

Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwicklung nach dem »Nordsee-« und dem »Mittelmeertypus«.

I. Der für beide Typen gleichverlaufende Entwicklungsabschnitt:
vom Ei bis zum jüngsten Trochophora-Stadium.

Von

R. Woltereck,

Privatdozent in Leipzig.

Mit Tafel XXII und XXIII, einer Ausschlagtable und 11 Figuren im Text.

Eingegangen am 26. Mai 1904.

Einleitung.

Das Material für die Untersuchungen, von deren Resultaten im folgenden einiges kurz mitgeteilt werden soll, erhielt ich bei mehrfachem Aufenthalt in Neapel (*P. neapolitanus*) und auf Helgoland (*P. lacteus*) durch künstliche Befruchtung; die Laichzeit der ersteren Species fällt in die Monate März und April, die der letzteren in den August und September. Die Bearbeitung erforderte die Jahre 1902—04.

Den Beamten beider Stationen, insbesondere Herrn Dr. GAST in Neapel, bin ich für freundliche Unterstützung sehr zu Dank verpflichtet. Vor allem aber möchte ich auch hier mit ehrerbietigem Danke die Munifizienz der Königl. Preuß. Akademie der Wissenschaften erwähnen, welche mir die Materialbeschaffung (1902) ermöglichte.

Zur Orientierung über die beiden Typen der *Polygordius*-Entwicklung möge deren späterer Verlauf, über welchen ich früher¹⁾ berichtet habe, kurz skizziert werden.

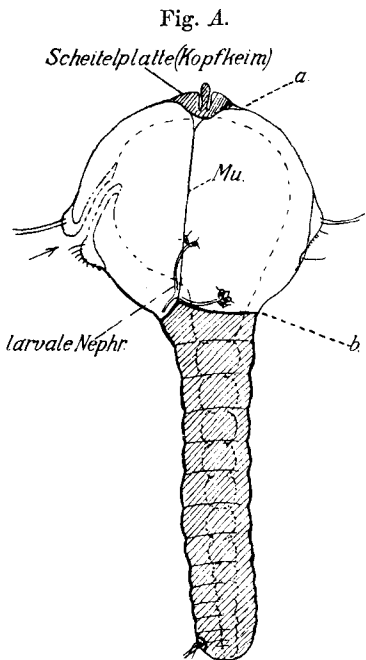
Bei der bekannten, von HATSCHKEK beschriebenen »LOVÉNSCHEN Larve« (Fig. A) entwickelt sich an der Unterseite ein frei hervorragender Zapfen, der zum Wurmrumpf auswächst, während die Larve

¹⁾ A. Trochophora-Studien I. Heft 34 der Zoologica. 1902.

B. Über zwei Entwicklungs-Typen der *Polygordius*-Larve. Verhandl. d. V. Internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901.

selbst (»Kopfblase« HATSCHEKS) schließlich mehr und mehr zusammenschumpft. Ich konnte zeigen¹⁾, daß die Larvenblase nicht zum Kopf (Prostomium) wird, sondern daß dieser aus der Scheitelplatte (Kopfkeim) hervorgeht, während der Rumpf aus einem zunächst präanalen, dann perianalen Rumpfkeim auswächst. Beide Keime gruppieren sich um ein Wimperorgan (Fig. C).

Ich nannte diese Larve Mittelmeerlarve im Gegensatz zu der bei Helgoland beobachteten Nordseelarve (Fig. B), bei welcher der



Mittelmeerlarve.
a, b vgl. Fig. D.

Rumpfkeim zu einem komplizierten Faltensystem innerhalb der Larvenhaut heranwächst. Bei dieser Larve²⁾ konnte außerdem ein erheblich abweichender Bau der Larvenorgane, besonders der total verschiedenen Nephridien, ferner des Nerven- und Muskelsystems beschrieben werden. Ich zeigte jedoch³⁾, daß die Anlage von Kopf- und Rumpfkeimen ursprünglich bei beiden Larven dieselbe sei (Fig. C), ferner, daß aus den die Entwicklung abschließenden, naturgemäß ganz verschieden verlaufenden Metamorphosen gleiche Resultate (Fig. D) hervorgehen, da der *P. lacteus* von Helgoland und der mediterrane *P. neapolitanus* sich bis ins Detail gleichen.

Es ergab sich nun die außerordentlich lockende Aufgabe, durch Aufzucht beider Larvenformen aus dem Ei die Entwicklungsvorgänge

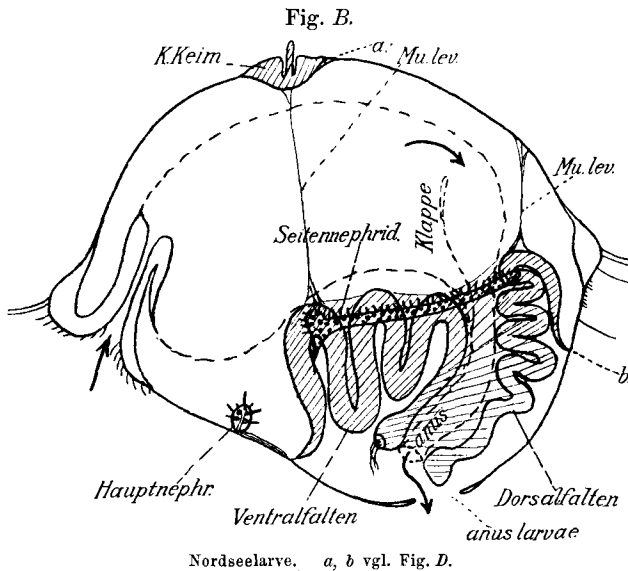
von Zelle zu Zelle zu verfolgen, den Punkt, an dem die Divergenz der Entwicklung einsetzt, festzustellen und von hier an die weiteren Vorgänge zu ergründen; eine Aufgabe, die der Mühe um so mehr zu lohnen schien, als bei der phylogenetischen Bedeutung der Cell lineage eine Untersuchung gerade der niedrigst organisierten Annelaten (»Archanneliden«) in dieser Beziehung wichtige Aufschlüsse versprach.

¹⁾ l. c. B.

²⁾ l. c. A.

³⁾ l. c. B.

Durch die Entdeckung eines Ctenophoren-ähnlichen Nervensystems¹⁾ war ja für die ursprüngliche Natur dieser Larven ein neuer Hinweis gefunden, der durch die (beim Nordsee-Typus) komplizierten Verhältnisse der Wurmanlage nur scheinbar entkräftet wird. Die größere Einfachheit in der (direkten) Entwicklung solcher Formen, bei denen das pelagische Larvenleben durch Brutpflege und reichliche Dotterversorgung des Eies zurücktritt, kann an sich nicht ursprünglich genannt werden, sobald wir als Ahnenform der gegliederten Tiere zuletzt doch pelagische Organismen postulieren wollen.



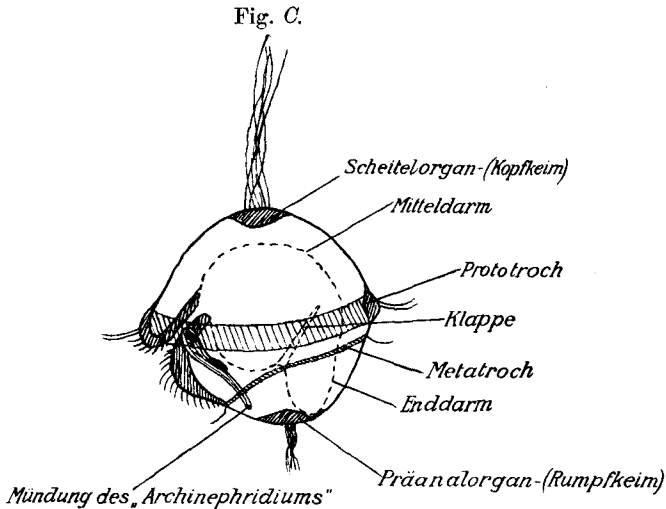
Im Verlaufe der Untersuchung haben sich nun eine Reihe überraschender Abweichungen von dem bisher Bekannten herausgestellt; und wenn auch das Material durch seine verhältnismäßige Seltenheit und durch die lange Zeit rein äquale Furchung ein schwieriges genannt werden muß, so zeigten sich doch alsbald mehrere wichtige Vorteile desselben:

1) ist das Ei durch den völligen Mangel an Dottersubstanz durchsichtig und liefert trotz seiner relativen Kleinheit außerordentlich klare Bilder, weil die Furchungshöhle geräumig bleibt;

2) plattet es sich nach dem 64-Zellstadium interpolär derartig ab, daß die Blastula aus zwei Parallelplatten (Fig. H), der animalen und der vegetativen, besteht, die durch Wimperzellen verbunden sind:

¹ l. c. A.

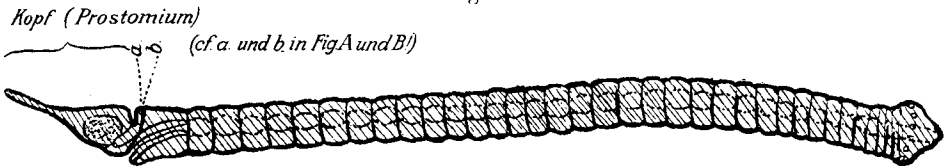
3) aber, und das ist das Wichtigste, ergab sich, daß der Ausbau der »formfertigen« Larve (mit dreiteiligem Darm, Nephridien usw.) aus der Blastula-Gastrula nicht wie üblich durch zahlreiche Zellvermehrung stattfindet, sondern nur durch Gestaltänderung und Lageänderung



Gemeinsames Ausgangsstadium des »Nordsee-« und »Mittelmeertypus« der *Polygordius*-Entwicklung.

der bereits in der Blastula vorliegenden Zellen der fünf Quartette sowie der neun Entomeren. Dadurch wird das Verhältnis der Trochophorateile zum Mosaik der Blastula ein absolut klares (s. Fig. 6 und 6 a [Deckblatt]), denn jede der ursprünglichen, funktionierenden Trochophorzellen liegt in der letzteren

Fig. D.



