnen entweder nur zu zeitweiligem Aufenthalt (Spioniden) bis zur Bildung der ersten Postlarvalsegmente, wobei sie zwischen der Splanchnopleura und dem Darne liegen, oder es gelangen die Urgeschlechtszellen gar nicht in die Larvalsegmente.

Unmittelbar nach ihnen differenzieren sich die Gewebe der beiden folgenden Segmente, des 6. und 7. (bzw. des 7. und 8.), deren Nephridien beim Embryo nach der Reduktion der Protonephridien zu funktionieren beginnen. Vom 8. Segment angefangen, verspätet sich die Differenzierung der Nephridien erheblich. In das 8. und 9. (bzw. 9. und 10.) Segment migrieren von unten aus der Splanchnopleura heraus die ersten

Urgeschlechtszellen, und diese Dissepimente werden zu den einzigen Geschlechtsdissepimenten.

Die Migration der Urgeschlechtszellen vollzieht sich durch amöboide Bewegungen, wie es von mir schon anlässlich ihres Verhaltens bei der Regeneration und Entwicklung der Spioniden vermerkt worden ist.

An der Regeneration der Oligochäten beteiligen sich rege große Zellen, die in sämtlichen Segmenten vorhanden sind — die Neoblasten —, wobei sie in den jungen Körperteilen nach Regelmäßigkeit ihrer Anordnung und Nachbarschaft mit den Metanephridien so große Ähnlichkeit mit den Urgeschlechtszellen haben, daß sich von selbst ihre Deutung als rudimentäre Geschlechtsdrüsen aufdrängt, um so mehr, als sie bei der Regeneration amöboid ins Regenerat längs des Bauchgefäßes wandern, d. h. ebenso wie die Urgeschlechtszellen bei den Spioniden in das hintere Regenerat wandern. Diese Deutung wurde zuerst von RANDOLF (1892) vorgeschlagen, die als erste die Entstehung der Mesoblasten richtig beschrieben hat. Aber die Bildung der Geschlechtszellen bei den Embryonen der Tubificiden widerspricht einer derartigen Homologisierung, da bei den Embryonen ihre Urgeschlechtszellen und Neoblasten ganz anders und unabhängig voneinander entstehen. Außerdem bedarf diese Homologisierung einer cytologischen Begründung, ja auch die ganze Frage einer speziellen Untersuchung. Die allgemeine Ähnlichkeit der Wanderungswege der Neoblasten und Urgeschlechtszellen ist dadurch zu erklären, daß beides indifferent, selbständige Zellen sind und als solche zu ihrer Ernährung und physiologischen Tätigkeit überhaupt bestimmter Bedingungen bedürfen, welche sie in der Nähe des Bauchgefäßes und auf den Dissepimenten neben den Nephridien finden.

Bei so einer Entstehungsart der Urgeschlechtszellen, wie sie bei der Embryonalentwicklung der Spioniden und Tubificiden zu beobachten ist, müssen wir das Vorhandensein von Geschlechtszellen und -drüsen auch vor der Periode der Geschlechtsreife voraussetzen, was auch in der Tat bei diesen beiden Familien der Chätopoden der Fall ist. Aber bei vielen anderen Polychäten und Oligochäten fehlen die Geschlechtszellen vor der Periode der Geschlechtsreife in den Geschlechtsdrüsen, meistens fehlen die Geschlechtsdrüsen selbst, und vor Beginn dieser Periode werden sie aus dem Peritoneum gleichsam neu gebildet (Serpuliden). Bei solchen Formen ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß die Urgeschlechtszellen sich auf Kosten des Peritoneums bilden, d. h. sie sind auch der Entstehung nach den Neoblasten ähnlich.

Das Cölomesoderm der Anneliden und anderer Tiere.

Auf Grund alles dessen, was oben über die Bildung des Cölomesoderms bei verschiedenen Chätopoden gesagt worden ist, kann man als festgestellt ansehen, daß sie zwei Cölomesoderme — das trochophorale

und das metatrochophorale — besitzen; das erste entsteht stets aus dem Blastomer 4d, das zweite entweder aus derselben Quelle 4d (Oligochäten, *Arenicola*, *Aricia*, *Polygordius*), oder aus dem dedifferenzierten Ektoderm der Wachstumszone (die übrigen Polychäten). Von der verschiedenen Art der Anlage des Mesoderms in frühen und späteren Entwicklungsstadien des *Lopadorhynchus* ausgehend, erklärt es E. MEYER (1897) dadurch, daß es Urmesodermzellen, d. h. Derivate von 4d, ebenso in frühen wie auch in späten Stadien gibt, nur daß sie in späteren Stadien nicht in die Leibeshöhle migrieren, sondern im Ektoderm bleiben. Die Erklärung entspricht aber nicht der tatsächlichen Sachlage. Denn erstens entstehen die Urmesodermzellen im Ei nicht aus dem Ektoderm, sondern aus dem entodermalen Blastomer 4d; sie sind also mit dem Entoderm verbunden; die großen Keimzellen des metatrochophoralen Mesoderms aber entstehen aus dem Ektoderm und dabei in engem genetischem Zusammenhang mit seinen Zellen, da ein und dieselben Zellen der Wachstumszone ein neues Ektoderm und Mesoderm geben; deshalb kann man die Urmesodermzellen und die ektodermalen Anlagen des Cölomesoderms keinesfalls für identische Zellen ansehen, die nur eine verschiedene Lage einnehmen. Zweitens entstehen die Urmesodermzellen in Form eines Paares großer Blastomere, die ins Blastocöl treten und danach gänzlich zur Bildung des trochophoralen Mesoderms verausgabt werden, während in der Wachstumszone des metatrochophoralen Mesoderms seine Zellen sich bilden und aus dem Ektoderm in die Leibeshöhle in dem Maße der Entwicklung ihrer Mesodermstreifen treten. Drittens sind die Urmesodermzellen wenig differenzierte Blastomere, während die Mesodermzellen der Postlarvalsegmente sich aus der Zone der großen Ektodermzellen bilden, die aus den kleinen Ektodermzellen der Larve durch ihre Dedifferenzierung, Verjüngung, entstanden sind; und das setzt schon voraus, daß die Epithelzellen der Larve eine bedeutende Stufe der Differenzierung erlangt haben; außerdem finden wir in den sich im letzten Stadium vor der Metamorphose befindenden Larven der Serpuliden schon keine undifferenzierten großen Zellen am Hinterende des Körpers, sie entstehen später von neuem. Auf Grund dieser Erwägungen muß man sich der Versuche entäußern, die Art der Bildung des metatrochophoralen Mesoderms auf die Art der Anlage des Mesoderms in Form Urmesodermzellen zurückführen zu wollen, wie sie für die Anneliden als üblich gilt und im Larvenstadium sämtlicher Anneliden stattfindet. Den Grund aber für die Ablösung in der Ontogenese ein und desselben Individuums der einen Ursprungsquelle des Cölomesoderms durch eine andere muß wohl in der relativ geringen prospektiven Potenz der 4d-Derivate und in der raschen endgültigen Differenzierung des Mesoderms im Körper der segmentierten Larve gesucht werden; diese Differenzierung ist wahrscheinlich zur

besseren Funktion der Körperteile der pelagisch lebenden Larve notwendig.

Die Art der Metamorphose und der Entstehung des Cölomesoderms bei den Serpuliden hängt, wie mir scheint, davon ab, daß bei der dreisegmentigen Larve der Serpuliden nur das Ektoderm die Differenzierungsfähigkeit behält, da die Entodermzellen ihres Darmes schon eine bestimmte physiologische Spezialisierung erlangt haben, das Mesoderm aber schon den Charakter eines primären Epithelgewebes verloren hat und aus verstreuten Zellen des Peritoneums und Muskelzellen besteht. Die Pause in der Entwicklung, die während der Metamorphose des *Eupomatus* zu beobachten ist, entspricht wahrscheinlich der Dedifferenzierungsperiode des Ektoderms der Larve. Eine ähnliche Ablösung der Ursprungsquelle der Gewebe eines Keimblatts wird auch bei Bryozoen beobachtet. Bei der Entwicklung ihres Eis entstehen aus bestimmten Blastomeren das Ekto-, Ento- und Mesoderm, und die Larve ist bis zu ihrer Metamorphose mit allen drei Keimblättern versehen. Aber während der Metamorphose der Larve ist das primäre Entoderm einer Degeneration unterworfen, das definitive Entoderm der knospenden Polypiden aber entsteht von neuem aus der ektodermalen Wand des Polypids (BARROIS 1880, SEELIGER 1889, BRAEM 1890 und 1908, OKA 1891, CALVET 1900, LADEWIG 1900). Hier geht also der normalen Metamorphose und dem Erscheinen der definitiven Form des Tieres eine Differenzierung des Ektoderms der Larve in das indifferente, zur Bildung des Ekto- und Entoderms fähige Gewebe zuvor. Auf dieselbe Art entsteht das Entoderm auch bei Regeneration des Polypids (RÖMER 1906).

Zweifellos müssen alle diese Fälle als sekundäre Artsveränderungen des ursprünglichen Entwicklungstypus angesehen werden; und folglich ist auch der große Unterschied in den Entstehungsquellen des Cölomesoderms in den larvalen (aus 4d) und in den Postlarvalsegmenten (aus dem Ektoderm) der Polychäten auch eine sekundäre Erscheinung, hervorgerufen durch die frühe Differenzierung sämtlicher Elemente der Larve. Das Entstehen des Cölomesoderms in den Larval- wie auch Postlarvalsegmenten aus derselben Quelle — 4d —, wie bei den Oligochäten u. a., ist primärer, setzt aber einen größeren Umfang des Blastomers 4d voraus.