Gemeinsames Endstadium der Entwicklung der »Mittelmeer-« und »Nordseelarve«.

nicht nur potentiell, sondern faktisch bereits da und braucht nur an ihren Ort zu gelangen und die nötige Form anzunehmen. Bei der Organogenese anderer Anneliden haben wir es mit schwer oder gar nicht genau abgrenzbaren Keimbezirken zu tun, die aus den Zellen der Blastula durch zahlreiche Teilungen hervorgegangen sind. Solche Teilungen setzen bei der *Polygordius*-Larve erst geraume Zeit nach der Entstehung der Trochophora wieder ein, nachdem die Ernährung längere Zeit im Gange gewesen ist. Das ist wohl auch die Ursache

der Erscheinung: Die Blastomeren haben bei dem Mangel an Eidotter wohl noch die Fähigkeit, sich selbst gesetzmäßig umzulagern und zu einem freßfähigen Organismus umzubilden, aber sie erlangen die Möglichkeit der weiteren Teilung erst durch Betätigung dieser Fähigkeit, durch Zufuhr neuer Substanz von außen. Besonders interessant ist deshalb die schleunige Fertigstellung der resorbierenden Darmabschnitte aus den 9 Entomeren und 18 Zellen des 5. und 4. Quartetts der Blastula.

Im folgenden soll der Entwicklungsverlauf bis zur formfertigen Trochophora verfolgt werden, d. h. soweit als die Vorgänge für beide Entwicklungstypen (mit Ausnahme einer Teilung, s. S. 388) identisch sind.

Man kann den ganzen Entwicklungsgang der Archanneliden in vier natürliche Abschnitte zerlegen:

- I. Furchung bis exkl. Gastrulation.
- II. Umbau der »reifen Blastula« zur formfertigen Trochophora (Gastrulation und Bildung der Primäorgane).
- III. Ausbau der Trochophora bis exkl. Metamorphose.
- IV. Umbau der »reifen Trochophora« zum Annelid (Metamorphose).]

Dabei entsprechen sich I und III insofern, als in diesen Abschnitten auf Grund fortgesetzter Zellteilungen die eigentliche Weiterbildung des Keims vor sich geht; die Abschnitte II und IV dagegen verändern zwar den Organismus am eingreifendsten, aber lediglich durch »Umbau« des vorhandenen Materials, also ohne Zellvermehrung.

Vorliegende Mitteilung betrifft Abschnitt I und II (mit Ausschluß des 1. Quartetts); die Abschnitte III und IV (für beide Entwicklungsformen stark verschieden) waren Gegenstand der früheren Arbeiten (l. c. A und B). Über den Anfang des III. Abschnitts (Differenzierung des Rumpfkeims inkl. »Mesodermstreifen«) soll hier eine weitere Mitteilung folgen, an die sich später, als 2. Heft meiner Trochophora-Studien, eine erschöpfende Darstellung der Zellgenealogie beider *Polygordius*-Typen anschließen wird.

Abschnitt I: Furchung.

Der erste Teil der Entwicklung läßt sich wiederum in zwei Akte auseinander legen, nämlich:

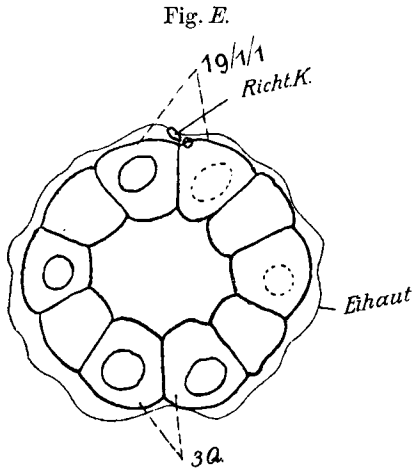
- a) embryonale Furchung bis zum 64-Zellstadium (schwimmende Larve),
- b) larvale Furchung bis zur fertigen Blastula.

Während nämlich die ersten sechs Teilungsschritte (Ei—2—4—8—16—32—64 Zellen) regulär durchgeführt werden, bewirkt die

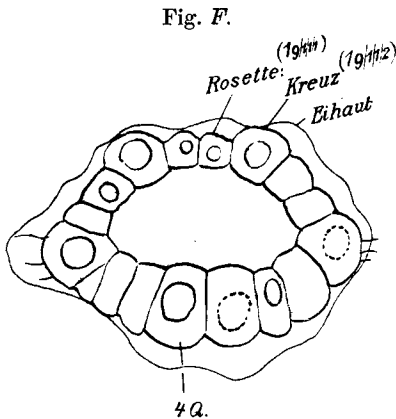
nun einsetzende Larvenorganisation, daß der siebente Teilungsschritt (64—128 Zellen) nicht mehr realisiert wird, weil einige Zellen, die 16 primären Wimperzellen, ungeteilt bleiben und die übrigen Zellen sich in sehr verschiedenem Tempo weiter teilen (vgl. die Tabelle).

Das gesamte Furchungsbild des *Polygordius*-Eies erhält sein Gepräge durch das Fehlen jedes eigentlichen Dotters, und demzufolge

die durchaus äquale Furchung: nicht nur die verschiedenen Quartette sind von gleicher Größe, sondern vor allem ist nicht wie üblich der *d*-Quadrant durch die Größe seiner Zellen ausgezeichnet. Die Furchung folgt zunächst dem Spiraltypus WILSONS, um frühzeitig in die radiäre und endlich die bilaterale Anordnung überzugehen.



Optischer Schnitt durch ein 32-Zellstadium.



Optischer Schnitt durch ein 64-Zellstadium.

a. Embryonale Furchung.

In der ersten Entwicklungsperiode (Ei bis 64 Zellen) finden wir keine prinzipielle Abweichung von der Furchung anderer dotterloser und äqual geteilter Annelideneier, wie sie z. B. von TREADWELL für *Po-darke*¹⁾ beschrieben wurde. Die Furchung verläuft zunächst (1—32 Zellen) schematisch nach dem Typus WILSONS, der denn auch diese Furchungsbilder als Beispiel in sein Lehrbuch über die Zelle aufgenommen hat (viel weiter ist die Entwicklung nicht

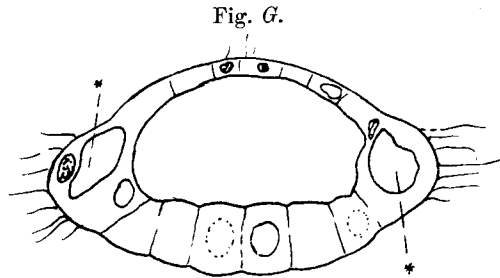
bekannt geworden). Ein optischer Schnitt durch ein solches Stadium zeigt die gleich großen Zellen um eine sphärische Furchungshöhle angeordnet (Fig. E). Nur an der Lage der Richtungskörper, die den

¹⁾ Journal of Morphology. Bd. 17.

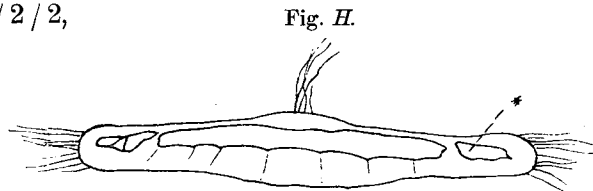
animalen Pol einnehmen, kann man das Ei orientieren. Die acht Teilungen, die in jedem Quadranten vom 32- bis 64-Zellstadium führen, weichen in einiger Hinsicht etwas von *Podarke* ab. Hier werden z. B. die Urwimperzellen früher gebildet (40—48 statt 48—56; vgl. die Tabelle). Ein

weiterer Unterschied liegt darin, daß bei *Podarke* die Zelle $2d/2/2$, die bei *Polygordius* von besonderer Bedeutung ist, durch ihr Rudimentärwerden das erste Kennzeichen für die Bilateralität abgibt; in unserm Falle ist es die ihr opponierte Zelle $2b/2/2$, welche durch ihre

Kleinheit als »landmark« auffällt. Ferner beginnt bei *Polygordius* schon jetzt die später so ausgeprägte interpolare Abplattung (Fig. F—H), und die Zellen des vegetativen Poles fangen an, die gegenüberliegenden durch ihren radiären Durchmesser erheblich zu überragen.



Optischer Schnitt durch eine Blastula von 76 Zellen.
* Saft Räume in den Wimperzellen.



Optischer Schnitt durch eine Blastula von etwa 112 Zellen (nach dem Leben). * Saft Räume in den Wimperzellen.

b. Larvale Furchung.

1. 64—112 Zellen (bis zum Aufhören der für alle Quadranten einheitlichen Teilungen)¹⁾.

Die Reihenfolge der nächsten Teilungen ist aus der beigegebenen Tabelle abzulesen. Während bei *Podarke* die Bilaterie bei der jetzt eintretenden vorzeitigen Teilung von $4d$ weiter bekräftigt wird, folgt bei *Polygordius* zunächst die Bildung des 5. Quartetts durch eine in allen Quadranten gleichmäßige äquale dextrope Zellteilung (Fig. 2). Die Anordnung der Zellen (Fig. 3) wird jetzt eine ausgesprochen radiäre, so daß man, zumal die Larve durch Wachstum der Wimperzellen die Form einer viereckigen Münze annimmt, ein recht über-

¹⁾ Bis hierher reicht die Tabelle.

sichtliches Bild gewinnt. Wir wollen die diagonal gelegenen Zellen als radiale bezeichnen, es sind die Zellen des 3. und 5. Quartetts. Interradial liegen dann die Zellen des 2. und 4. Quartetts sowie die Entomeren 5 *A* usw. Der wichtigste Unterschied zwischen den radialen und interradialen Zellen ist der, daß erstere, in die Gruppen *AB* und *CD* geschieden, sich verschieden weiter entwickeln, während die letzteren entwicklungsge- schichtlich in die Gruppen *ABC* und *D* zerfallen.

Es folgen Teilungen im 3. und 1. Quartett (Kreuzarme); darauf erst die bei *Podarke* bereits für 4 *d* antizipierte Teilung des ganzen 4. Quartetts, bei der nur manchmal 4 *d* etwas vorangeht. Ein bemerkenswerter Hinweis auf die Bilaterie findet sich jedoch nunmehr in der Teilung von 4 *a* und 4 *c*, die in gleicher Weise inäqual und außerdem oft schräg (aber nicht spiral, sondern bilateral schräg) ver- laufen (s. Fig. 3—6). 4 *d* und 4 *b* werden bilateral und äqual geteilt.

Weitere Benennung der Furchungszellen.

Bisher ließ sich ohne Schwierigkeiten die bequeme Benennung der ameri- kanischen Autoren (zuletzt von TREADWELL modifiziert) anwenden, wonach jedes Quartett¹⁾ seine Zahl als Vorzeichen (2 *d*, 4 *d*) und jede neue Zelle einen neuen Exponenten 1 oder 2 erhält (2 *d* zerfällt in 2 *d*/1 und 2 *d*/2), je nachdem sie dem oberen oder dem unteren Pol näher liegt als die Schwesterzelle. Die- selben Exponenten galten dann bei der Äquatorebene parallel gerichteten Mitosen auch für rechts und links zur Medianebene gelegene Zellen. Schon dadurch erhielten entsprechende Zellen verschiedene Formeln (3 *d*/2/1 rechts entspricht bei TREADWELL 3 *c*/1/2 links, bei unsrer Larve würden danach z. B. 3 *d*/2/2/2/1 und 3 *c*/2/1/1/2 als Nephridioblasten sich entsprechen). Für die *Polygordius*-Larve wächst die Schwierigkeit und Undeutlichkeit erheb- lich dadurch, daß zahlreiche, der Äquatorebene **und** der Medianebene parallel gerichtete Furchungen vorkommen, für die der Exponent 1 und 2 also eine dritte Lesart notwendig machen würde. Da nun manche späteren Teil- ungen noch dazu in ihrer Einstellung etwas schwanken, und z. B. eine Entschei- dung unmöglich machen, ob die Richtung nach vorn oder nach rechts oder nach unten überwiegt und den Exponenten bestimmt, so ist es das beste, die kurze Bezeichnung 1 und 2 ausschließlich für oben (animaler) und unten (vegetativer Pol) zu reservieren und im übrigen deutliche Abkürzungen wie ant, post, dext, sin, maj, min in die Formel einzusetzen. Dadurch erhalten auch entsprechende Zellen mehrerer Quadranten entsprechende Formeln und können zusammen erwähnt werden, z. B. 4 $\frac{a}{c}$ /maj. Die zwei Abkommen einer Zelle

¹⁾ Das Nomenklatur-Prinzip der Quartette wurde beibehalten, obwohl es eigentlich darin besteht, daß von den vier großen Zellen des vegetativen Pols eines 8-Zellners weitere Quartette von Kleinzellen abgegeben werden, die ebenso wie das erste Quartett (oberer Pol des 8-Zellners) nur als abgetrennte Teile der großen Entomeren erscheinen.

kann man zusammen nennen als z. B. $4 d / -$ für $4 d / \text{dext}$ und $4 d / \text{sin}$; die vier Einzelzellen als $4 d / - / -$ oder in diesem Beispiel als $4 d / - / \text{maj}$ und $4 d / - / \text{min}$. Die entsprechenden Zellen aller vier Quadranten können unter der Bezeichnung q zusammengefaßt werden.

Nach dieser Bezeichnungsweise zerfällt demnach (vgl. Fig. 3 und 4) $4 b$ in $4 b / \text{dext}$ und $4 b / \text{sin}$, $4 a$ in $4 a / \text{ant} (\text{maj})$ und $4 a / \text{post} (\text{min})$, endlich $4 d$ in $4 d / \text{dext}$ und $4 d / \text{sin}$.

Darauf folgen (nach einer Teilung im 1. Quartett) vier Teilungen im 2. Quartett, dessen 4 mal 4 Zellen jetzt auf je 8 vermehrt werden, und zwar erfolgen die Teilungen nach einem kombinierten spiralaradiären Furchungstypus (s. Fig. 3). Die typische Reihenfolge ist $2 q / 2 / 2$, $2 q / 2 / 1$, $2 q / 1 / 2$, $2 q / 1 / 1$, doch kommen Abweichungen vor.

Die nächste Teilung betrifft das 5. Quartett, dessen genau radiale Lage oben erwähnt wurde. Dementsprechend ist die Teilung der vier Zellen genau radiär gerichtet, d. h. die Teilungsebenen stehen tangential. Beinahe gleichzeitig teilen sich die gleichfalls radial gelegenen $3 q / 1$ in genau tangentialer Richtung, also senkrecht zu den vorigen.

Das Resultat dieser Vorgänge ist eine Sternfigur auf der vegetativen Fläche der Larve, welche mit der bekannten Figuration von Rosette und Kreuz auf dem animalen Pol viel Ähnlichkeit hat (vgl. Fig. 3 mit Fig. 1).

Die jetzt zum schärfsten Ausdruck gelangte radiäre Orientierung wird aber von der nächsten Teilung im Bereich des vegetativen Pols zerstört, indem die vier rautenförmig angeordneten Entomeren in rein bilateralem Sinne gefurcht werden. Die Produkte dieser Teilung liefern direkt die dorsalen und Seitenteile des Mittel- und Enddarmes, und diese Bestimmung erhält in der auffallenden Art der Furchung ihren deutlichen Ausdruck (Fig. 3 und 4). $5 B$ zerfällt in $5 B / \text{dext}$ und $5 B / \text{sin}$ (vordere Decke des Mitteldarmes); $5 \frac{A}{C}$ werden in $5 \frac{A}{C} / \text{ant}$ und $5 \frac{A}{C} / \text{post} (\text{min})$ ¹⁾ zerlegt (mittlere Decke und »Klappe« des Mitteldarmes); die hintere Zelle $5 D$ endlich zerfällt durch rein meridional gerichtete Teilung in $5 D / 2 (\text{min})$ und $5 D / 1 (\text{maj})$. (Nach einer weiteren Teilung der letzteren liefern die drei Zellen die Dorsalwand des hinteren Mittel- und des Enddarmes.)

Von jetzt an verlaufen die Furchungen häufig synchron und in etwas schwankender Reihenfolge, vor allem aber nicht mehr in allen Quadranten gleichmäßig, es sollen deshalb und auch der Übersicht-

¹⁾ Wie $4 \frac{C}{a} / \text{min}$ können auch diese Kleinzellen nach hinten außen gerichtet sein (Fig. 4).

lichkeit wegen die Quartette getrennt weiter behandelt werden. Die einheitliche, chronologische Tabelle konnte daher nicht weiter als bis hierher (112 Zellen) geführt werden.

2. Weiterentwicklung der Quartette bis zur fertigen Blastula.

Das 1. Quartett bildet, in der üblichen Weise in Rosette, Kreuz, Intermediärzellen und Trochoblasten zerlegt, die gesamte obere Fläche und die radialen Randteile der jetzt stark abgeplatteten Larve. Seine Geschichte, die in der Bildung des Kopfkeims kulminiert, bildet ein Kapitel für sich, das uns hier nicht beschäftigen soll.

Das 2. Quartett verließen wir auf dem Stadium von 8 Zellen in jedem Quadranten, die interradianal gelegen, alternierend mit den radialen $3q / - / -$, die Verbindung zwischen dem Äquator und der verdickten, aus $4q / -$, $5q / -$ und $5Q / -$ gebildeten Polscheibe (Darm-Rumpfkeim-Anlage) herstellen.

Am wichtigsten ist das Schicksal der dieser Anlage benachbarten Zellen $2q / 2 / 2 / 2$ und $2q / 2 / 2 / 1$.

Beide Zellen werden im a -, b - und c -Quadrant alsbald wieder geteilt, während in d keine weitere Teilung vor Fertigstellung der Trochophora erfolgt. Hier sind sie an der Bildung des Rumpfkeims beteiligt, in den andern drei Quadranten sind sie Schlundbildner.

Zuerst zerfallen die seitlichen $2 \frac{a}{c} / 2 / 2 / 2$ in eine vordere Groß- und eine hintere Kleinzelle. Dann folgen daneben $2 \frac{a}{c} / 2 / 2 / 1$, die umgekehrt in $2 \frac{a}{c} / 2 / 2 / 1 / \text{ant} (\text{min})$ und $/ \text{post} (\text{maj})$ zerlegt werden (Fig. 5). $2b / 2 / 2 / 1$ furcht sich dann genau radiär und äqual und endlich $2b / 2 / 2 / 2$ ebenfalls äqual, aber tangential (Fig. 5 und 6). Die letztere Teilung erfolgt häufig erst in der Trochophora.

Das 3. Quartett erleidet, seiner radialen Lage entsprechend, eine verschiedene Ausbildung in b und a (vorn) und c und d (hinten). Unterteilt bleiben während der uns beschäftigenden Periode die durch tangentialen Teilungen entstandenen acht Zellen $3q / 1 / -$, sie werden abgeflacht und breit (Fig. 4 usw.); ihr Schicksal in d und c wird uns noch beschäftigen.

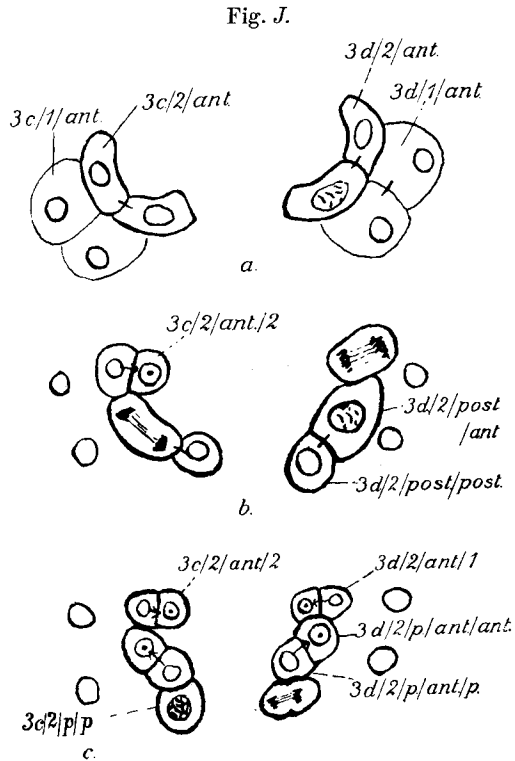
Eine einmalige Teilung machen durch die vier Zellen $3 \frac{a}{b} / 2 / \text{ant}$ und $/ \text{post}$, sie verläuft in radiärer Richtung und liefert vier äußere Groß- und vier innere Kleinzellen (Fig. 4). Die Großzellen werden Stomatoblasten, die Kleinzellen sinken ein und liegen als Mesenchymbildner an der Dorsalfläche des Larvenschlundes (Fig. 9, 12).