Der wesentlichste Unterschied zwischen dem trochophoralen und metatrochophoralen Mesoderm liegt nicht in ihren Bildungsquellen, sondern hauptsächlich in der verschiedenen Art der Somitenbildung in ihnen und dem verschiedenen Charakter ihrer Metamerie überhaupt. Eine charakteristische Eigenschaft der Metamerie des Mesoderms der Postlarvalsegmente sämtlicher Anneliden während der Embryonalentwicklung und Ontogenese ist, daß es hier fast von der Entstehung an selbständig eine nach der anderen völlig abgeschlossene und selbständige

Somitenanlage absondert, welche durch regelmäßige und gut ausgedrückte peritoneale Scheidewände getrennt sind. Das Mesoderm der Larvalsegmente aber metamerisiert sich nicht selbständig, sondern abhängig von der metameren Verteilung der anderen Organe. Der Zerfall des trochophoralen Mesoderms in Somiten wird entweder durch die ektodermale Metamerie, d. h. durch das Hineinwachsen der Anlagen der Parapodien hervorgerufen, in deren Nähe sich die Elemente der kompakten Mesodermstreifen auf bestimmte Art gruppieren (*Nereis* nach SALENSKY 1882, *Eupomatus*), oder durch Hineinwachsen metamerer Bündel von Mesenchymmuskeln aus dem Ektoderm, wie es E. MEYER (1888) annimmt, wobei diese Bündel die Streifen in Somiten teilen, oder die Metamerie entsteht abhängig von der metameren Verteilung der Blutlakunen in der gemeinsamen Mesodermmasse, deren Verengung zu Gefäßen die Bildung der Cölomstreifen (bei Regeneration und der Embryonalentwicklung des Vorderendes von *Nerine* und den Oligochäten) nach sich zieht. Bei den Spionidenlarven ist das trochophorale Mesoderm sehr schwach ausgeprägt, die peritonealen Dissepimente nur schwach angedeutet, häufig fehlen sie gänzlich; bei einigen fehlt die mesodermale Metamerie der Larvalsegmente auch im ausgewachsenen Zustand, z. B. *Prionospio* nach FEWKES (1885) und bei *Magelona* nach MAC-INTOSH (1894), und die Segmentierung des Larvalabschnitts ist bei ihnen nur eine äußere. Bei der *Nerinelarve* ist die innere Segmentierung des Larvalabschnitts nur in Form metamerer Dissepimentmuskeln ausgedrückt, die peritonealen Dissepimente aber bilden sich hier bedeutend später.

Kurz gesagt, es tritt das trochophorale Mesoderm als unsegmentierte Mesodermstreifen auf, welche sich meistens späterhin in einem Mal in die ihnen eigene Zahl von Somiten teilen, und das metatrochophorale Mesoderm tritt als allmählich von hinten anwachsende segmentierte Mesodermstreifen auf.

Das Mesoderm der Larvalsegmente zeichnet sich beim ausgewachsenen Wurm dadurch aus, daß in ihm niemals Geschlechtszellen reifen und es keine Geschlechtsdrüsen enthält; es bilden sich in ihm niemals Chloragogenzellen, welche die übrigen Segmente vieler Polychäten und Oligochäten besitzen; auch fehlen den Larvalsegmenten der meisten Anneliden Nephridien mit Wimpertrichtern, sie besitzen nur Protonephridien während der larvalen Entwicklungsstadien (*Nereis*, Oligochäten), oder sie sind mit Nephridien von aberranter Form versehen (Serpuliden). Die Bauchganglien der Larvalsegmente sind bei vielen Formen aneinandergerückt (*Nereis*, Serpuliden, *Chaetogaster*, Hirudinei), sie liegen tiefer im Körper als die übrigen; einige Formen haben in den Larvalsegmenten statt der regelmäßigen metameren Querkommissuren häufigere Anastomosen zwischen den Hälften der Nervenketten; diese

Anastomosen verlaufen oft in schräger Richtung und anastomosieren miteinander (*Spirographis* nach CLAPARÈDE 1868).

Da embryonale und anatomische Eigentümlichkeiten der Larvalsegmente, wie wir weiter unten sehen werden, auch die Crustaceen charakterisieren, so muß man ihre Existenz nicht nur bei den Chätopoden, sondern bei sämtlichen Anneliden, d. h. auch bei den Hirudineen, voraussetzen.

Die Hirudineen besitzen eine Gruppe Vordersegmente, welche in anatomischer Hinsicht mit den Larvalsegmenten der Oligochäten und Polychäten Ähnlichkeit haben, außerdem die Somiten und Ganglien des Larvalabschnitts sind zu einer gemeinsamen Masse zusammengedrückt. Die Rudimentarisierung des trochophoralen Mesoderms, ja der Larvalsegmente selbst, ist bei den Hirudineen noch weiter gegangen als bei den Oligochäten, und nur das Vorhandensein solcher primitiven Egel, wie *Acanthobdella* einerseits, und solcher Vertreter der Oligochäten, wie einige *Chaetogaster*-Arten andererseits, ermöglichen die Homologisierung des trochophoralen Mesoderms bei den Oligochäten und Hirudineen.

Einige Arten des *Chaetogaster*, z. B. *Ch. limnaei*, leben als Kommensalen auf wasserlebenden Pulmonaten; bei solchen Formen nehmen die Larvalsegmente eine zylindrische Form mit einer Abstumpfung am Vorderende an, welches ihnen beim Kriechen, nach Art des vorderen Saugnapfs der Hirudineen, behilflich ist; außerdem hat ANNANDALE (1905) eine in Indien lebende Art des *Chaetogaster* beschrieben, welche einen echten oralen Saugnapf besitzt. Bei sämtlichen *Chaetogaster*, und besonders bei *Ch. limnaei*, sind die Larval- oder Kopfsegmente stark verkürzt und ihre Ganglien einander stark genähert. Aus den Untersuchungen von OKA (1904) an *Clepsine*, von SELENSKY (1907) an *Piscicola* und LIWANOW (1904, 1907) an einigen anderen Hirudineen wissen wir, daß bei den Egel die ersten vier oder fünf Paar Bauchganglien in eine gemeinsame untere Schlundnervenmasse verschmolzen sind, was natürlich mit der Bildung des vorderen Saugnapfs in Zusammenhang steht. Bei *Acanthobdella*, die von LIWANOW eingehend untersucht worden ist, findet man nur die Tendenz zu einer derartigen Verschmelzung, welche sich in einer Aneinanderreihung der ersten fünf Paar Bauchganglien äußert; die diesen Ganglien entsprechenden fünf vorderen Segmente sind bei *Acanthobdella* noch gut ausgeprägt, und LIWANOW hat in ihnen einige interessante Eigentümlichkeiten der Muskulatur beschrieben, die in den übrigen Segmenten nicht zu beobachten sind; ihr äußerer Unterschied besteht in ihrem kleineren Umfang im Vergleich zu den übrigen Segmenten und im Vorhandensein von zwei Paar Borstensäcken in jedem von ihnen. Die Nephridien beginnen bei *Acanthobdella* im 6. Segment; in den fünf Kopfsegmenten sind keine vorhanden.

Bei *Chaetogaster limnaei* ist in den vier Vordersegmenten, den für die Oligochäten typisch gebauten Kopfsegmenten, eine ebensolche An-

näherung der Ganglien der Bauchkette zu beobachten, wie wir sie bei *Acanthobdella* finden. Die Übergangsstadien von den Kopfsegmenten der Oligochäten zu den Kopfsegmenten der Hirudineen berechtigen uns zu ihrer Homologisierung, und beide sind ihrerseits den Larvalsegmenten der Polychäten homolog.

Aber entscheidende Tatsachen über die Frage des Vorhandenseins eines trochophoralen Mesoderms bei Hirudineen könnte seine Entdeckung während ihrer Embryonalentwicklung geben. Solche Hinweise gibt es vorläufig selbst in den neuesten Untersuchungen nicht, aber wir wissen, daß auch bei den Oligochäten dieses Mesoderm nur mit Hilfe spezieller Untersuchungen nachzuweisen ist. Es gibt aber in der Embryologie wichtige Hinweise über die uns interessierende Frage, welche das Vorhandensein von Larvalsegmenten und des Mesoderms bei den Hirudineen höchst wahrscheinlich machen.

Seit BERGHS Untersuchungen an *Nepheleis* (1885) und WHITMANS an *Clepsine* (1887) unterscheidet man an den Embryonen einiger Egel zwei Anlagen des Mesoderms; die eine hat das Aussehen richtiger Mesodermstreifen mit Teloblasten am Hinterende und gibt das Ektoderm und Mesoderm des Rumpfes, weshalb es von BERG „Rumpfkern“ genannt worden ist; die andere, von ihm als „Kopfkern“ bezeichnete, liegt in Form zweier Anhäufungen von Zellen an der Grenze des provisorischen Schlundes des Embryos und des entodermalen Abschnitts des Darmes und gibt das definitive Ektoderm und Mesoderm des Kopfes. Mir scheint, daß in diesem Fall unter dem „Kopfmesoderm“ gerade das Mesoderm der Kopfsomiten zu verstehen ist, nicht aber das des ersten Mundsegments allein; wie die primitive *Acanthobdella* (LIWANOW), bei der das Mundsegment deutlich abgesondert ist, zeigt, ist es bei den Hirudineen sehr klein und wohl schwerlich könnte zur Bildung seines Mesoderms eine spezielle recht große paarige Anlage — der „Kopfkern“ — auftreten.