Ganz anders ist der Verlauf in den beiden hinteren Quadranten *d* und *c*, die sich ebenfalls unter sich zunächst ganz gleich verhalten (Textfig. *Ja-c*).

Es teilen sich zuerst $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post}$ in tangentialer Richtung in $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / \text{ant}$ (*maj*) und $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / \text{post}$ (*min*), sodann $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{ant}$ in radiärer Richtung in $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{ant} / 1$ und $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{ant} / 2$. Ein anfänglicher Größenunterschied (1 = *maj*) gleicht sich alsbald aus.

Dieses vordere Zellenpaar bleibt nur ungeteilt und geht in die Bildung des Schlundes ein; das hintere Zellenpaar dagegen unterliegt noch je einer Teilung, so daß schließlich jederseits vier Zellen daraus hervorgehen: zuerst zerfallert $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / \text{ant}$ in nochmals tangentialer Richtung in gleich große Tochterzellen, sodann werden $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / \text{post}$ ebenfalls äqual geteilt.

Die letztere Teilung fällt sehr oft schon in die Zeit der Gastrulation; ihre Produkte liefern die »Archinephridien«¹⁾ der Trochophora (siehe



Die Entstehung der je 6 Derivate von $3c/2$ und $3d/2$. Die Zellen sind in ihrem natürlichen Lageverhältnis (mit dem vorderen Rand nach oben) gezeichnet. Vgl. *a* mit Fig. 3, *b* mit Fig. 5, *c* mit Fig. 6. Fortsetzung siehe Fig. K.

¹⁾ Diese ursprünglich zweizelligen Nephridien (Fig. 11, 12) bilden das erste, bei beiden Larven gleichartige Exkretionsorgan. Sie werden dann von den bereits durch HATSCHKE und FRAIPONT (Mittelmeerlarve) und mich (Nordseelarve) beschriebenen Protonephridien abgelöst, die für beide Typen grundverschieden sind (Fig. A und B), und endlich (3.) durch die wiederum gleichartigen Annelid-Metanephridien ersetzt. Die neu entdeckte erste Generation bedarf einer besonderen Bezeichnung.

Anmerkung und S. 394). Sie entsprechen bemerkenswerterweise den Zellen » $3c/2/1/2$ « und » $3d/2/2/2$ «, welche von TREADWELL und TORREY¹⁾ als Bildner des »larval mesenchym« für *Podarke* und *Thalassema* beschrieben wurden. In unserm Falle ist es nicht ganz leicht, ihnen eine bestimmte Formel zu geben, weil sie in inkonstanter Richtung entstehen; doch läßt sich, wenn die Teilung noch im Blastulastadium erfolgt, eine tangential Richtung als die Regel konstatieren; die so entstehende Zelle $3\frac{c}{d}/2/post/post/ant$ liegt auch bei der Trochophora mundwärts und geht beim Einwandern ins Blastocöl voran (s. S. 394, Fig. 10).

Die Zellen $3d/2$ und $3c/2$ ergeben also je sechs Zellen: vorn ein Paar Einzelzellen (Stomatoblasten), dann ein Paar Urenkelzellen, deren vordere in den Rumpfkeim eintritt, während die zunächst hinten liegende das Hyposphärenepithel vor dem Rumpfkeim aufbaut; endlich zu hinterst ein zweites Paar Urenkelzellen (Archinephridioblasten).

Das 4. Quartett (4mal 2 Zellen) zeigt nur in d eine weitere Teilung; die drei andern Quadranten folgen erst bei über eine Woche alten Trochophoren nach. Die Zellen $4d/dext$ und $4d/sin$ geben nach hinten und außen je eine Kleinzelle ab, die neben die hinteren Nephridioblasten zu liegen kommen (Fig. 5).

Das 5. Quartett gleicht dem dritten in dem verschiedenen Verhalten der beiden vorderen von den hinteren Quadranten d und c .

Die beiden großen vorderen Zellen jederseits sind Mitteldarmbildner (Seitenwände), wobei die Zellen $5\frac{a}{b}/2$ sich alsbald dadurch bemerklich machen, daß aus ihnen die von mir früher beschriebenen dunklen »Amöbenzellen« des Darmes hervorgehen, deren Bedeutung vor allem in der Restauration des metamorphosierten Mitteldarmes beruht (Trochophora-Studien I. S. 69).

Hier findet sich der erste, noch unwesentliche Unterschied der Nordsee- von der Mittelmeerlarve, indem jene Zellen nur bei der ersteren bereits während der Gastrulation resp. Trochophorabildung sich teilen, was sich bei der Größe dieser Elemente durch den stärkeren Umfang des Mitteldarmes dieser Larve deutlich bemerkbar macht.

¹⁾ Anatom. Anzeiger. Bd. 21. S. 247. Es ist nicht unmöglich, daß es sich auch hier um Nephridien handelt. Die Untersuchung geschah an konserviertem Material, an solchem sieht man auch bei *Polygordius* nur zwei »Mesenchym«-Stränge. — Typische »Archinephridien« sah ich auch bei gezüchteten *Pomatoceros*-Larven; dieselben sind demnach kein Sonderbesitz der Archanneliden!

An den vier Zellen $5 \frac{a}{b} / -$ fällt weiterhin eine Lageverschiebung noch vor der Gastrulation auf, die sie aus der zunächst rein radialen (vom Pol aus divergierenden) in eine parallel-symmetrische und schließlich polwärts divergierende Stellung bringt. Der Anlaß dieser Bauplanänderung im bilateralen Sinne ist die stärkere Vermehrung im Bereich des 3. und 5. Quartetts der beiden hinteren Quadranten d und e (nicht, wie sonst üblich, in $\times 2 d = X \times$). Dadurch werden zunächst seitlich die Zellbezirke des 2. Quartetts in a und c nach vorn gedrückt, die nun ihrerseits einen Druck in der Richtung nach dem späteren Urmunde ausüben. Dieser zieht ja auch alsbald einen großen Teil der vegetativen Platte zur Bildung des Oesophagus und Stoma in sich hinein (s. Fig. 6—11).

Auch in $5 c / 2 / -$ und $5 d / 2 / -$ ist die stärkere Vermehrung gegenüber den vorderen Quadranten auffällig. Jede der vier Zellen teilt sich, $5 \frac{c}{d} / 2$ geben eine Kleinzelle nach vorn innen, $5 \frac{c}{d} / 1$ eine ebensolche nach hinten außen ab. Erstere tritt in Berührung mit den Kleinzellen der Entomeren B, C, D ; es entsteht ein sehr charakteristisches doppeltes Querband von im ganzen acht (mit $4 \frac{a}{e} / \text{min}$) kleinen Zellen; $5 \frac{c}{d} / 1 / 1$ (min) treten zu den Nephridioblasten und $4 d / - / \text{min}$ (Fig. 6).

Die acht Entomeren. Ich habe vermieden, von einem 6. Quartett zu sprechen, weil die Zellen $5 A$ bis $5 D$ in so sehr ungleichartiger Weise zerlegt werden (siehe S. 385 und S. 401). Wie sehr wir es hier mit einer rein bilateralen Anlage zu tun haben, illustriert weiter die Tatsache, daß die einzige Mitose, die vor Fertigstellung der Trochophora noch stattfindet, $5 D / 1$ (maj) in der Medianrichtung teilt, wodurch die Anlage der dorsalen Darmteile verlängert wird. Es entsteht eine vordere Kleinzelle, die das eben erwähnte Querband vervollständigt. —

Damit ist die Topographie der flachen Unterseite unsrer Blastula vollendet, soweit sie die aus dickeren Zellen gebildete Scheibe betrifft, welche Darm, Nephridien und Rumpfkeim unmittelbar aus sich heraus modelliert; weitere Teilungen sind nicht eher wieder zu registrieren, als bis das Gastrulastadium erreicht und überwunden ist, und die daraus hervorgehende Trochophora mehrere Tage lang Nährstoffe aufgenommen hat.

Die Zusammensetzung dieser verdickten vegetativen Polscheibe der »reifen« Blastula ist folgende:

Entomeren ($5 \frac{A}{B} / -$, $5 D / - / -$):	9 Zellen
5. Quartett ($5 \frac{a}{b} / -$, $5 \frac{c}{d} / - / -$):	12 Zellen (bei der Nordseelarve 14)
4. Quartett ($4 \frac{a}{b} / -$, $4 d / - / -$):	10 Zellen
3. Quartett ($3 \frac{a}{b} / 2 / -$, $3 \frac{c}{d} / 2 / - / -$):	20 Zellen
2. Quartett ($2 \frac{a}{b} / 2 / 2 / - / -$, $2 d / 2 / 2 / -$):	14 Zellen
	65 Zellen (bei der Nordseelarve 67)

Dazu kommt noch die dünnzellige Umgebung dieser Polscheibe, bestehend aus weiteren

. 26 bis 30	- des 2. Quartetts
und endlich 8	- des 3. Quartetts ($3 q / 1 / -$),

so daß die Gesamtheit der vegetativen Blastulahälfte etwa 103 Zellen ausmacht.

Abschnitt II: Umbau der Blastula zur Gastrula und formfertigen Trochophora.

Beide Vorgänge gehen ohne Grenze ineinander über und sind gemeinsam charakterisiert durch das Fehlen der Zellteilungen während ihres Verlaufes.

a. Die Gastrulation (s. Textfig. L und Fig. 6 und 7)

wird bei der blattartig abgeflachten Larve eingeleitet durch ein Einsinken des in den Kleinzellen $5 D / 2$ und $5 D / 1 / 2$ gegebenen Zentrums und durch gleichzeitiges Vorwachsen der großen Zellen $4 \frac{a}{c} / maj$ nach der Medianlinie zu. Ihnen schließen sich die Zellen $5 \frac{a}{b} / -$, $5 \frac{c}{d} / - / -$ an, so daß jederseits neben den jetzt sämtlich einsinkenden neun Entomeren eine Längskolonie gebildet wird (Fig. 7). Die so entstehende Gastrulationsrinne wird durch die Paare $4 b / -$ vorn und $4 d / - / maj$ hinten abgeschlossen.