Die Untersuchung der Embryonalentwicklung des *Cyclops* veranlaßte URBANOWITSCH (1885), das Mesoderm der nauplialen und das Mesoderm der übrigen Segmente zum erstenmal zu unterscheiden. Später wurde die zwiefache Natur des Mesoderms von BERG (1893) bei *Mysis*, von MAC-MURRICH (1895), von NUSSBAUM (1898) an Isopoden und von PEDASCHENKO (1898) an *Lernaea* festgestellt. Die meisten der genannten Verfasser vergleichen die Ontogenese der Crustaceen mit der Ontogenese der Anneliden und behaupten, daß das Mesoderm der Nauplialsegmente nichts anderes ist als das primäre Mesoderm, welches dem larvalen Mesoderm oder dem Mesenchym (Ektomesoderm) der Anneliden homolog ist, das Mesoderm aber der übrigen Segmente dem sekundären Mesoderm (oder dem colomatischen) dieser letzten homolog ist. Eine Sonderstellung nimmt MAC-MURRICH mit der Ansicht ein, daß die Teilung des Mesoderms bei den Crustaceen eine sekundäre Erscheinung ist; das Mesoderm des

Nauplius entsteht seiner Ansicht nach ursprünglich aus einer gemeinsamen Anlage, welche sich erst in viel späteren Stadien teilt. Nach der Beschreibung von PEDASCHENKO sondern sich beim *Lernaea*-Embryo zuerst die mesodermalen Anlagen der Antennen und Mandibeln ab, welche man als Naupliusmesoderm bezeichnen kann; bei Differenzierung dieses Mesoderms bleibt die paarige Zellgruppe im hinteren Naupliusende undifferenziert und bildet später den Anfang des Mesoderms der metanauplialen Segmente, das von PEDASCHENKO postembryonales Mesoderm genannt worden ist. Die *Lernaea* besitzt nur in den metanauplialen Segmenten mit mesodermalem Cölothelium ausgekleidete Höhlungen, in den nauplialen finden wir nur Muskeln; das veranlaßte PEDASCHENKO, nur das postembryonale Mesoderm als dem Cölomesoderm und den Mesodermstreifen der Anneliden homolog anzusehen, obgleich er auch das Mesoderm der Nauplialsegmente nicht dem Mesenchym für homolog hält. Die nauplialen und Metanauplialsegmente der Crustaceen besitzen mächtig entwickelte Muskelbündel, die wir ausschließlich zu den Derivaten des Mesenchyms zu rechnen, wie es von einigen Verfassern getan worden ist, nicht genügend Grund haben, da einige von ihnen unzweifelhaft dem Cölomesoderm angehören. Deshalb besitzen die Nauplialsegmente auch ein Cölomesoderm, und wir können auf Grund der Eigenschaften der mesodermalen Bildungen bei den Serpuliden eine vollständige Analogie zwischen dem trochophoralen und nauplialen Mesoderm einerseits und dem metatrochophoralen und metanauplialen andererseits durchführen. Die den Somiten eigenen Besonderheiten des trochophoralen Mesoderms bei den Anneliden gehen bei den Crustaceen noch weiter, was sich auch im Verschwinden ihrer cölolithialen Auskleidung und in der unvollkommenen Segmentierung des Mesoderms im Naupliuskörper äußert; schon bei den Larven der Spioniden kann man eine sehr schwache Entwicklung des Cöloliths im Bereich des trochophoralen Mesoderms feststellen. Da der Nauplius unzweifelhaft eine segmentierte Form ist, welche aus drei Segmenten besteht, so können wir diese Segmente mit vollem Recht den Segmenten der segmentierten Larve der Serpuliden, Spioniden u. a. homologisieren und den Schluß ziehen, daß die Nauplialsegmente der Crustaceen den Larvalsegmenten der Anneliden homolog sind; der Nauplius selbst entspricht vollkommen demjenigen Entwicklungsstadium der Anneliden, in welchem der Larvenkörper eine bestimmte Zahl von Parapodien trägt (das Nektöchättestadium HÄCKER'S) und nur aus Larvalsegmenten besteht. Die Zahl der Larvalsegmente kann auch innerhalb der Grenzen einer Familie schwanken (z. B. bei den Spioniden); ihrer können drei sein (Serpuliden, Nereiden); in anderen Familien ist ihre Zahl bedeutend größer. Die Zahl der Nauplialsegmente bleibt aber bei den Crustaceen für alle Vertreter dieser Klasse konstant, eine Erscheinung, die wir an

den Merkmalen aller abgeleiteten Formen (Crustacea, Oligochäta) — zum Unterschied von den Stammformen, bei welchen diese Merkmale mehr variabel sind — beobachten können. Bei der Mehrzahl der Crustaceen tritt nach der Bildung der drei Nauplialsegmente eine Pause in der Bildung neuer Metamere ein; dieselbe Pause ist auch bei den Serpuliden nach der Bildung der drei Larvalsegmente zu beobachten.

Außerdem entstehen bei den Spioniden und Tubificiden die Geschlechtszellen sehr früh und bei den jüngsten Larven finden wir sie schon in der Ventralwand des Darmes, in der Spalte, welche der Rest der primären Leibeshöhle ist: von hier wandern sie bei Spioniden in die anwachsenden Postlarvalsegmente hinein und bewegen sich im Innern derselben in der ventralen Mesenterialfalte in der Nachbarschaft des Bauchnervenstrangs und des ventralen Blutgefäßes. Nach GROBBEN (1879), HÄCKER, KÜHN, PEDASCHENKO u. a. entstehen die Urgeschlechtszellen bei vielen Crustaceen im Gastrulastadium entweder aus bestimmten Blastomeren oder aus dem Blastoderm. Bei *Lernaea* (PEDASCHENKO) liegen die Urgeschlechtszellen des Embryos im Naupliusstadium in den Nauplialsegmenten, an der ventralen Leibeswand und kriechen amöboid in die sich bildenden Metanauplialsegmente hinüber, dabei der Richtung des paarigen ventralen Nervenstrangs folgend; in den Metanauplialsegmenten beginnen die Geschlechtszellen gleichzeitig auch auf die Dorsalseite hinaufzusteigen und kommen schließlich in eine besondere Höhlung über dem Darm, im 7. und 8. Segment, zu liegen; von den Seiten ist diese Höhlung durch die paarigen Cölomsäcke begrenzt; sie erweisen sich somit als in einer von den zwei Blättern des dorsalen Mesenteriums begrenzten Höhle liegend, die, wie auch PEDASCHENKO darauf hinweist, ein Teil der primären Leibeshöhle ist. Ursprünglich entstehen vier Urgeschlechtszellen, später sieht man aber nur ein Paar Urgeschlechtszellen; PEDASCHENKO setzt voraus, daß die beiden Paare verschiedenen Geschlechts sind (wie bei Tubificiden) und das eine Paar das andere amöboid verschlingt, was das Geschlecht des Individuums bestimmen soll. Erst zum Schluß der Embryonalperiode beginnen sie sich durch Teilung zu vermehren und die Elemente der Geschlechtsdrüse zu bilden. Die Übereinstimmung der Geschlechtszellen bei Spioniden und Tubificiden einerseits und *Lernaea* andererseits ist eine fast vollständige; der Unterschied liegt nur darin, daß sie bei *Lernaea* eine dorsale, bei den Spioniden dagegen eine ventrale Lage einnehmen. Dieser Unterschied läßt sich wohl durch die stärkere Entwicklung des dorsalen Blutgefäßes bei den Crustaceen erklären.

Die Ähnlichkeit zwischen Anneliden und Crustaceen spricht sich auch noch darin aus, daß die Bildung der Nervenganglien in den Larval-(Nauplialsegmenten) in beiden Gruppen anders vor sich geht als in den Postlarvalsegmenten, was für die Crustaceen von SCHIMKEWITSCH

(1896) und PEDASCHENKO (1899) nachgewiesen worden ist. Ferner werden die Extremitäten und Parapodien in den Nauplialsegmenten mehr lateral angelegt als in den übrigen Segmenten. Alle diese für beide Gruppen gemeinsamen Merkmale zeugen abermals von einer sehr nahen Verwandtschaft der Anneliden mit den Crustaceen. Die Crustaceen sind zweifellos Nachkommen der Anneliden und deshalb weisen beide Gruppen einen völligen Parallelismus in vielen Eigentümlichkeiten ihrer Organogenese auf.

Nach der Eigenart ihrer Mesodermbildungen und der Körpersegmentation nehmen unter den Anneliden die Vertreter der Gattung *Dinophilus* eine Sonderstellung ein. Diese Formen haben nach den Beobachtungen von KORSCHULT (1882) und SCHIMKEWITSCH (1895) fünf Paar weit auseinanderliegende Bauchganglien und fünf an ihren Enden mit Solenocyten versehene Nephridien (SHEARER 1906). Die von diesen Protonephridien und Ganglien eingenommene Gegend bildet den größten Teil des Körpers, hinter dem noch ein (das 6.) Segment vorhanden ist, das keine Nephridien und ein oder zwei Paar Geschlechtshöhlen besitzt. Die Embryonalentwicklung des *Dinophilus* ist von SCHIMKEWITSCH und von NELSON (1908) einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden; die Furchung verläuft nach dem Spiraltypus, dem der Anneliden vollkommen ähnlich; es ist aber doch zu ersehen, daß nur die Geschlechtshöhlen des hinteren Segments wahre Cölomhöhlen sind; in den übrigen fünf Segmenten bilden sich dagegen keine Cölomhöhlen, und die vorhandenen Höhlungen sind das Ergebnis einer Abspaltung des Mesoderms vom Darne, d. h. ein Schizocöl, welches teilweise die Gestalt von Lakunen annimmt.

Das Epithel der Wände der Geschlechtshöhlen entsteht aus Urmesodermzellen (4d); an der Bildung des Mesoderms der anderen Segmente beteiligen sich sowohl die Zellen des Mesenchyms als auch die Derivate der Urmesodermzellen; in welchem Maße aber die einen oder die anderen — das zu entscheiden ist sehr schwer; es ist aber von Wichtigkeit für uns, daß auch in den nephridialen Segmenten außer dem Mesenchym auch ein Cölommesoderm vorhanden ist.

Dieses Cölommesoderm der ersten fünf Segmente des *Dinophilus* ist jedenfalls dem trochophoralen Mesoderm der Anneliden homolog, da in ihm keine Geschlechtsdrüsen vorhanden sind, die Nephridien einen larvalen Charakter besitzen und seine Teilung in Somiten ebensowenig deutlich ausgedrückt ist wie im trochophoralen Mesoderm z. B. der Spioniden. Was die Geschlechtsdrüsen anbelangt, ist anzunehmen, daß sie entweder zwei metatrochophorale Somiten repräsentieren, oder spezielle Geschlechtshöhlen des trochophoralen Mesoderms sind, die deswegen auftreten, weil der bei den Anneliden übliche Raum zur Aufnahme der Geschlechtszellen, nämlich das metatrochophorale Mesoderm,

hier nicht vorhanden ist. Zugunsten der zweiten Annahme spricht die Entstehung dieser Geschlechtshöhlen aus denselben Derivaten der Urmesodermzellen wie auch das ganze Cölomesoderm und ferner auch, daß bei *Dinophilus* ebensoviel Paar Ganglien wie Nephridien vorhanden sind, so daß es für das „Geschlechtssegment“ kein entsprechendes Ganglienpaar gibt. Der *Dinophilus* ist also eine nur aus Larvalsegmenten bestehende Form, die nur ein trochophorales Cölomesoderm besitzt, in dessen hinterem Abschnitt sich die Höhlen mit den Geschlechtszellen befinden.

Der *Dinophilus*, dem das metatrochophorale Mesoderm der echten vielgliedrigen Anneliden fehlt, ist primitiver als diese, wovon auch die Struktur seiner Nephridien und das starke Auseinanderweichen der rechten und linken Hälfte der Bauchnervenkette, sowie die Fortbewegungsorgane — Wimpergürtel von larvalem Charakter — zeugen. Den Übergang der dinophilusartigen oligomeren Form zur polymeren Form der echten Anneliden kann man sich derart vorstellen, daß sich im hinteren Segment des primären oligomeren Annelids eine Wachstumszone für postlarvale Geschlechtssegmente gebildet hat, deren Zahl sehr bedeutend wurde, und eben dadurch hat das Tier jene verlängerte, metamere, für die schlangenartigen Kriech- und Schwimmbewegungen so notwendige Körperform erhalten. Ferner: da bei den Anneliden nur die postlarvalen Segmente zur Aufnahme der Geschlechtszellen dienen, so ist es auf Grund dessen, was bei den Spioniden zu beobachten ist, wahrscheinlich, daß beim Übergang der oligomeren Form in die polymere die Geschlechtszellen aus dem Hinterende des oligomeren Wurms in die neuen, postlarvalen Segmente hinübergewandert sind, wo sie sich leichter vermehren konnten als in den kleinen und wenig zahlreichen Geschlechtshöhlen der dinophilusartigen Form, und den Würmern erstand die Möglichkeit, eine bedeutend größere Menge von Geschlechtsprodukten zu bilden.

Das Vorhandensein einer solchen Form wie *Dinophilus* spricht von der Möglichkeit einer Existenz von Anneliden, die nur ein trochophorales Mesoderm besitzen und nur aus Larvalsegmenten bestehen. Sowohl der *Dinophilus* als auch alle derartigen hypothetischen Anneliden passen vollkommen in den von SCHMUCKERWITZSCH geschaffenen Typus der Mesomera hinein, der Charakter dieser Gruppe muß jedoch verändert werden. Die Mesomera unterscheiden sich von den Polymera nicht nur durch die Zahl der Segmente, sondern hauptsächlich durch den Charakter der Metamerie ihrer mesodermalen Teile. Der schon oben nachgewiesene Unterschied in der Art der Metamerie des trochophoralen und metatrochophoralen Mesoderms und die Eigentümlichkeiten des ersten sind auch besonders für das Mesoderm des *Dinophilus* charakteristisch.

Wenn wir über die nächsten Vorfahren von Anneliden sprechen, so

müssen wir sie auf Grund des Vorhergesagten inzwischen Mesomera (*Dinophilus*-ähnliche) und nicht bei Archianneliden suchen. Wie die Embryonalentwicklung der letzteren und der Umstand, daß auf ihrem Vorderende bei Regeneration nur das Mundsegment mit Prostomium sich wiederherstellt (K. DAWYDOFF), zeigt, fehlen bei den Archianneliden die Larvalsegmente und das Trochophoralmesoderm, was sie bestimmt von den übrigen Anneliden unterscheidet. Wir können dabei nicht die Anwesenheit des Trochophoralmesoderms bei den Chätopoden für die sekundäre Differentiation der primär einartigen Mesodermstreifen halten, weil das vordere Ende der Anneliden seinem Ursprung nach ihr primitivster Körperteil ist, wofür auch die primitive Struktur des larvalen Abschnitts der Nervenketten zeugt. Es wäre deshalb richtiger, die Archianneliden als eine besondere Gruppe der metamerisierten Würmer, die aus den einfacheren, als Mesomera, und nicht segmentierten Formen entstanden sind, anzusehen.

Das Fehlen der Segmentierung im Mesoderm der jungen Annelidenlarve ist nicht etwa das Resultat von Raummangel oder einer nicht abgeschlossenen histologischen Differenzierung, sondern es ist die typische Eigenschaft des trochophoralen Mesoderms. Das ist daraus zu ersehen, daß bei den Oligochäten das metatrochophorale, d. h. typisch segmentäre Mesoderm, eine metamere Gruppierung seiner Zellen vom ersten Entstehen der Mesodermstreifen an besitzt, dagegen das trochophorale — sowohl bei der Regeneration als auch bei der Entwicklung — nur gegen das Ende seiner Differenzierung metamer wird.

Dieser Umstand erscheint mir als äußerst wesentlich. Wir wissen, eine wie große Ähnlichkeit in den frühen embryonalen Stadien zwischen allen jenen Tiergruppen zu beobachten ist, welche eine spirale Furchung haben; das Schicksal des ersten Blastomerenquartetts, sowie in bedeutendem Maße auch das Schicksal der übrigen Quartette, die Besonderheiten des ersten (2d) und des zweiten (4d) Somatoblasts, das Vorhandensein des Ekto- und Entomesoderms, das Entstehen des Entoderms — alles dies geht fast ganz identisch in den Eiern solcher in ihrer definitiven Struktur so verschiedenen Tiere, wie der Polycladen, Nemeriten, Anneliden, *Dinophilus*, Sipunculiden, Echiuriden und Mollusken vor sich. Und die Embryonalentwicklung dieser sämtlichen Tiere schließt ebenso mit der Trochophora oder einer trochophoraähnlichen Larve ab, in welcher sich ein Paar Mesodermstreifen entwickelt, wobei in den Larven aller dieser Tiere, sogar bei den Anneliden, die Streifen nicht gegliedert sind, und ihre Segmentierung im Larvenkörper der Anneliden dieselbe sekundäre Erscheinung ist, wie auch ihre mannigfaltigen Veränderungen zu endgültigen mesodermalen Bildungen bei allen übrigen genannten Tiergruppen.

Bei den Polycladen bilden die nicht segmentierten Mesodermstreifen

(SURFACE 1909) zusammen mit den Derivaten des Ektomesoderms ein kompaktes Parenchym des Körpers und die Muskulatur.

Bei den Nemertinen bilden die embryonalen Streifen zunächst die Cölomsäcke (SALENSKY 1909), deren Wände in einzelne Zellen zerfallen, die dann das Parenchym ergeben; in diesem bildet sich — teils als Reste von primären Cölomhöhlen, teils infolge eines neuen Auseinanderweichens der Parenchymzellen — die Rüsselscheide und das Blutgefäßsystem.

Bei den Sipunculiden teilen sich, soweit es uns aus der Entwicklung der *Phascolosoma*-Larve bekannt ist, die ungegliederten Mesodermstreifen (GEROULD 1906) in vier mesodermale Segmente schon bei der Larve, aber diese Metamerie ist eine zeitweilige, und auf Kosten der Mesodermzellen bildet sich ein einheitlicher den ganzen Körper des ausgewachsenen Tieres einnehmender Cölomsack.

In der Organisation der Mollusken kann man zweifellos Anzeichen der Metamerie finden, und NAEF (1924) hält den ursprünglichen Typus dieser Tiere für einen metameren Organismus; die Metamerie ist besonders deutlich bei den Polyplacophora ausgedrückt (die Platten der Schale, die Wiederholung der Ktenidien). Deshalb nähern sie sich unter allen erwähnten Tiergruppen den Anneliden am meisten. Aber bei sämtlichen Mollusken, selbst bei den Polyplacophora, segmentieren sich die an der Trochophora in Gestalt von zwei ungegliederten Strängen erscheinenden Mesodermstreifen selbst späterhin niemals und geben das parenchymatöse Gewebe, aus welchem sich, ebenso wie bei der Regeneration der Larvalsegmente z. B. der Oligochäten, durch Auseinanderweichen und Umgruppierungen der Zellen — allerdings nicht metamer angeordnete — Blutlakunen und Cölomhöhlen bilden; die Mollusken besitzen nur zwei Cölomhöhlen: die exkretorische (das Perikardium) und die genitale (die Geschlechtsdrüse). Unter den Anneliden ist seiner Organisation nach den Mollusken am ähnlichsten *Dinophilus*, auf dessen Eigentümlichkeiten oben hingewiesen worden ist.

Dinophilus, Mollusken, Polycladen, Nemertinen und Sipunculiden besitzen entweder gar keine Metamerie, oder die Zahl der Metamere ist sehr gering; außerdem ist für alle das Fehlen des serialen Wachstums charakteristisch; ihr Körper wächst anfangs gleichmäßig in allen seinen Teilen, aber späterhin bewahren sie diesen Wuchs lebenslänglich, oder die Bauchseite beginnt intensiv zu wachsen (Sipunculoida), oder ein besonderer Teil der Bauch- und Rückenseite beginnt intensiv zu wachsen (Fuß und Mantel der Mollusken). Bei allen diesen Formen erfährt das aus der Zelle 4d entstandene Mesoderm nicht irgendwelche Komplikationen, es wächst nur in allen seinen Teilen gleichmäßig aus. Zu dieser Formenreihe müssen wohl auch die Formen mit etwas verändertem Furchungsmodus gerechnet werden, wie die Nematoden, Rotatorien, Bryozoen und *Phoronis*.

Dem Mesoderm sämtlicher oben aufgezählter Tiergruppen entspricht bei den Anneliden nur das trochophorale Mesoderm, da es mit ihm in seiner Entstehung aus 4d übereinstimmt, im Fehlen einer eigenen Metamerie und in der Art der Bildung der Cölomhöhlen in ihm. Eine wahre Metamerie ist nur dem metatrochophoralen Mesoderm eigen, d. h. jenem, das den oben aufgezählten Formen fehlt. Das Vorhandensein dieses seinem Charakter und besonders dem Wesen seiner Metamerie und manchmal auch seiner Entstehung nach völlig andersartigen Mesoderms steht wahrscheinlich mit dem serialen Wachstum des Körpers, mit dem allmählichen Anwachsen des Körpers am Hinterende in Zusammenhang, da wir eine ähnliche Zweiheit des Cölommesoderms nur bei den Crustaceen, wahrscheinlich bei allen Arthropoden, und auch bei den Echiuriden finden, d. h. Formen mit terminalem Wachstum. Bei einem derartigen Wachstum entstehen aus der Wachstumszone schon im Moment ihrer Anlage voneinander getrennte Somiten.