Da diese beiden Zellpaare einerseits den Anfang des Mitteldarmes, andererseits den larvalen Abschluß des Enddarmes liefern, so bedeutet

diese Rinne, daß der primäre Blastoporus der ventralen Medianlinie des gesamten Mittel- und Enddarmes entspricht, ein Befund, auf dessen theoretische Bedeutung zurückzukommen sein wird.

Durch weitere Annäherung von $4a/maj$ und $4c/maj$ erhält die Gastrulationsrinne alsbald Sanduhrform (Fig. 7); nach Vereinigung beider Zellen wird der Blastoporus in zwei getrennte Teile geteilt. Die vordere Öffnung können wir als Prostoma bezeichnen, sie persistiert zeitlebens als Mitteldarmeingang (Fig. 12), die hintere Öffnung¹⁾ bleibt nicht als After bestehen, sondern schließt sich binnen kurzem dadurch, daß die vier Zellen $5\frac{c}{d}/1/2(maj)$ und $5\frac{c}{d}/1/1(min)$ sich zur Vorderwand des Enddarmes vereinigen, der mit seinem zunächst blinden Ende mit $4d/-/maj$ in Berührung bleibt (Fig. 7—9).

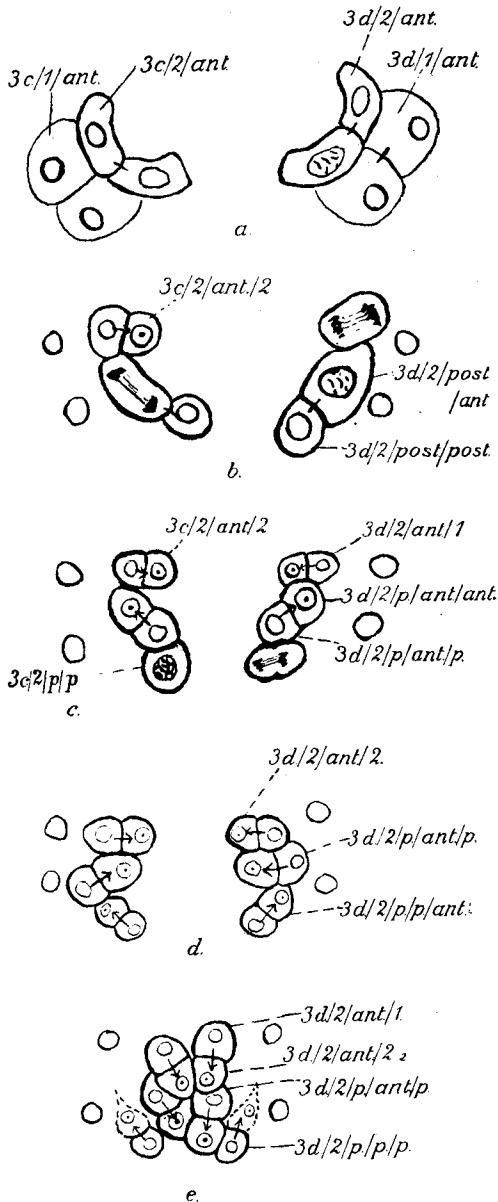
b. Verschuß der ventralen Larvenwand.

Noch bevor diese Vereinigung erfolgt, geschieht etwas Merkwürdiges: jederseits der geschilderten Blastoporusrinne hat sich eine zweite Zellkolonne erhoben, die ebenfalls nach innen zu, und zwar über die einsinkenden Blastoporusränder hinweg, zusammenstreben (Fig. 7). Es sind, von vorn nach hinten gezählt, die Zellen $2\frac{a}{c}/2/2/2/ant(maj)$ und $/post(min)$, dann $3\frac{c}{d}/2/ant/2$ und endlich $3\frac{c}{d}/2/post/ant/ant$. Diese letzteren Zellen haben, seit wir sie bei ihrer Bildung betrachteten, eine eigentümliche Drehung gemacht, deren Verlauf aus umstehender Skizze Fig. K und Fig. 6—8 erhellt.

Während nun der eigentliche, innere Blastoporus sich im Bereich der Zellen $5\frac{a}{b}/2$, $4\frac{a}{c}/maj$ und $5\frac{c}{d}/1/-$ schließt, treffen diese »äußeren Längskolonnen« in der Medianebene über der Schlußlinie zusammen, zuerst $3\frac{c}{d}/2/ant/2$, dann das kleine Zellpaar vor ihnen $2\frac{a}{c}/2/2/2/post(min)$, endlich die hinter ihnen gelegenen Zellen $3\frac{c}{d}/2/post/ant/ant$. Die Großzellen $2\frac{a}{c}/2/2/2/ant$ treffen sich nicht, sondern bleiben als Seitenzellen des Oesophagus getrennt. In ihnen findet, während sie einsinken, die einzige, stets während dieses Entwicklungsabschnittes verlaufende Mitose statt (Fig. 8, 9).

1) Solange sie geöffnet ist, gibt es ein Bild, das auffallend an die phylogenetische Vorstellung erinnert, die man sich von der Sonderung einer schlitzförmigen Urdarmöffnung in Mund und After machen kann. Der Anlaß der Einschnürung würde in der Lokalisierung der Nahrungszu- und abfuhr gegeben sein, wie sie sich auch bei einer kriechenden *Lampetia* etwa ausbilden muß. Die *Polygordius*-Larve ist auf diesem Stadium abgeplattet, wie es auch jene (Ctenoplanea-Turbellarien-artige?) Übergangsform gewesen sein muß.

Fig. K.



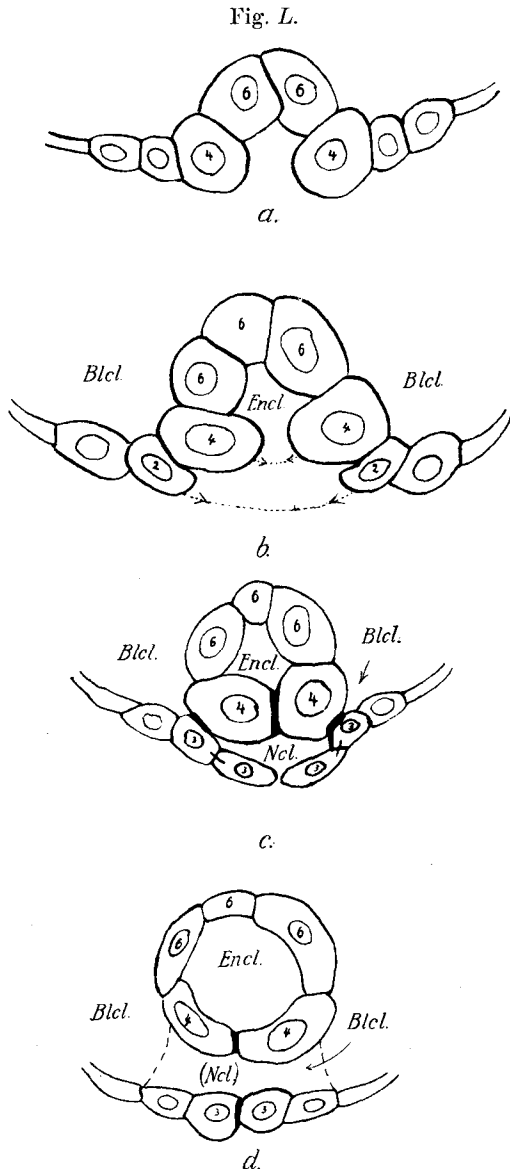
Verschiebungen der Zellen des 3. Quartetts im c- und d-Quadrant. a-c vor der Gastrulation, d während derselben (vgl. Fig. 7 und 8), e nach Schluß der ventralen Larvenwand (vgl. Fig. 10).

Die Teilung ist bemerkenswert, weil aus diesen Seitenzellen des Schlundes die taschenförmigen Mundkeime des Wurmes hervorgehen (Trochoph.-Studien I. S. 62).

Am wichtigsten ist aber das Verhalten der Zellen des 3. Quartetts, die über dem einsinkenden Enddarmteil des Blastoporus eine neue Wandung herstellen. Zwischen dieser Wandung und dem einsinkenden Darm (von

$4 \frac{a}{c} / \text{maj an}$) entsteht ein besonderer Raum, der zwar alsbald, wenn der Darmkanal sich von der Larvenwand abhebt, mit dem Blastocöl verschmilzt, aber zunächst für sich abgeschlossen ist (Fig. L). Es würde sonst das Blastocöl vorübergehend mit der Außenwelt kommunizieren, ein Verhalten, das merkwürdigerweise vorkommt, aber wohl nur bei anormalen Larven. Immerhin wurde eine Lösung des Entodermschlauchs vor Schluß des $3 \frac{c}{d}$ -Daches in der Tat einige Male beobachtet. Diese Höhlung zwischen »innerem« und »äußerem« Blastoporus,

die bei der Entfaltung des Rumpfkeims und der Bildung des »anus larvae« (Trochophora-Studien I. S. 13) eine Rolle spielt, möge vorläufig als »Neocöl« bezeichnet werden. Die Wandung über ihr wird geschlossen, wenn $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / \text{ant} / \text{ant}$ von vorn her sich mit $4 \frac{d}{-} / \text{maj}$ zum Rumpfkeim vereinigen. Dazu müssen diese Zellen im ganzen eine Drehung von über 180 Grad ausführen (Fig. 6—10 und K), so daß ihre Schwesterzellen ($/ \text{post}$) nunmehr vor ihnen liegen (ventrale Hyposphäre). Das vordere Zellpaar $3 \frac{d}{2} / \text{ant} / -$ schwenkt im rechten Winkel ein (Fig. 8 und 10), um in der Bildung der voluminösen »Unterlippe« des Larvenmundes aufzugehen. Jetzt erst tritt hier ein Unterschied im c - und d -Quadrant zutage, indem die Rumpfkeimzelle des ersteren etwas vor die des letzteren rückt. Vor allem aber bildet sich auf $3 \frac{d}{2} / \text{post} / \text{ant} / \text{ant}$ ein



Optische Frontalschnitte im Bereich der Zellen $4 \frac{a}{c} / \text{maj}$ während und nach der Gastrulation. *a* erstes Stadium der Gastrulationsriene. *b* kurz vor Vereinigung der Zellen $4 \frac{a}{c} / \text{maj}$ (vgl. Fig. 7). Die neben diesen Zellen gelegenen $2 \frac{c}{a} / 2 / 2 / \text{post}$ gehören den »äußeren Längskolonnen« (S. 391) an, die unterhalb des Darmverschlusses zusammenstreben. *c* Darm geschlossen, Larvenwand im Bereich der Zellen $4 \frac{a}{c} / \text{maj}$, neben denen jetzt $3 \frac{c}{d}$ -Zellen liegen, noch nicht ganz (vgl. Fig. 8). *Ncl* »Neocöl«, *Blcl* Blastocöl, *Encl* Enterocöl. *d* der Darm hat sich von der geschlossenen Larvenwand abgehoben. Blastocöl und Neocöl vereinigt.

Wimperbüschel aus (Fig. 11, 12), welches bis zuletzt das Zentrum des Rumpfkeims bildet, ebenso wie der Kopfkeim sich um ein ähnliches Organ der Scheitelplatte gruppiert. Der Wimperschopf, aus einem dichten Kranze langer und feiner Cilien gebildet, liegt stets rechts neben dem halbmondförmigen, excentrischen Kern (Fig. 11).

c. Bildung der Archinephridien.

Den auffallendsten morphologisch-histologischen Unterschied zwischen dem Nordsee- und dem Mittelmeertypus der *Polygordius*-Larve bieten ihre (Proto-)Nephridien dar. Bei der HATSCHESKESCHEN Form findet sich jederseits ein zweiseitenkliger Kanal, der in zwei Gruppen von einzelligen, mit mehreren »Nephridialtuben«¹⁾ besetzten Köpfchen endet. Die vordere Gruppe ist dem senkrecht das Blastocöl durchsetzenden Rückziehmuskel der Scheitelplatte frei angeheftet, die hintere liegt seitlich der Rumpfansatzlinie auf (Fig. A). Die Nordseelarve besitzt, der ventralen Hyposphäre angeheftet, zwei »Hauptnephridien«: eiförmige Köpfchen mit ebensoviel Tuben als Kernen. Außerdem liegen zwei bandförmige, aus sehr zahlreichen Zellen bestehende »Seitennephridien« auf der Kante der ersten Rumpffalte (Fig. B).

Trotzdem besitzen beide Larven als ganz junge Trochophoren genau identische Exkretionsorgane, die »Archinephridien«, ebenso wie die später resultierenden Anneliden gleichgebauten Metanephridien aufweisen.

Wie erwähnt, sind es die beiden Zellpaare $3 \frac{c}{d} / 2 / \text{post} / -$ (Fig. K, 10), welche in die Tiefe rücken. Zunächst dringt gleich nach vollendetem Abschluß der Bauchwandung von der vorderen Zelle jederseits ein dünner Fortsatz in das Blastocöl und heftet sich an den Schlundseiten an. Ähnlich wie der Zelleib eines Rhizopoden seinem fixierten Pseudopodium folgt, gelangt die Zelle selbst (an dem vorgestreckten Fortsatz »gleitend«) an ihren Bestimmungsort, den Schlund, und zieht dabei die Schwesterzelle nach, die nun zu ihrem strangförmigen Ausführungsgang wird. Gleichzeitig fast tritt eine kräftige, nach außen gerichtete Wimperung im Innern der beiden Zellen auf²⁾; der äußerst feine Exkretionsporus liegt jederseits am Vorderrand der bandartig verlängerten Zellen $4 d / - / \text{min}$, welche

¹⁾ l. c. A. vgl. »Solenocyten« (GOODRICH).

²⁾ Die beiden Archinephridien sind meist alternierend in Tätigkeit; der dünne, einzellige Strang gerät dabei in schütternde Bewegung.

die Verbindung zwischen den oft weit seitlich abgerückten Nephridialzellen und den Zellen des präanaln Rumpfkeims herstellen (Fig. 11). Bei der späteren Weiterentwicklung zu den Protonephridien der Larve werden wir zunächst dieses Zellpaar beteiligt sehen.

d. Bildung des Stomodäums.

Der breit schlitzförmige Mund der ausgebildeten Larven geht sowohl in das äußere Epithel (des Intertrochalraums) als auch in den Schlund allmählich über, so daß man kaum eine scharfe Grenze zwischen Stomatoblasten und Oesophagoblasten (EISIG) ziehen kann. In ziemlich schnellem Tempo sinkt der als Prostoma zu bezeichnende Blastoporusrest ein, indem er trichterförmig die umliegenden und zum Teil weit abliegenden Zellen nach sich zieht. Es sind das: die (je zwei) großen Zellen des 3. Quartetts in a und b^1), die (je vier) Descendenten von $2b/2/2$, $2a/2/2$ und $2c/2/2$, ferner die vorderen Zellen der Paare $3\frac{c}{d}/1/-$, endlich, wie bereits erwähnt, die Zellpaare $3\frac{c}{d}/2/ant/-$ (vgl. Fig. 8—10).

Diese sechs Angehörigen des 3. Quartetts stellen hauptsächlich die polsterartige, wimpernde »Unterlippe« des Larvenmundes her (s. Fig. 6 b).

e. Bildung des Mittel- und Enddarmes.

Die fertige Darmplatte der Blastula wurde oben beschrieben, es sind 9 Abkömmlinge der 4 Entomeren $5Q$, 6 Zellen $4\frac{a}{b}/-$ und 12 , bzw. bei der Nordseelarve 14 Zellen $5q/—/—$, insgesamt also 27 (29) »Entodermzellen«, die sich nun ohne weitere Teilung in den Darm umwandeln.

Wir haben auch die Darmbildung bis zum Schluß der Blastoporusrinne verfolgt und gesehen, daß der vorn offen bleibende Darmschlauch begann, sich von der neuentstandenen Ventralfläche der Larve loszulösen.

Die miteinander verlötenden Entodermzellen sind: vorn, das Prostoma umfassend, $5\frac{a}{b}/2^2$), dahinter $4\frac{a}{c}/maj$, während die zugehörigen Kleinzellen dorsad aufrücken, dann $5\frac{c}{d}/1/2(maj)$ und endlich $5\frac{c}{d}/1/1(min)$.

¹) Die zugehörigen Kleinzellen bilden Mesenchym (s. S. 386, Fig. 9, 12).

²) Diese beiden Zellen werden alsbald, durch eine Verbreiterung von $4a/maj$ nach vorn, voneinander getrennt.

Dorsal verlöten nachträglich die Zellen $5 \frac{c}{d} / 2 / 1$ (maj), weil bei der gleich zu schildernden Einbiegung des Darmes die Zellreihe $5 D / - / -$, deren letztes Glied zwischen ihnen seinen Platz hatte, nach oben (vorn) rückt. Die Zellen bilden mit den jetzt vor ihnen liegenden $5 \frac{c}{d} / 1 / 1$ (min) den hinteren Abschluß des Darmrohrs (Fig. 9, 12). Sie berühren die Larvenwandung an der Innenseite von $4 d / - / maj$, die also auf diesem Stadium den Darmausgang verschließen.

Die Abhebung des Entodermrohrs von der Larvenwand beginnt in der Mitte — beide Enden sind ja dauernd fixiert — im Bereich der großen Zellen $4 \frac{a}{c} / maj$. Damit ist, eine ventral konkave Durchbiegung des Rohrs vorgezeichnet; diese führt alsbald in die rechtwinkelige Knickung über, welche dauernd das Lageverhältnis von Mitteldarm und Enddarm bezeichnet. Die Scheitelzellen der Biegung sind zunächst die beiden Kleinzellen von $5 D$, welche von vornherein beim Eindringen ins Blastocöl vorangingen.

Bald nach der Abhebung beginnt eine starke Formänderung der bisher mehr oder weniger kubischen Zellen, sie werden zu dünnen, aber ziemlich festen, gekrümmten Lamellen (Kugelschalen). Dadurch wird der Mitteldarm zu einem kugelförmigen Sack, an den sich der konisch geformte Enddarm im rechten Winkel anschließt. Während der erstere die Längsrichtung der Gastrulationsrinne beibehält, wird der Enddarm senkrecht zur Längsachse eingestellt (Fig. 12).

Die Bildner des Mitteldarmes sind, auf die Regionen verteilt: vorn oben $4 b / -$; vorn unten $4 a / maj$, dahinter $4 c / maj$; seitlich die beiden Paare ¹⁾ $5 a / -$ und $5 b / -$; obere Mitte $5 B / -$, dahinter $5 C / maj$ und $5 A / maj$, zuletzt $5 D / 2$.

Die Grenze zwischen beiden Darmabschnitten (»Klappe«) bilden die Kleinzellen: $4 \frac{a}{c} / min$, $5 \frac{A}{B} / min$, $5 \frac{c}{d} / 2 / 2$ (min) und $5 D / 1 / 2$ (min); auch $4 c / maj$ ist an der Bildung der Klappe beteiligt.

Den Enddarm endlich setzen zusammen: vorn $5 \frac{c}{d} / 1 / 2$ (maj) und $/ 1$ (min); seitlich $5 \frac{c}{d} / 2 / 1$ (maj); hinten $5 D / 1 / 1$ (maj); den Abschluß und gleichzeitig die Verbindung mit der Larvenwand liefern

¹⁾ Die Zellen $5 \frac{a}{c} / 2$ sind bei der Nordseelarve in zwei große Zellen geteilt (vgl. oben S. 388).

4 d / — / maj. Ein Vergleich der Abbildungen 6, 7, 9, 12 wird die Darmverhältnisse am besten veranschaulichen.