Von den Crustaceen ist schon obengesprochen; hier sei nur erwähnt, daß sie eine vom spiralen Furchungstypus abweichende Gruppe bilden, wobei diese Abweichungen von den niederen Crustaceen zu den höheren progressieren. Die Echiuriden besitzen eine typische spirale Furchung, und auf den ersten Blick unterscheidet sich die Entwicklung ihrer Trochophora durch nichts von der Entwicklung der Trochophora der Anneliden, außer dem einen Unterschied, daß die Metamerie der Echiuridenlarve nur eine temporäre ist. In der Frage über die Entstehungsquelle ihres Cölommesoderms herrscht noch eine gewisse Unklarheit, die in einigen Widersprüchen der Forscher ihren Ausdruck findet. Wenn wir nur die allerletzten Tatsachen über die Entwicklung des Mesoderms bei den Echiuriden ins Auge fassen, so finden wir, daß bei *Thalassema* (TORREY 1903) das Mesoderm in frühen Stadien aus dem Blastomer 4d entsteht; bei *Echiurus* aber (SALENSKY 1909) entstehen die Mesodermstreifen aus dem Paar seitlicher Vorsprünge des Darmes bei der Afteröffnung. Da es kaum anzunehmen ist, daß diese zwei so wesentlich verschiedenen Entstehungsarten des Cölommesoderms als Unterschiede zwischen diesen beiden Gattungen der Echiuriden aufzufassen sind, so haben wir hier aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe Erscheinung, wie sie bei den Polychäten zu beobachten ist: in früheren Stadien entsteht ein Stück der Mesodermstreifen von bestimmter Länge aus 4d, dann aber setzt das intensive Anwachsen der segmentierten Fortsetzungen der Mesodermstreifen aus einer anderen Quelle ein, nicht aber aus dem Ektoderm, wie bei den Polychäten, sondern aus dem Entoderm, welches die Wachstumszone des Mesoderms enthält. Die Sache wird dadurch etwas unklar, daß die Zahl der aus 4d entstehenden Mesodermzellen bei *Echiurus* augenscheinlich sehr gering ist.

Bei so einer Deutung findet auch jenes eigenartige Bild der Ver-

teilung der Mesodermstreifen, welches bei der Metamorphose des *Echiurus* zu beobachten ist, eine Erklärung: vom allerersten Somit angefangen sind alle Somiten vollständig gleichartig, so daß die Voraussetzung von einer Dualität des Mesoderms hier keine Rechtfertigung findet; der allervorderste Somit aber liegt nicht an der Mundöffnung, sondern ist von ihr durch einen bedeutenden Zwischenraum getrennt, in dem sich zehn bis zwölf solcher Somiten ganz bequem plazieren könnten. Solch ein Zwischenraum ist bei den Trochophoren anderer Tiere nicht vorhanden und sein Vorhandensein bei *Echiurus* ist dadurch zu erklären, daß bei ihm nur das metatrochophorale Mesoderm regelmäßige Streifen bildet, dagegen das an Elementen arme trochophorale Cölomesoderm wird verstreut und der ihr angehörende Abschnitt der unteren Halbkugel der Trochophora bleibt von den Mesodermstreifen unbesetzt. Dieser Zwischenraum ist bei der jungen, fast kugelförmigen Trochophora kleiner als bei der in die Länge gestreckten, was darauf hinweist, daß dieser Körperteil wächst, wobei er nicht terminal, sondern in allen seinen Teilen wächst, was nur dem Gebiet des trochophoralen Mesoderms eigen ist (vgl. die Entwicklung von *Eupomatus*). Die Metamorphose des *Echiurus* vollzieht sich, wie bekannt, durch Verschmelzung aller Somiten zu einer Cölomhöhle.

Aus allem über Tiere mit terminalem Wachstum Gesagten ist zu ersehen, daß eine wahre und vollständige Metamerie nur ihrem durch Wachsen des Hinterendes des Larvalabschnitts entstehenden Postlarvalabschnitt zukommt. Da das Cölomesoderm des Larvalabschnitts eine sekundäre Metamerie besitzt, und da nur dieses trochophorale Mesoderm dem Cölomesoderm der Mollusken, Sipunculoiden und anderen Formen ohne terminales Wachstum homolog ist, so würden wir bei aller Verwandtschaft zwischen Anneliden und Mollusken bei diesen vergeblich eine vollständige Metamerie suchen.

Bei den Arthropoden, und bei den Crustaceen im besonderen, bilden einige vordere Segmente den Kopf und führen die Bezeichnung „Kopfsegmente“; ein charakteristisches Merkmal dieser Segmente ist die spezifische Umwandlung ihrer Extremitäten in Sinnesorgane und Mundgliedmaßen, hinzu kommt noch die innige Verschmelzung dieser Segmente miteinander. Die Besonderheiten in der Bildung der Vordersegmente der Oligochäten während der Regeneration, sowie einige anatomische Unterschiede, veranlaßten SEMPER (1876) zur Schlußfolgerung, daß diese isolierten Segmente der Oligochäten den isolierten Kopfsegmenten der Arthropoden entsprechen und infolgedessen ebenfalls als Kopfsegmente bezeichnet werden können. Die Kopfsegmente der Oligochäten und Arthropoden ihrerseits sind, nach SEMPER'S Meinung, den Kopfsegmenten der Wirbeltiere homolog, die sich durch einen bestimmten Charakter und eine gewisse Unregelmäßigkeit in der Verteilung und Entwicklung ihrer

metameren Teile unterscheiden. Abgesehen von den Wirbeltieren, komme ich in meinen Ergebnissen über die Vordersegmente der Anneliden in gewissem Grade zu den Ansichten SEMPERs, wenn auch mit wesentlichen Modifikationen, zurück. Man kann die Larvalsegmente der Anneliden nicht mit den Kopfsegmenten der Arthropoden homologisieren, da die Absonderung dieser Segmente bei den Arthropoden eine funktionelle Absonderung ist und am Aufbau des Kopfes auch sekundär abgesonderte Segmente teilnehmen können; im Kopfe der Crustaceen sind den Larvalsegmenten der Anneliden nur drei Nauplialsegmente (das der 1. und 2. Antennen und der Mandibeln) homolog, die Segmente aber der Maxillen und Maxillarfüße haben sich nur infolge einer sekundären Modifikation dem Kopfe angeschlossen. Andererseits ist es kaum möglich, die Larvalsegmente der Anneliden als Kopfsegmente zu bezeichnen, da ihrer Funktion nach die meisten von ihnen keine Beziehungen zum Kopf haben; man kann sie aber als vollkommene Urbilder der primären Kopfsegmente der Crustaceen oder der morphologisch von den Segmenten des Rumpfs abgesonderten, funktionell aber ihm angehörenden Nauplialsegmente ansehen. Die Existenz dieser morphologisch abgesonderten Segmentgruppe bei den Anneliden ist auch für die Morphologie der Crustaceen in der Hinsicht von Bedeutung, daß sie auf den primären morphologischen Charakter der Heteronomie der Nauplialsegmente und Metanauplialsegmente hinweisen, der unabhängig ist von der funktionellen Absonderung der vorderen Metamere.

Der von SEMPER gemachte Vergleich der „Kopfsegmente“ der Oligochäten mit den Kopfsegmenten der Wirbeltiere kann jetzt wohl kaum aufrechterhalten werden, da die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere darauf hinweisen, daß ein Teil der Kopfsegmente der Wirbeltiere sich durch eine sekundäre Cephalisation von Körpersegmenten gebildet haben und da das Mesoderm der Wirbeltiere, sowie auch das aller Deuterostomia, sowohl seiner Entstehung nach als auch dem Charakter seiner Metamerie nach eine Bildung *sui generis* ist, die sich in vielen wesentlichen Punkten vom Mesoderm der Anneliden und Protostomia unterscheidet. Aber eine Reihe von Tatsachen aus der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Deuterostomia machen einen Vergleich ihrer Vordersegmente mit den Vordersegmenten der Anneliden möglich, allerdings in einer anderen Form, als es SEMPER getan hat.

Vor allen Dingen muß der Vergleich der Anneliden mit allen Chordaten gezogen werden, sowie auch mit den Enteropneusten und Echinodermata, deren morphologische Verwandtschaft untereinander mit immer größerer Deutlichkeit von den neuesten Forschern festgestellt wird.

MAC-BRIDE weist in seinem Textbook of Embryology (1914) als Erster darauf hin, daß beim *Amphioxus* das auf das Kopfcoelom folgende

Paar Cölomsäcke nach seiner embryonalen Anlage sich stark von den übrigen Cölomsäcken unterscheidet, welche sämtlich in Form von paarigen walzenförmigen Längsausbuchtungen des Archenterons entstehen, welche sich später in querer Richtung, sukzessiv von vorn nach hinten, in eine Reihe einzelner Segmente teilen. Das Mesoderm des *Amphioxus* besteht somit dem Grundplan seines Aufbaues nach, ähnlich wie bei den Enteropneusten, aus drei paarigen Abschnitten: aus dem Kopfcölom (das linke öffnet sich, wie bei den Enteropneusten und Echinodermaten, mit einer besonderen Pore nach außen), dem Kragencölom (nach Analogie mit den Enteropneusten) und dem Rumpfcölom, das durch spezielle Metamerisierung in eine große Zahl von Segmenten zerfällt.

D. FEDOTOW (1923) geht aus von den Angaben MAC-BRIDES und GOODRICHS (1917), sowie von der Morphologie des *Amphioxus* einerseits und einer Reihe Hinweise aus der Ontogenie und Morphologie der Kopfsegmente der Wirbeltiere andererseits und dehnt die oben ausgeführten Beziehungen der Cölome des *Amphioxus* auch auf die Vertebraten aus und führt ganz überzeugend eine Homologie zwischen dem Eichelcölom der Enteropneusten, dem Kopfcölom des *Amphioxus* und dem prämandibularen Somit der Wirbeltiere durch, sowie auch zwischen dem Kragencölom der Enteropneusten und des *Amphioxus* und dem mandibularen Segment der Vertebraten, obgleich das mandibulare Segment einiger Formen augenscheinlich einer sekundären Komplikation unterworfen ist und, ebenso wie der folgende hyoide Somit, aus zwei Segmenten besteht (MATWEJEFF 1915). Die Homologie dieser beiden Vordersegmente bei *Amphioxus* und den Vertebraten, welche ursprünglich im Verhältnis zu den übrigen Segmenten heteronom sind, wird in erster Linie dadurch bestätigt, daß die Anlage ihrer Somiten nicht der Anlage der übrigen Somiten des Rumpfes ähnlich ist. In bezug auf das prämandibulare Somitenpaar hat FEDOTOW die Homologie auch in einigen Details der weiteren Entwicklung durchgeführt. Die Heteronomie der ersten beiden Segmente der Wirbeltiere im Vergleich zu den übrigen Segmenten äußert sich auch in der Unterdrückung der Entwicklung der Myotome in ihnen und in der überwiegenden Entwicklung der Sklerotome und den hieraus folgenden anatomischen Besonderheiten.

Von den eben genannten Erwägungen ausgehend, daß das prämandibulare und mandibulare Somit den ersten beiden Segmenten der dreigliedrigen Larve der Echinodermen und Enteropneusten entsprechen und daß das hyoide Segment dem dritten Segment dieser Larve entspricht, zieht P. SVETLOV (1926)¹ weitere für uns interessante Schlußfolgerungen; er behauptet, daß das Vorderende bei den Vertebraten, ebenso wie auch

¹ Vortrag, gehalten in der Leningrader Naturforschergesellschaft.

bei den Anneliden, aus Larvalsegmenten gebildet ist, während der postlarvale Abschnitt der beiden von hinten, aus einer speziellen Wachstumszone, herauswächst (die Notogenese nach BRACHET unterscheidet sich wesentlich von der Cephalogenese oder der Bildung der drei vorderen Segmente). Ich halte den Vergleich der Vordersegmente der Wirbeltiere und Anneliden für vollständig richtig und möglich, da beide larvalen Ursprungs sind. Mir scheint nur, daß aus den oben angeführten Tatsachen und Erwägungen von MAC-BRIDE, GOODRICH und FEDOTOW eher folgt, daß die Postlarvalsegmente der Wirbeltiere nicht durch ein Anwachsen von drei Larvalsegmenten am Hinterende, sondern infolge einer hinten anwachsenden Segmentierung des 3. Segments der Larve entstehen. Das stimmt mehr mit der Bildung der Somiten bei *Amphioxus* nach MAC-BRIDE und der Art der Körperbildung der *Enteropneusta* aus dem 3. Larvalsegment überein, sowie mit der Tatsache, daß nach K. DAWYDOW (1908) bei der Regeneration von *Balanoglossus* auf dem Vorderende eines Stücks dieses Tieres nur zwei Segmente wiederhergestellt werden: das Eichel- und das Kragensegment.

Wie SVETLOV halte auch ich es für notwendig, festzustellen, daß dieser Ähnlichkeitszug zwischen den Anneliden und Wirbeltieren natürlich keine phylogenetische Bedeutung hat, da diese beiden Tiergruppen ihrer Struktur und dem Gang der Ontogenese nach sehr weit voneinander entfernt sind und auf keine Verwandtschaftsbeziehungen zwischen ihnen hingewiesen werden kann. Das Vorhandensein [besonderer Larvalsegmente bei beiden ist nur ein allen metameren Tieren mit einer großen Metamerenzahl gemeinsames Prinzip, d. h. für die Anneliden, Arthropoden und Vertebraten. Nur bei den morphologisch vergleichbaren Tiergruppen, wie z. B. Anneliden und Arthropoden, oder *Enteropneusta* und Vertebrata, basiert das Prinzip der Larvalsegmente auf morphologischen und embryologischen Ähnlichkeiten, und bei solchen Tiergruppen sind die Larvalsegmente miteinander homolog.

Zum Schluß will ich versuchen, dem hier aufgestellten Prinzip der Larvalsegmente eine hypothetische Erklärung zu geben. Diese Erklärung ist rein embryologisch und hat die bekannte Lehre DRIESCHS (1894) von den primären und sekundären elementaren Prozessen und Organen bei der Entwicklung zum Ausgangspunkt. Der Kardinalpunkt dieser Lehre ist die Vorstellung von einer morphologischen und physiologischen Abgeschlossenheit der verschiedenen Entwicklungsphasen, wie der Furchung, der Blastula und der Gastrula, was für das Ei und den Embryo als für lebendige Organismen eine unumgängliche Bedingung ist. Nur dann, wenn z. B. die Blastula als solche eine abgeschlossene Organisation erreicht hat, können in ihr diejenigen Prozesse einsetzen, die zur Bildung des nächsten Stadiums, d. h. der Gastrula, führen. Diese Ansicht führte DRIESCH in bezug auf die frühesten Entwicklungsstadien durch, doch

dasselbe Prinzip besteht selbstverständlich auch für die späteren Stadien zu Recht, so daß erst dann, wenn das morphologisch und physiologisch abgeschlossene Stadium der Trochophora erreicht ist, ein Übergang zur weiteren Formbildung möglich ist. Die Trochophora ist aber ein indifferentes Stadium, woraus, wie wir gesehen haben, sich sehr verschiedene Formen entwickeln können, da sie allen Tieren mit spiralem Furchungstypus eigen ist. Ein für die Anneliden spezifisches Larvenstadium ist die segmentierte Trochophora, deren Bildung ja auch nach Abschluß der Organisation der unsegmentierten Trochophora beginnt. Und schließlich schreitet die segmentierte Trochophora zur Bildung einer langen Serie von Körpersegmenten des Annelids aus der im Hinterende entstandenen Wachstumszone erst dann, wenn die segmentierte Larve ihre Organisation — histologisch sowohl als auch physiologisch — abgeschlossen hat: d. h. wenn sie die bestimmte, ihr zukommende Zahl von Segmenten mit allen Besonderheiten ihres Baus formiert, die Bildung und Differenzierung ihres Darmabschnitts und der diesen Segmenten zukommenden Ausscheidungsorgane beendet und die Formierung ihres Cölommesoderms abgeschlossen hat, das zum Schluß dieses Prozesses eine eigenartige, von anderen Organen abhängige Segmentierung in Metamere erhält. Der Unterschied zwischen der Umwandlung der Trochophora in die segmentierte Trochophora und dann in den Wurm einerseits und der Umwandlung der frühesten Entwicklungsstadien andererseits liegt nur darin, daß die Phase der Blastula vollständig durch die Phase der Gastrula ersetzt wird, welche letztere im Trochophora-Stadium ganz aufgeht, während bei der Metamorphose die obere Hemisphäre der Trochophora als Vorderende (Prostomium) der segmentierten Larve und die segmentierte Larve als Vorderteil des Wurms erhalten bleibt. Mir scheint, daß das in die Entwicklungsmechanik von CHILD (1911) eingeführte Prinzip von der „physiologischen Dominanz“ der Vorderteile über die Hinterteile bei der Regulation und Entwicklung eben im Sinne einer solchen erweiterten Deutung der Lehre DRIESCHS von den elementaren Prozessen und Organen aufgefaßt werden muß.

Der Übergang der Phase der Larvalsegmente in die Phase mit den Postlarvalsegmenten geht durch das Wachstum der letzteren in der im hinteren Segment des Larvalkörpers gelegenen Zone vor sich. Das ist der allgemein verbreitete Modus für die Metamorphose aller metameren Tiere, welcher Art ihre genetischen Beziehungen auch wären, d. h. also für die Anneliden, Crustaceen und andere Arthropoden, die Entero-neusten, Acranier und Vertebraten; und bei allen diesen Formen finden wir die segmentierte Larve oder ein ihr entsprechendes Entwicklungsstadium. Eine Abweichung von der regelmäßigen Aufeinanderfolge in der Bildung der Larval- und Postlarvalform sehen wir nur bei den Oligochäten und Hirudineen, da sich bei ihnen der postlarvale Körper

noch vor Abschluß der Bildung des Larvalkörpers zu formieren beginnt; das ist aber ein Resultat der Hemmung und der Verspätung der Entwicklung des Larvalkörpers bei diesen Anneliden.

Literaturverzeichnis.

1. **Abel, M.:** Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Marburg 1902. — 2. **Annandale:** Notes on an Indian Worm of the genus *Chaetogaster*. Journ. Assoc. Bengal 1. 1905. — 3. **Barrois:** Metamorphose des Bryozoen. Ann. des sciences nat. de l'acad. Paris (6), 9. 1882. — 4. **Beraneck:** Quelques stades larvaires d'un Chaetoptère. Rev. suisse zool. 2. 1884. — 5. **Bergh:** Über die Metamorphose von *Nepheleis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. 1885. — 6. **Ders.:** Untersuchungen über den Bau und Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Ebenda 44. 1886. — 7. **Braem:** Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibl. zool. H. 6. 1890. — 8. **Ders.:** Die geschlechtliche Entwicklung von *Fredericella sultana*. Zoologica H. 52. 1908. — 9. **Busch:** Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger wirbellosen Sektiere. Berlin 1851. — 10. **Bülow:** Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von *Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. 1883. — 11. **Child, C.:** Differential susceptibility and differential inhibition in the Development of Polychaete Annelids. Journ. of Morphol. 30. 1917. — 12. **Ders.:** Physiological dominance of anterior over posterior regions in the regulation. Journ. of Exp. Zool. 10. 1911. — 13. **Calvet, L.:** Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marines. Montpellier 1900. — 14. **Claparède:** Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. Leipzig 1863. — 15. **Ders.:** Les annélides chaetopodes du golfe de Naples. Mém. de la soc. phys., h., nat., Genève 19. 1868. — 16. **Claparède und Meeznikow:** Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 19. 1869. — 17. **Davydoff, C.:** Über die Regeneration der Eichel bei Enteropneusten. Zool. Anz. 25. 1902. — 18. **Ders.:** Régénération chez Entéropeustes. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg 22. Nr. 10. 1908. — 19. **Drasche, C.:** Beiträge zur Entwicklung der Polychäten. I. Entwicklung von *Pomatoceros triquetus*. Wien 1884. — 20. **Driesch:** Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894. — 21. **Eisig, H.:** Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel 19. 1898. — 22. **Enders:** Study of the life history and habits of *Chaetopterus variopedatus*. Journ. of Morphol. 20. 1909. — 23. **Fedotoff, D.:** Sur les homologues du coelome chez les Echinodermes, Procordés et Vertébrés. Bull. de l'inst. rech. biol. de l'univ. Perm 2, H. 1. 1923. — 24. **Fewkes:** On the development of certain worm larvae. Bull. of the Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Cambridge 5. 1883—85. — 25. **Gerould:** Studies on the Embryology of the Sipunculoiden. II. The development of *Phascolosoma*. Zool. Jahrb. 23. 1907. — 26. **Gravier:** Contributions à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les annélides Polychètes. Ann. des sciences nat., zool. (9), 9. 1909. — 27. **Ders.:** Sur la régénération des extrémités du corps chez le Chétopère et chez la Marphyse. Bull. mus. hist. nat., Paris 1909. — 28. **Grobben:** Die Entwicklungsgeschichte von *Moïna rectirostris*. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien 2. 1879. — 29. **Haase:** Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 65. 1898. — 30. **Häcker:** Die spätere Entwicklung der *Polynoë*-Larven. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol. 8. 1895. — 31. **Ders.:** Pelagische Polychätenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. 1897. — 32. **Hatschek:** Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien 6. 1885. — 33. **Ders.:** Entwick-