Es wurde schon erwähnt, daß der Darm auf diesem Stadium — aus 27 bzw. 29 Zellen zusammengesetzt — geraume Zeit stehen bleibt und nur mit fortschreitender Nahrungsaufnahme an Volum zunimmt. Besonders bei der Nordseelarve füllt der kuglige Magen die Larve dann beinahe ganz aus, auch der Enddarm wird stark aufgetrieben, bis zwischen und bereits etwas hinter den Zellen 4 d / dext / maj und 4 d sin / maj der After durchbricht (Fig. 11).

f. Rumpfkern und Hyosphäre.

In diese Zeit vor dem Auftreten neuer Mitosen — man kann in cytologischer Hinsicht von einem »Ruhestadium«, sonst aber besser von einem »Freßstadium« sprechen — fällt die Fertigstellung des präanal Rumpfkernes. Wir verließen dieses Gebilde, als nach Abschluß der Gastrulation die $3 \frac{c}{d}$ -Zellen vor dem Enddarmansatz (4 d / — / maj) zusammenwuchsen und auf 3 d / 2 / post / ant / ant ein Wimperschopf entstand.

Jetzt geschieht etwas Überraschendes: Die Zelle 2 d / 2 / 2 / 2 begibt sich auf die Wanderschaft, gleitet über 4 d / dext / maj weg und legt sich der Wimperschopfzelle von der rechten Seite her an (Fig. 10 und 11). Sie zeigt dabei wechselnde, amöboide Formen, und man kann kaum umhin, anzunehmen, daß sie von jener — jetzt tätigen — Zelle angezogen wird.

Die Zelle 3 c / 2 / post / ant / ant wird durch 2 d / 2 / 2 / 2 etwas weiter nach dem Munde zu vorgeschoben, so daß der Rumpfkern, dessen Zellen durch ihre Dicke von den umliegenden sich deutlich absetzen, folgendes charakteristische Bild darbietet (Fig. 11): Rechts vorn die genannte 3 c-Zelle, hinter ihr 2 d / 2 / 2 / 2, links neben beiden die Wimperschopfzelle. Hinter dieser Zellgruppe liegen die ebenfalls zum Rumpfkern gehörigen 4 d-Großzellen, während sie von den 4 d-Kleinzellen flankiert wird, die ihrerseits zu den Archinephridien hinleiten. Vor dem Rumpfkern liegen die großen flachen Zellen $3 \frac{c}{d} / 2 / post / ant / post$, die den größten Teil der ventralen Hyosphäre bilden.

Rechts und links neben dem Rumpfkern folgen noch einige wenige flache Zellen: rechts 2 d / 2 / 1 / 1 / 2, links 2 d / 1 / 2 / 2, deren Schicksal uns noch — bei der späteren Weiterbildung des Rumpfkerns — beschäftigen wird. Außerhalb dieser beiden Zellen

folgen dann rechts $3c/1/post$ und links $3d/1/post$ als ebenfalls bandförmige, aber schmalere und etwas dickere Zellen; aus ihnen geht der Hauptteil des Metatrochs hervor, während ihre Schwesterzellen $3\frac{e}{d}/1/ant$ bereits in die Bildung der »Unterlippe« mit aufgenommen sind (vgl. Fig. 10 und 11).

Zwischen den beiden Metatrochoblasten und den Wimperzellen der Prototroch-Anlage liegen jederseits drei Descendenten von $2a/2/1$ (links) und $2c/1/2$ (rechts).

Wenn wir endlich hinzufügen, daß der hintere Abschnitt der Hyposphäre von $2d/2/1/1/1$ (rechts) und $2d/1/2/1$ (links) und dahinter $2d/1/1/2/dext$ und $/sin$ gebildet wird, während $2d/2/2/1$ und $2d/2/1/2$ dem durchbrechenden After von hinten anliegen, so ist die Zusammensetzung der Hyposphäre unsrer jungen Trochophora völlig erschöpft, mehr Zellen sind hier auf diesem Stadium niemals vorhanden. Auch diese Zellen außerhalb des Rumpfkeims treten erst nach dem 6. bis 7. Tage in eine neue Teilungsperiode ein, die in $2d/1/2/2$ beginnt, während im Rumpfkeim selbst $2d/2/2$ und $4d/sin/maj$ und im Darm $5\frac{A}{C}/min$ zuerst geteilt werden.

Damit wird aber bereits ein Entwicklungsstadium berührt, in welchem die Divergenz der beiden Larventypen ihren Anfang nimmt; der II. Hauptabschnitt der Ontogenese ist somit abgeschlossen.

Schluß und Zusammenfassung.

Die *Polygordius*-Entwicklung bis zu diesem kritischen Punkt betrachtet, ergibt unter anderem folgendes:

Erstens erlaubt das Objekt eine Stufe tiefer, als es bisher möglich war, in die praktische (d. h. nicht causaltheoretische) Analyse der Organbildung einzudringen, da jede Zelle des funktionierenden Organismus, wie für Darm, Exkretionsorgane und Hyposphäre hier kurz ausgeführt wurde, mit einer bestimmten Zelle der Blastulaplatte identifiziert werden kann. Dadurch kann die Umlagerung und Formwandlung aller Elemente restlos aufgedeckt werden; die praktische Analyse des Prozesses der Gastrulation und der Bildung der primären funktionierenden Organe wird somit eine erschöpfende sein können (soweit sie das — allein zugängliche — äußere Verhalten der als Bausteine gegebenen Blastomeren betrifft).

In andern Fällen müssen wir uns entweder darauf beschränken, die Organe auf die Zellschichten des Embryos (Keimblätter) zurück-

zuführen, oder auf Primitivanlagen von mehr oder weniger bestimmter Provenienz. Im besten Falle erkennen wir, wie das Organ aus Zellgruppen bekannter Abstammung heranwächst, wobei eine im einzelnen nicht verfolgbare Vermehrung der Anlagezellen als ein wichtiger Faktor der Organbildung die Regel ist.

Bei den *Polygordius*-Larven ist dieser Faktor der Organbildung, die gleichzeitige Zellvermehrung, eine Weile ganz ausgeschaltet, indem die Zellen des Blastulamosaiks, deren Herkunft genau erkannt wurde, selbst zu Organzellen umgelagert und ummodelliert werden. Wir kennen daher in diesem Falle die Formel jeder funktionierenden Organzelle, wie wir sonst die Formeln der Blastula- oder Anlagezellen kennen.

Zweitens ergab sich eine in verschiedener Beziehung vom bisher Bekannten abweichende Entwicklungsform, und zwar sind die ontogenetischen Besonderheiten der Archanneliden, wie a. a. O. des näheren ausgeführt werden soll, von besonderem historischen Interesse, das durch den primitiven Charakter der Tiere und ihrer histologisch an Ctenophoren-Verhältnisse¹⁾ sich anlehnenden Larven verstärkt wird. Es handelt sich ja auch um nichts geringeres als um die Frage der Herkunft bilateraler und gegliederter Tiere von radiär gebauten und pelagischen Organismen.

Es mag auch hier darauf hingewiesen werden, daß solche Fragen der »Historie« sich nicht zu sehr auf Einzelheiten (Identifizierung von Furchungszellen, phyletische Valenz der Protoblasten usw.) zuspitzen dürfen, fruchtbar ist nur die Vergleichung der allgemeineren Entwicklungscharaktere.

Die Embryonalentwicklung wird durch folgende Besonderheiten charakterisiert:

Die Zellen des *D*-Quadranten zeigen keinen Größenunterschied gegenüber den andern.

Die anfänglich spirale Furchung wird frühzeitig auch auf der vegetativen Hälfte radiär, darauf exquisit bilateral-symmetrisch. Vom Eintritt der radiären Furchung an wird die Larve interpolar abgeplattet.

Der Blastoporus umfaßt das gesamte Entoderm »der Länge nach«, sein Verschlüß liefert das Prostoma und die Bauchfläche von Mittel- und Enddarm; zunächst wird er durch Concreescenz der großen seit-

¹⁾ l. c. A.

lichen Zellen ($4a/maj$ und $4c/maj$) in einen zuführenden und ausführenden Abschnitt (»Urafter«?) zerlegt. Über dem geschlossen einsinkenden Darmende vereinigen sich die seitlichen Zellen (Derivate von $3c$ und $3d$) zur ventralen Larvenwand.

Zwei von diesen Zellen wandern jederseits zur Bildung der primitiven Exkretionsorgane (Archinephridien) ein, die später von den sekundären Larven-, endlich von den tertiären Annelidnephridien abgelöst werden.

Endlich zeigte sich eine wichtige Besonderheit in der Anlage des Rumpfectoderms, das bei den andern Anneliden lediglich aus $2d$ (X , Somatoblast) bei *Capitella* von EISIG¹⁾ aus $2d$ und $4d$ hergeleitet wird.

Der Rumpfkeim²⁾ entsteht nämlich aus verschiedenartigen, paarigen und unpaaren Elementen (Derivaten von $2d$, $3d$, $3c$, $4d$), die sich auf der ventralen, präanaln Larvenfläche um ein Wimperorgan gruppieren (und erst sekundär die Mesoblast-Anlagen aus sich herausdifferenzieren).

Wir werden darin ein ursprünglicheres Verhalten zu erblicken haben, als das sonst bekannte, jedenfalls läßt sich die Konzentrierung der Rumpfanlage auf eine Zelle ($2d = X$) nur als sekundär zurückverlegt verstehen; ursprünglich muß der Tierkörper doch durch einfache Umbildung des Larvenganzes entstanden sein (z. B. Ctenophoren). Bei eintretender Divergenz zwischen einer larvalen (pelagischen) und imaginalen (benthonischen) Lebensweise kann aber schon phylogenetisch frühzeitig larval verbrauchtes Gewebe (Wimperorgane usw.) ausgeschaltet und eine allmähliche Beschränkung der Imago-bildung auf bestimmte Zellbezirke, schließlich auf einzelne Furchungszellen, eingetreten sein. Diese Keimpunkte mußten die schwersten Teile des schwebenden Larvenleibes werden, wodurch ihre Ein-

¹⁾ Mitt. Zoolog. Station Neapel. 1898.