lung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus*. Ebenda 6. 1885. — 34. **Jacobi**: Anatomisch-histologische Untersuchungen der Polydoren der Kieler Bucht. Weißenfels 1883. — 35. **Janda, V.**: Über die Regeneration des centralen Nervensystems und des Mesoblasts bei *Rhynchelmis*. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. 11. 1902. — 36. Ders.: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 33. 1912. — 37. Ders.: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Rhynchelmis limosella*. Zool. Anz. 89. Nr. 9. 1924. — 38. **Iwanoff, P.**: Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei *Lumbriculus variegatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 75. 1903. — 39. Ders.: Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Ebenda 85. 1907. — 40. Ders.: Die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei *Spirographis spallanzanii*. Ebenda 91. 1908. — 41. Ders.: La régénération et l'ontogénèse des Polychètes. Journ. Russe de zool. 3. 1916. — 42. **Kleinenberg, N.**: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. 1886. — 43. **Korschelt, E.**: Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*. Ebenda 37. 1882. — 44. **Ladewig, F.**: Über die Knospung der ectoprocten Bryozoen. Ebenda 67. 1900. — 45. **La-stotschkin, D.**: Regenerationserscheinungen bei Naididen (russisch). Mitt. a. d. polytechn. Institut zu Iwanowo-Wosnessensk. 1922. Nr. 6. — 46. **Lillie, R.**: The structure and development of the nephridia of *Arenicola*. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 17. 1906. — 47. **Livanow, N.**: Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. 2. Das Nervensystem des vorderen Körperendes und seine Metamerie. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol. 20. 1904. — 48. Ders.: *Acanthobdella peledina*. Kasan 1905. — 49. Ders.: Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol. 23. 1907. — 50. **Mac Bride**: The Formation of the Layers in *Amphioxus* and its Bearing on the Interpretation of the early Ontogenetic Processes in other Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science 54. 1909. — 51. Ders.: Text-book of Embryology. V. I. Invertebrata. London 1914. — 52. **Mac Intosh**: A contribution to our Knowledge of the Annelida. Quart. Journ. of Microscop. Science 36. 1894. — 53. **Mac Mur-rieh**: Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. of Morphol. 11. 1895. — 54. **Malaquin**: La morphogénèse chez *Solmacina dysteri*. Cpt. Rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences Paris 136. 1903. — 55. **Mehnert**: Kainogenesis. — 56. **Meyer, E.**: Studien über den Körperbau der Anneliden. I—III. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 7. 1837. — 57. Ders.: Studien über den Körperbau der Anneliden. IV. Ebenda 8. 1888. — 58. Ders.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Travaux de la soc. natur. univ. Kasan 31. 1897. — 59. **Menzi**: Das Stomodaeum der Lumbriciden. Inaug.-Diss. Genève 1919. — 60. **Michel**: Recherches sur la régénération chez les Annélides. Lille 1898. — 61. **Milne Edwards**: Observations sur le développement des Annélides. Ann. de la soc. nat. (3) 3. 1845. — 62. **Müller, C.**: Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* und *Tubifex rivulorum*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 26. 1908. — 63. **Nelson**: The early development of *Dinophilus*. Proc. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia. 1904. — 64. **Nußbaum, J.**: Zur Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei den parasitischen Isopoden. Biol. Zentralbl. 18. 1898. — 65. Ders.: Vergleichende Regenerationsstudien. III. Über die Regeneration der Polychäten, *Amphiglene* und *Nerine*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 79. 1905. — 66. **Oka**: Über den Bau von *Ozobranchus*. Annot. Zool. Japan. 5. 1904. — 67. Ders.: Observations on fresh-water Polyzoa. Journ. of Coll. Sciences Tokyo 4. 1891. — 68. **Pagenstecher**: Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von *Spirorbis spirillum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 12. 1863. — 69. **Pedaschenko, D.**: Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*. Trav. de la soc. nat. Pétersbourg 26. 1899. — 70. **Penners**,

- A.:** Die Furchung von *Tubifex rivulorum*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. **43**. 1922. — 71. Ders.: Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum*. Ebenda **45**. 1923. — 72. **Randolph:** The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. Journ. of Morphol. **7**. 1892. — 73. **Ratzel:** Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. **18**. 1867. — 74. **Römer, O.:** Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen Bryozoen. Ebenda **84**. 1906. — 75. **Salensky, W.:** Etudes sur le développement des Annelides. I. *Psychmobranchus*. Arch. de biol. **3**. 1882. — 76. Ders.: Etudes sur le développement des Annelides. II. *Nereis*. Ibid. **3**. 1882. — 77. Ders.: Etudes sur le développement des Annelides. III. *Pileolaria, Aricia et Terebella*. Ibid. **4**. 1883. — 78. Ders.: Morphogenetische Studien an Würmern. I. Über den Bau der *Echiurus*-Larve. Mémoires de l'Acad. Imp. des sciences de St.-Petersbourg. 8. série, **16**. 1905. — 79. Ders.: Morphogenetische Studien an Würmern. II. Über die Anatomie der Archianneliden nebst Bemerkungen über den Bau einiger Organe des *Saccocirrus papillocerus*. Ebenda **19**. 1907. — 80. **Schimkewitsch, W.:** Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meer. Zeitschr. f. wiss. Zool. **59**. 1895. — 81. Ders.: Studien über parasitische Copepoden. Ebenda **61**. 1896. — 82. Ders.: On the morphological signification of the gonades. Proceed. I. Congr. of Zoologists Russ. 1922. — 83. **Schively:** The anatomy and development of *Spirorbis borealis*. Proc. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia. 1897. — 84. **Schmidt, G.:** Notes sur le développement de l'entoderme chez *Protoleipsis tessellata*. Journ. de la sect. zool. de la Société Imp. des Amis d. sc. nat. **4**. 1917. — 85. Ders.: Zur Frage über die Entwicklung des Entoderms bei der *Rhynchelmis limosella*. Rev. zool. Russe **3**. 1922. — 86. Ders.: Untersuchungen über die Embryologie der Anneliden. I. Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. **47**. 1925. — 87. **Schulz, E.:** Aus dem Gebiete der Regeneration. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. **66**. 1899. — 88. **Seeliger, O.:** Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen. Ebenda **49**. 1889. — 89. **Semper:** Verwandtschaftsbeziehungen von gegliederten Tieren. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg **3**. 1876. — 90. **Shearer:** On the structure of the nephridia of *Dinophilus*. Quart. Journ. of Microscop. Science **50**. 1906. — 91. **Shearer Cresswell, M.:** On the development and structure of the Trochophora of *Hydroïdes (Eupodritus) uncinatus*. Ibid. **56**. 1911. — 92. **Soulier:** Revision des annélides de la région Cette. Travaux inst. zool. d'univ. Montpellier **12**. 1902. — 93. Ders.: Les premiers stades embryologiques de la Serpule. Ibid. **13**. 1903. — 94. Ders.: Révision des annélides de la région Cette. Ibid. **13**. 1903. — 95. **Sterling, S.:** Das Blutgefäßsystem der Oligochäten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **44**. 1908. — 96. **Surface:** The early development of a Polyclad *Planocera inquilina*. Proc. of the Acad. of Natural Science of Philadelphia. 1907. — 97. **Svetlow, P.:** Sur la segmentation de l'œuf chez *Bimastus constrictus*. Bull. de l'inst. rech. biol. univ. Perm. **1**. 1923. — 98. Ders.: Sur la segmentation de l'œuf chez *Rhynchelmis limosella*. Ibid. **1**. 1924. — 99. Ders.: Der morphogenetische Parallelismus der Chordaten und Anneliden. Mitteilung in der Sitzung der Leningrad. Ges. d. Naturforsch. März 1926. — 100. **Tannreuther:** The Embryology of *Bdello-drilus*. Journ. of Morphol. **26**. 1915. — 101. **Torrey:** The early Embryology of *Thalassema melitta*. Ann. of the Acad. of Science New York **14**. 1903. — 102. **Urbanowitsch:** O raswitii ciclopow. Warschawskija Universitetskija Iswestija Nr. 5 1885. — 103. **Vejdovsky, F.:** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888, 1890 u. 1892. — 104. **Vignier, C.:** Nouvelles études sur le plankton de la baie d'Alger. Ann. de science nat. (9) **13**. 1911. — 105. **Whitman, Ch.:** A contribution to the history of the germ-layers in *Clepsine*. Journ. of Morphol.

1. 1887. — 106. Ders.: The metamerism of *Olepsine*. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892. — 107. Wilson, E.: The germ bands of *Lumbricus*. Journ. of Morphol. 1. 1887. — 108. Ders.: The embryology of the Earthworm. Ibid. 3. 1889. — 109. Woltereck: Trochophora-Studien. Über die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelides bei den *Polygordius*-Arten der Nordsee. Zoologica H. 34. 1902. — 110. Ders.: Wurmkopf, Wurmru mpf und Trochophora. Zool. Anz. 28. 1904. — 111. Ders.: Zur Kopffrage der Anneliden. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. 15. 1915¹.

Buchstabenerklärung.

<i>aenz</i> , die einzelnen Zellen der peripheren Darmepithelanlage;	<i>osg</i> , Oberschlundganglion;
<i>bbg</i> , Bauchblutgefäß;	<i>pe</i> , primäres Ektoderm (Derivate des I., 2. und 3. Quartetts);
<i>D</i> , Dissepiment;	<i>Ph</i> , Pharynx;
<i>Dw</i> , Darmwand;	<i>pnph</i> , Protonephridien;
<i>dz</i> , Dotterzellen, passive Entodermzellen;	<i>S</i> , Solenocyt des Protonephridium;
<i>Ent</i> , Entoderm;	<i>spl</i> , Splanchnopleura;
<i>In</i> , Darmhöhle;	<i>St</i> , Stomodaeumanlage;
<i>iz</i> , aktive Entodermzellen;	<i>te</i> , teloblastisches oder sekundäres Ektoderm;
<i>mnph</i> , Metanephridien;	<i>TM</i> , Trochophoralmesoderm;
<i>MS</i> , Mesodermstreifen;	<i>Umz</i> , Urmesodermzelle;
<i>Mtm</i> , Metatrochophoralmesoderm;	<i>UGZ</i> , Urgeschlechtszelle.
<i>oea</i> , Ösophagusanlage;	

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Abb. 1. Horizontalschnitt (dem Eiäquator parallel) durch ein Ei von *Rhynchelmis limosella* im Stadium des Beginns der Bildung der Mesodermstreifen; diese sind am animalen Pol gelegen. Das primäre Ektoderm (*pe*), das Derivat der Mikromere des 1., 2. und 3. Quartetts, enthält feine Dotterkörnchen; das sekundäre Ektoderm (*te*), das Derivat der Teloblasten, ist dunkler gefärbt und enthält keinen Dotter; *Umz* = Urmesodermzelle (die Mesodermstreifen sind auf dem Schnitt nicht zu sehen).

Abb. 2. Ein gleicher Schnitt auf der Höhe der Mesodermstreifen (*MS*); die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie auf der vorhergehenden Abb.

Abb. 3. Ein gleicher Schnitt durch ein Ei von *Rhynchelmis* im Stadium der äquatorialen Lage der Mesodermstreifen. *Mtm* = segmentierte Anlagen der Somiten; *TM* = vordere Endgruppe der gleichartigen Mesodermzellen.

Abb. 4. Sagittalschnitt durch das Ei von *Rhynchelmis* im Stadium des Beginns der Aneinandernäherung der Mesodermstreifen auf der Ventralseite; der Schnitt geht seitlich rechts von der Achse der Ösophagusanlage (*oea*).

¹ Einige für meine Untersuchungen sehr wichtige Abhandlungen (aus den Jahren 1916—1920, teilweise auch später) sind in den Bibliotheken Leningrads nicht vorrätig und sind mir dadurch leider unzugänglich geblieben; so z. B. konnte ich mich nicht bekannt machen mit den Schriften HYMANS über Suszeptibilitätsgradient bei Oligochäten, einigen Ergebnissen von NAËF über Phylogeneese der Mollusken, BALTZERS Monographie der Echiuriden, HAMMARSTEN und RUNNSTROMS über Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken, und einigen anderen.

Abb. 5. Querschnitt durch die Oesophagusanlage (*oea*) in einem etwas späteren Stadium als die Abb. 4; *TM* = die paarige Anlage des trochophoralen Mesoderms; *BS* = ventraler Nervenstrang.

Abb. 6. Medialer Sagittalschnitt durch das Vorderende des Embryos von *Rhynchelmis sp.* im Stadium des Beginns der Krümmung des Embryos; *TM* = Trochophoralmesoderm; *osg* = oberes Schlundganglion; *oea* = innere Oesophagusanlage.

Tafel II.

Abb. 7. Medialer Sagittalschnitt durch das Vorderende des Embryos von *Rhynchelmis* in einem späteren Stadium als die Abb. 6.

Abb. 8. Querschnitt durch das Vorderende eines *Rhynchelmis*-Embryos auf der Höhe der Oesophagusanlage im Stadium der stark verlängerten, aber noch gekrümmten Körpergestalt; *bbg* = ventrale Blutgefäße des Vorderendes des Embryos; *TM* = Trochophoralmesoderm.

Abb. 9. Dasselbe Stadium, Sagittalschnitt.

Abb. 10. Ein gleicher Schnitt in einem etwas späteren Stadium.

Abb. 11. Frontalschnitt in einem noch späteren Stadium.

Tafel III.

Abb. 12. Schräg-sagittaler Schnitt durch ein Ei von *Limnodrilus hoffmeisteri* im Stadium des Beginns der Bildung der Mesodermstreifen (*MS*); *Umz* = Urmesodermzelle.

Abb. 13. Medialer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Limnodrilus newaënsis* vor dem Beginn der Krümmung des Körpers; *oea* = innere Oesophagusanlage; *TM* = Trochophoralmesoderm; *Mtm* = Metatrochophoralmesoderm; *St* = Stomodaeumzellen.

Abb. 14. Sagittalschnitt längs der Achse des Vorderabschnitts des Embryos von *Limnodrilus newaënsis* im Stadium der Krümmung des Körpers; *spl* = Splanchnopleura der metatrochophorellen Somiten.

Abb. 15. Dasselbe in einem etwas späteren Stadium.

Tafel IV.

Abb. 16. Sagittalschnitt längs der Achse des Vorderabschnitts des Embryos von *Limnodrilus newaënsis* im Stadium der gekrümmten und verlängerten Körpergestalt; *St* = Stomodaeumzellen; *oea* = innere Oesophagusanlage; *TM* = Trochophoralmesoderm.

Abb. 17. Horizontalschnitt durch ein Ei von *Rhynchelmis* im Stadium der äquatorialen Lage der Mesodermstreifen; es ist zu sehen der dem Vorderende am nächsten liegende Teil der Mesodermstreifen (*MS*) und ein Protonephridium (*pnph*).

Abb. 18. Querschnitt durch das Vorderende eines *Rhynchelmis*-Embryos im Stadium der Bildung der kompakten Oesophagusanlage; *pnph* = Ausführungsgang des Protonephridiums.

Abb. 19. Ein Teil des Frontalschnitts durch das Vorderende des sehr verlängerten *Rhynchelmis*-Embryos; *pnph* = Ausführungskanal des Protonephridiums im Querschnitt; *mnph* = die Anlagen der provisorischen Metanephridien des ersten und des zweiten Dissepiments.

Abb. 20. Ein Teil des auf Abb. 19 abgebildeten Schnitts bei stärkerer Vergrößerung.

Abb. 21. Schräg-frontaler Schnitt durch das Vorderende eines wurmförmigen *Rhynchelmis*-Embryos; es sind zu sehen die Teile der Schleifen der voll entwickelten provisorischen Metanephridien.

Tafel V.

Abb. 22. Schräg-sagittaler Schnitt durch das Vorderende eines Embryos von *Tubifex tubifex* im Stadium des Beginns der Krümmung des Körpers; *pnp.a*, *b* und *c* durch den Schnitt getroffene einzelne Teile der Protonephridialschleife (*pnp.a* = Anfangsteil, *pnp.c* = Teil des Ausführungsgangs).

Abb. 23. Schräg-tangentialer Schnitt durch das Vorderende eines *Tubifex*-Embryos, etwas jüngeres Stadium als auf Abb. 22.

Abb. 24. Sagittalschnitt durch ein Ei von *Limnodrilus hoffmeisteri* im Stadium des Beginns der Mesodermstreifenbildung (*MS*); *pnp* = Stammzelle des Protonephridiums.

Abb. 25 und 26. Sagittalschnitte durch einen *Rhynchelmis*-Embryo im Stadium der äquatorialen Lage der Mesodermstreifen; *oea* = kleine Entodermzellen, die später die Anlage des Oesophagus und die ersten peripheren Darmzellen bilden; *pe* = primäres Ektoderm.

Abb. 27. Sagittalschnitt durch einen *Rhynchelmis*-Embryo im Stadium der Bildung der Oesophagusanlage; *St* = Stomodaeumzellen; *oea* = innere Oesophagusanlage; *iz* = Entodermzellen, die die innere Oesophagusanlage bilden; *dz* = untätige große Entodermzelle; *aenz* = periphere Darmzellen.

Tafel VI.

Abb. 28. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines *Rhynchelmis*-Embryos im Stadium der wohlentwickelten Oesophagus- und Stomodaeumanlage (*oea*, *St*).

Abb. 29. Sagittalschnitt durch den Vorderabschnitt eines fast kugelförmigen Embryos von *Limnodrilus newaënsis*; *oea* = Entodermzellen der inneren Oesophagusanlage; *St* = Stomodaeumzellen.

Abb. 30. Ein gleicher Schnitt durch einen Embryo von *Limnodrilus hoffmeisteri*, etwas späteres Stadium.

Abb. 31. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines gekrümmten Embryos von *Limnodrilus newaënsis*; Buchstaben wie oben.

Abb. 32. Urgeschlechtszellen (*UGZ*) eines *Tubifex*-Embryos im Stadium des Beginns der Krümmung des Körpers (Sagittalschnitt); Urgeschlechtszellen liegen zwischen der Splanchnopleura (*spl*) und dem Entoderm, den Dissepimenten 9/10 und 10/11 gegenüber.

Tafel VII.

Abb. 33. Urgeschlechtszellen von *Limnodrilus hoffmeisteri* im Moment ihres Eindringens zwischen den Zellen der Splanchnopleura (*spl*); seitlicher Sagittalschnitt, Stadium des gekrümmten Embryos; *mnph* = erstes Paar Metanephridien.

Abb. 34. Seitlicher Sagittalschnitt durch den Embryo von *Limnodrilus newaënsis*; *UGZ* ♂ = männliche Urgeschlechtszelle im 9/10 Dissepiment; *UGZ* ♀ = weibliche Urgeschlechtszelle im 10/11 Dissepiment; *mnph* = zweites Paar der Metanephridien.

Abb. 35. Dasselbe von einem Embryo von *Limnodrilus hoffmeisteri*; im weiblichen (♀) Dissepiment hat sich die Urgeschlechtszelle dieser Seite in zwei geteilt; *spl* = Splanchnopleura.

Abb. 36. Seitlicher Sagittalschnitt durch den Embryo von *Limnodrilus hoffmeisteri*; das Eindringen der Urgeschlechtszelle ins 9/10-Dissepiment; *mnph* = zweites Paar Metanephridien.

Abb. 37. Plasmaeinschlüsse in einer männlichen Urgeschlechtszelle von *Limnodrilus hoffmeisteri*.