²⁾ Auch der »Kopfkeim« der Scheitelplatte und überhaupt die Entstehung des *Polygordius* aus abgegrenzten Keimen, unter Eliminierung der übrigen Larvengewebe, sind scheinbar Besonderheiten unsres Falles, wenn man nämlich die normale Annelid-Entwicklung als eine kontinuierliche Umbildung und Weiterbildung der Larve (= »Kopfblase«) auffaßt. Ebenso wie das Lehrbuch-Prototyp dieser Auffassung, HATSCHKE'S *Polygordius*-Entwicklung, in dieser Beziehung als irrig nachgewiesen wurde (l. c. B.), läßt sich auch für andre Fälle meine Auffassung geltend machen, der zufolge die Anneliden-Entwicklung (wie die der Nemertinen) im Grunde eine Ablösung der larvalen Gewebe durch die imaginalen Neubildungen ist. Dieses Verhalten wird verschleiert, wenn durch Dotterversorgung und Brutpflege Ausbildung und Lebensdauer der larvalen (pelagischen) Gewebe zurückgedrängt wird.

stellung zur Bewegungsrichtung sogleich verständlich wird; bei der *Polygordius*-Larve liegt der schwere Rumpfkern am unteren, der leichtere Kopfkern am oberen Pol der Vertikalachse. Beide Pole tragen (wie bei vielen pelagischen Larven) Wimperorgane als Sinnes- und Steuerapparat. In diesen waren also die natürlichen Zentren für jene Konzentrierung der Imagoanlage gegeben.

Zum Schluß noch eine Bemerkung zur Frage der Selbstdifferenzierung. Die *Polygordius*-Entwicklung ist auch ohne experimentellen Eingriff ein beweisendes Beispiel dafür, daß den Furchungszellen ihre Rolle nicht von der Umgebung usw. induziert zu werden braucht, sondern »in ihnen selbst liegen« kann. Bei der normalen Furchung zeigen das z. B. die vier Entomeren 5 *Q*, deren jede trotz ganz gleicher Lagerung ihre besondere Art und Richtung der Teilung hat (wobei 5 *B* auch noch regelmäßig ihre Teilspindel in die kürzeste Achse einstellt). Besonders lehrreich sind aber die häufigen Anomalien des Furchungmosaiks. Mögen die Entomeren oder Nephridioblasten usw. noch so sehr verschoben sein, ihr Verhalten ist schließlich immer dasselbe. Eine vollständige Umwälzung aller Positionen wird oft dadurch herbeigeführt, daß die Gastrulation zu früh (z. B. auf dem Stadium der Fig. 4) beginnt. Trotzdem erfolgen die sonst in der ebenen »Pol-scheibe« verlaufenden Teilungen des 3., 4. und 5. Quartetts unter so ganz veränderten Lageverhältnissen in annähernd typischer Weise (Richtung, Zahl, Größenverhältnisse).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII—XXIII.

Bedeutung der Farbtöne: blau — 5. Quartett, rot — 4. Quartett, braun — 3. Quartett, grün — 2. Quartett, jedoch nur die Derivate von 2 *q*, 2/2/2.

Fig. 1. 76-Zellstadium von oben gesehen, um die typische Anordnung im Bereich des 1. Quartetts zu zeigen. Kreuzzellen (1 *q*/1/1/2) in inäqualer Teilung.

Fig. 2. Ähnliches Stadium von der Unterseite. Auch hier noch die typische Anordnung. (Jedoch ist, wie auch in Fig. 3, ein Exemplar ausgewählt, bei dem ausnahmsweise viel Teilungen gleichzeitig verlaufen. Die gewöhnliche Reihenfolge derselben ist aus der Tabelle zu S. 383 zu ersehen.) Letzte spirale Teilung im Bereich der Entomeren, durch welche das radial gelegene 5. Quartett gebildet wird. Im 4. Quartett wird (nicht immer) eine Zelle vorzeitig geteilt, wahrscheinlich 4 *d*. Tangentiale Teilungen in 3 *q*/2.

Fig. 3. Stadium von 96—112 Zellen, von unten. Die radiäre Anordnung tritt deutlich hervor, nur 4 *a* und 4 *c* sind bereits im bilateralen Sinne geteilt, Gleiches ist in den Entomeren in Vorbereitung. Der starke Kontur umgibt

die dickzellige vegetative »Polscheibe«, deren Umbildung zum Darmkanal, Rumpfkeim, Nephridien und zur ventralen Hyposphäre Gegenstand der folgenden Abbildungen ist.

- Fig. 4. Die Polscheibe setzt sich nach Abschluß der Teilungen im 3. und 2. Quartett scharf von den sie umgebenden Flachzellen dieser Quartette ab. Die ganze Larve ist jetzt stark abgeplattet (s. Textfig. H). Die Entomeren sind bilateral-symmetrisch geteilt.
- Fig. 5. Etwas ältere Blastula: $4d/-$ inäqual geteilt; die Teilungen in $5D/1$, $5\frac{c}{d}/-$ und $3\frac{c}{d}/2/-$ beginnen das übrige Zellmaterial der Scheibe nach vorn zusammenzudrängen.
- Fig. 6. Fertige (»reife«) Blastula, vorn charakterisiert durch das Konvergieren der früher radiär eingestellten Blastomeren ($3\frac{a}{b}/2/-$, $5\frac{a}{b}/-$), in der Mitte durch das doppelte Querband von fünf und drei Kleinzellen ($4\frac{a}{c}/\text{min}$, $5\frac{1}{c}/\text{min}$, $5D/2$ und $5D/1/2$, $5\frac{d}{c}/2/2$). Nach hinten schließt ein Kranz, aus je sechs Derivaten von $3\frac{d}{c}/2$, vier Derivaten von $4d$ und den beiden unveränderten $2d/2/2/-$ gebildet, die Polscheibe ab.
- Fig. 6a. Deckblatt zu Fig. 6. Es sind die Regionen bzw. Organe der Trochophora angegeben, wie sie aus dem Blastulamosaik hervorgehen. *R.K* Rumpfkeim, *Labium* Unterlippe des Larvenmundes, *Klappe* Scheidewand zwischen Mittel- und Enddarm (s. Textfig. B und C). Mit *Reg* sind diejenigen Zellen der Mitteldarm- und Stomodäumanlage bezeichnet, aus deren Abkömmlingen später bei der Metamorphose die entsprechenden Larvenorgane erneuert werden. *v.Hyposph* ventrale Hyposphäre der Larve. Die beiden seitlichen, punktierten Linien bedeuten, daß hier die Entomeren von den benachbarten Zellen getrennt werden, indem die Zellen innerhalb jeder Linie sich mit den entsprechenden der andern Seite zur ventralen Darmwand vereinigen, während die jederseits außerhalb der Bruchlinien gelegenen Zellen zur Unterlippe und zur ventralen Larvenwand verschmelzen (vgl. dazu Textfig. L).
- Fig. 7. Gastrulation. Die Blastoporusrinne ist durch die Annäherung von $4\frac{a}{c}/\text{maj}$ bereits sanduhrförmig, ferner haben sich bereits neben dem Blastoporus die »äußeren Längskolonnen« erhoben, um ebenfalls in die Medianebene zusammenzurücken.
- Fig. 8. Die ventrale Darmwand ist dadurch, daß der eigentliche Blastoporus bis auf das Stomodäum (*Blp.-R*) geschlossen wurde, fertig gestellt; die ventrale Larvenwand dagegen ist nur im Bereich der Unterlippe geschlossen, dahinter klappt noch die »Neocöl«-Höhlung (*Ncl*) (vgl. Textfigur L).
- Fig. 9. Das gleiche Stadium von der Seite gesehen, Aufblick auf den in Bildung begriffenen Darmkanal, das Übrige in optischem Medianschnitt. In der Stomodäumzelle $2a/2/2/2/\text{ant}$ ist die einzige Zellteilung der »Umbau«-Periode im Gange.
- Fig. 10. Schluß der Larvenwand vollendet: die vordere Zelle der Archinephridien ist in der Einwanderung begriffen, die dorsale Rumpfkeimzelle $2d/2/2/2$ wandert an ihren Platz neben der Wimperschopfzelle (*W.Z*).
- Fig. 11. Endstadium der Umbauperiode: formfertige Trochophora. Der Rumpfkeim setzt sich deutlich von der flachzelligen Umgebung ab. Wimperschopf

ausgebildet. Archinephridien vollendet und in Tätigkeit. 4 d/—/min verbinden die Ansatz- und Ausmündungsstelle der Archinephridien mit dem Rumpfkeim. Der After ist im Begriff, hinter 4 d/—/maj durchzubrechen. Darmumrisse punktiert.

Fig. 12. Gleiches Stadium von der Seite (Mittelmeerlarve). Die Nordseelarve unterscheidet sich nur durch Verdoppelung von $5\frac{''}{6}/2$. Die Stomodäuzellen sind fortgelassen, im übrigen entspricht Fig. 12 der Fig. 9. Larvenwand im optischen Längsschnitt. Archinephridium das Blastocöl durchsetzend, die vordere Zelle liegt dem Stomodäum an.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	377
Die beiden Entwicklungstypen	378
Vorteile des Materials	379
Die vier Abschnitte der <i>Polygordius</i> -Entwicklung	381
Abschnitt I: Furchung	381
a. Embryonale Furchung (Ei bis 64 Zellen)	382
b. Larvale Furchung	383
1. 64—112 Zellen (bis zum Aufhören der in allen Quadranten einheitlichen Furchung)	383
Weitere Benennung der Furchungszellen	384
2. Weiterentwicklung bis zur fertigen Blastula	386
1. Quartett	386
2. Quartett	386
3. Quartett	386
4. Quartett	388
5. Quartett	388
Die acht Entomeren	389
Zusammensetzung der fertigen »Polscheibe«	390
Abschnitt II: Umbau der Blastula zur Gastrula und formfertigen Trochophora	390
a. Gastrulation	390
b. Verschuß der ventralen Larvenwand	391
c. Bildung der »Archinephridien«	394
d. Bildung des Stomodäums	395
e. Bildung des Mittel- und Enddarmes	395
f. Rumpfkeim und Hyposphäre	397
Schluß und Zusammenfassung	398
Praktische Analyse der Organbildung	398
Besonderheiten der <i>Polygordius</i> -Entwicklung	399
Zur Frage der Selbstdifferenzierung	401
Erklärung der Abbildungen	401
Chronologische Tabelle der Furchung bis 112 Zellen (Abschnitt I a und I b 1)	383